ЭКОСИСТЕМЫ: ЭКОЛОГИЯ И ДИНАМИКА, 2022, том 6, № 3, с. 5-26

ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМ И ИХ КОМПОНЕНТОВ

УДК 574.91/581.91

ИЗМЕНЕНИЯ ВО ФЛОРИСТИЧЕСКОМ СОСТАВЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ЮГА АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ В XX ВЕКЕ

© 2022 г. Е.А. Еремеева, Н.Б. Леонова

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
Россия, 119899, г. Москва, Воробьевы горы, ГСП-1. E-mail: nbleonova2@gmail.com

Поступила в редакцию 06.06.2022. После доработки 30.08.2022. Принята к публикации 01.09.2022.

Исследование посвящено изучению изменений в видовом составе растительных сообществ среднетаежной территории на юге Архангельской области на основе анализа флористических сводок за разные временные периоды. По данным «Флоры Северного края» И.А. Перфильева (1934-1936) составлен и приведен к современной таксономической номенклатуре таксономический список высших сосудистых растений, произраставших на территории Устьянского района Архангельской области в начале XX века; проведен сравнительный анализ флористических списков начала XX века и современного, составленного для той же территории на начало XXI века. Выявлены различия в таксономическом, эколого-ценотическом и географическом составах разновременных списков видов сосудистых растений и отдельно в группах видов, изменивших статус присутствия/отсутствия на исследуемой территории. Изменения таксономического состава зафиксированы в отношении сокращения флористического списка на 140 видов сосудистых растений из 95 родов и 41 семейства, при этом вновь отмечены 69 видов из 57 родов и 31 семейства. При сохранении общего сходства таксономических спектров за оба периода отмечается увеличение таксонов из семейства крестоцветных и бобовых, сокращение представителей осоковых, лютиковых и орхидных. Рассчитаны коэффициенты флористического сходства, коэффициенты корреляции Спирмена и Кендалла, родовой коэффициент. При достаточно высоком сходстве флористических списков по Жаккару коэффициенты корреляции показали слабую связь, а родовой коэффициент уменьшился, что в целом говорит о сокращении самобытности флоры и биологического разнообразия в ходе изменений окружающей среды.

Анализ эколого-ценотического состава видов сосудистых растений за два периода показал рост видов нарушенных местообитаний и сокращение видов растений, близких к коренным сообществам: неморальных, бореальных, водно-болотных.

Климатические изменения, в частности, теплый тренд повышения среднегодовых температур и увеличения сумм активных температур за изучаемый период, отразились на изменении флористического состава сообществ, а именно, уменьшилось число более холодостойких видов с гипоарктическо-бореальным ареалом, и появились некоторые теплолюбивые широколиственно-лесостепные и плюризональные виды. Согласно распределению числа видов по ступеням экологических шкал Ландольта, увеличилось число видов с повышенной потребностью в теплообеспеченности, а также мезоксерофитов. Также увеличилась доля чужеродных видов, среди которых большинство является пришельцами из более южных районов (*Galega orientalis* Lam., *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Heracleum sosnowskyi* Manden.).

Ключевые слова: флористический состав, растительные сообщества, средняя тайга, эколого-ценотические элементы, ареалы, чужеродные виды.

DOI: 10.24412/2542-2006-2022-3-5-26

EDN: SEPECQ

В связи с изменениями окружающей среды, включая климатические, и ростом хозяйственного освоения с сопутствующим ему увеличением антропогенного пресса на природные экосистемы, видовой состав растительных сообществ претерпевает значительные изменения, что сказывается на уровне биологического разнообразия, исчезновении

некоторых видов растений и появлении новых для изучаемой территории. Климатические изменения, фиксируемые во второй половине XX века, вероятно, могут приводить к смещению границ ареалов некоторых видов, что также отражается в видовом составе растительных сообществ.

Анализ списков исчезнувших и вновь появившихся видов растений, их эколого-ценотические и географические характеристики могут служить индикаторами изменений природной среды и дать основание для прогноза развития растительных сообществ в будущем, дать представление о потенциальной флоре региона. Многие современные работы геоботаников концентрируют внимание на потенциальной флоре в связи с проблемой оценки и сохранения биологического разнообразия (Морозова, 2009; Смирнова и др., 2015, Worz, Thiv, 2015; Смирнова, Торопова, 2016). Однако достаточно редко имеется возможность сравнить флористические списки конкретного района, составленные с временным шагом более чем в 60-80 лет (Сальников, 2005). Монография замечательного российского ботаника Ивана Александровича Перфильева «Флора Северного края» (1934-1936), составленная по его многолетним наблюдениям с начала XX века, представляет полный список видов сосудистых растений с указанием мест их произрастания по уездам Архангельской губернии и примыкающим областям. Начиная с 90-х гг. XX-го века в Устьянском районе Архангельской области проводятся исследования сотрудниками кафедры биогеографии географического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, включая подробное изучение видового состава растительных сообществ центральной и южной части района (Флора и фауна …, 2003; Леонова, Горяинова, 2019). В итоге многолетних наблюдений собран достаточно полный список видов, сравнимый по объему с локальными флорами Вельска, Котласа, Верхней Тоймы (Шмидт, 2005).

Целью работы является выявление динамики флористического состава растительных сообществ средней тайги на примере Устьянского района в условиях изменяющейся среды на основе сравнения разновременных флористических списков первой половины XX века и начала XXI века и их интерпретация. В задачи исследования входило составление по библиографическим данным таксономического списка высших сосудистых растений, произрастающих на исследуемой территории в начале XX века, и приведение его к современной таксономической номенклатуре; сравнительный анализ флористических списков начала XX века и современного периода по таксономическому составу; выявление эколого-ценотических и географических характеристик тех видов растений, которые составляют различия обоих списков; интерпретация полученных результатов на основе сопоставления с изменениями природной среды в изучаемый период. Динамика видов растений, находящихся у границы ареалов по данным за тот же временной отрезок, была рассмотрена нами ранее (Еремеева, Леонова, 2022).

Материалы и методы

Для изучения видов растений, собранных и описанных в начале XX века, используется монография И.А. Перфильева «Флора Северного края» в 3 томах, вышедшая в 1934-1936 гг. Для анализа современной флоры взята книга «Флора и фауна средней тайги Архангельской области (междуречье Устьи и Кокшеньги)», изданная сотрудниками кафедры биогеографии МГУ в 2003 году с дополнениями последних лет (Леонова и др., 2021). Для проверки и подтверждения анализируемых данных использована работа В.М. Шмидта «Флора Архангельской области» (2005). Территория исследования – южная часть Архангельской области, в границах центральной и южной частей Устьянского района Архангельской области (рис. 1), в прошлом относившихся к Вологодской области, до 1929 г. носившая название Вельский уезд (рис. 2). Для корректного сравнения при составлении

флористического списка на начало XX века из монографии И.А. Перфильева выбирались те виды растений, которые были отмечены автором именно для этой территории.

Территория исследования располагается в междуречье притоков р. Ваги – рр. Устьи и Кокшеньги, в пределах Устьянского плато, сложенного мергелями, песками, доломитами, известняками пермского возраста, перекрытыми относительно маломощными четвертичными отложениями: ледниковыми валунными суглинками, озерно-ледниковыми суглинками и супесями, флювиогляциальными песками и супесями московского возраста. С участками неглубокого залегания карбонатных пород связано распространение дерново-карбонатных почв, в то время как зональными являются подзолистые почвы (Хорошев, 2005). Климат территории умеренно-континентальный, с продолжительной холодной зимой и умеренно теплым летом. Приведенные в таблице 1 климатические показатели по станции Тотьма (Вологодская область) на первую треть XX века и современный период иллюстрируют заметное повышение температур и количества осадков за этот период.

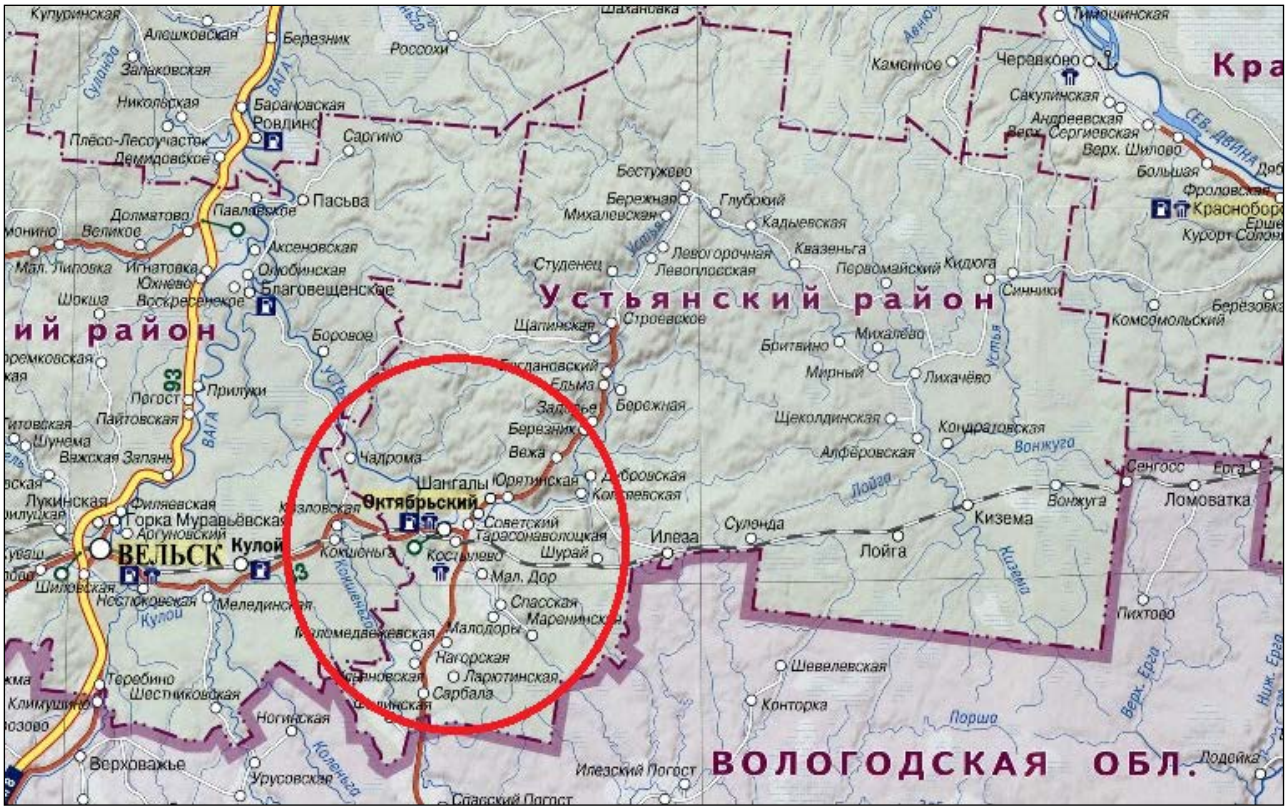

Рис. 1. Район изучения на современной карте Архангельской области (красный круг).

Все таблицы и графики построены авторами на основании открытых и свободно распространяемых метеорологических данных России и бывшего СССР (Булыгина и др., 2021). Более подробно и наглядно динамику и тренды изменения среднегодовых температур, увлажнения и суммы активных температур с 1925 по 2020 гг. в пределах территории исследования можно проследить по построенным графикам (рис. 3).

В условиях слабого дренажа годовая сумма осадков не обеспечена энергетическими ресурсами для испарения, что обусловливает частичное задержание влаги и заболачивание на водоразделах. В гидрологическом отношении территория представляет собой хорошо дренированную равнину с обеспеченным почвенно-грунтовым стоком и густо-развитой сетью рек и малых речек. Специфической чертой большинства рек является вложенность их

долин в бывшие русла потоков талых ледниковых вод и озерно-ледниковых депрессий рельефа, сложенных флювиогляциальными отложениями. В связи с этим размеры и врезанность долин даже малых рек (р. Заячья) весьма велики (фото 1). На обширных водораздельных пространствах формируются крупные олиготрофные (фото 2) болота (Горбунова и др., 2014).

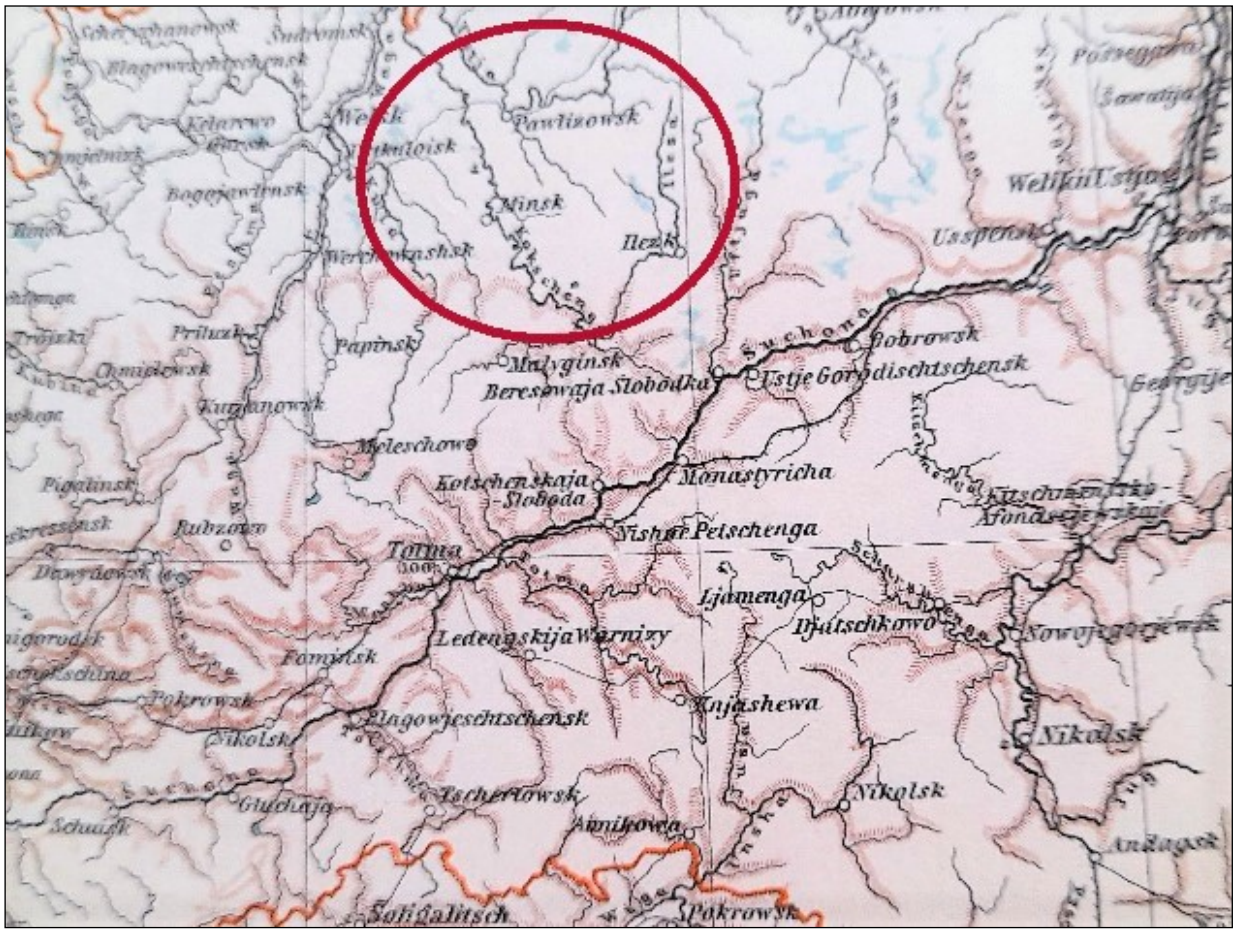

Рис. 2. Район исследования на карте Вологодской губернии (Вельский уезд) в границах начала века (Stielers Hand-Atlas, 1905).

Таблица 1. Динамика климатических показателей на территории исследования в первой половине XX и в начале XXI вв. по данным метеостанции Тотьма (Булыгина и др., 2021).

Климатические показатели	1925-1935 гг.	2010-2020 гг.
Среднегодовая температура, °С	+2.4	+4.0
Температура января, °С	-11.5	-11.1
Температура июля, °С	+17.9	+18.2
Сумма активных температур, °С, средняя за 10 лет	1770	1960
Среднегодовое количество осадков, мм	570	650

В растительном покрове преобладают различные типы таежных лесов, образованных елью финской (*Picea x fennica* (Regel) Kom) и сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.;

фото 3), вторичные леса образованы преимущественно березой повислой (*Betula pendula* Roth) и пушистой (*B. pubescens* Ehrh.), реже осиной (*Populus tremula* L.) и ольхой серой (*Alnus incana* (L.) Moench), изредка встречаются болота, большей частью облесенные, а также луговые сообщества в поймах рек. Благодаря широкому распространению плодородных дерново-карбонатных почв южная часть Архангельской области является регионом давнего сельскохозяйственного освоения. На бывших сельскохозяйственных угодьях на водосборах происходит формирование суходольных лугов с последующей их трансформацией в лесные сообщества (фото 4). В центральной и северной части Устьянского района большое влияние на природные комплексы оказывают рубки леса.

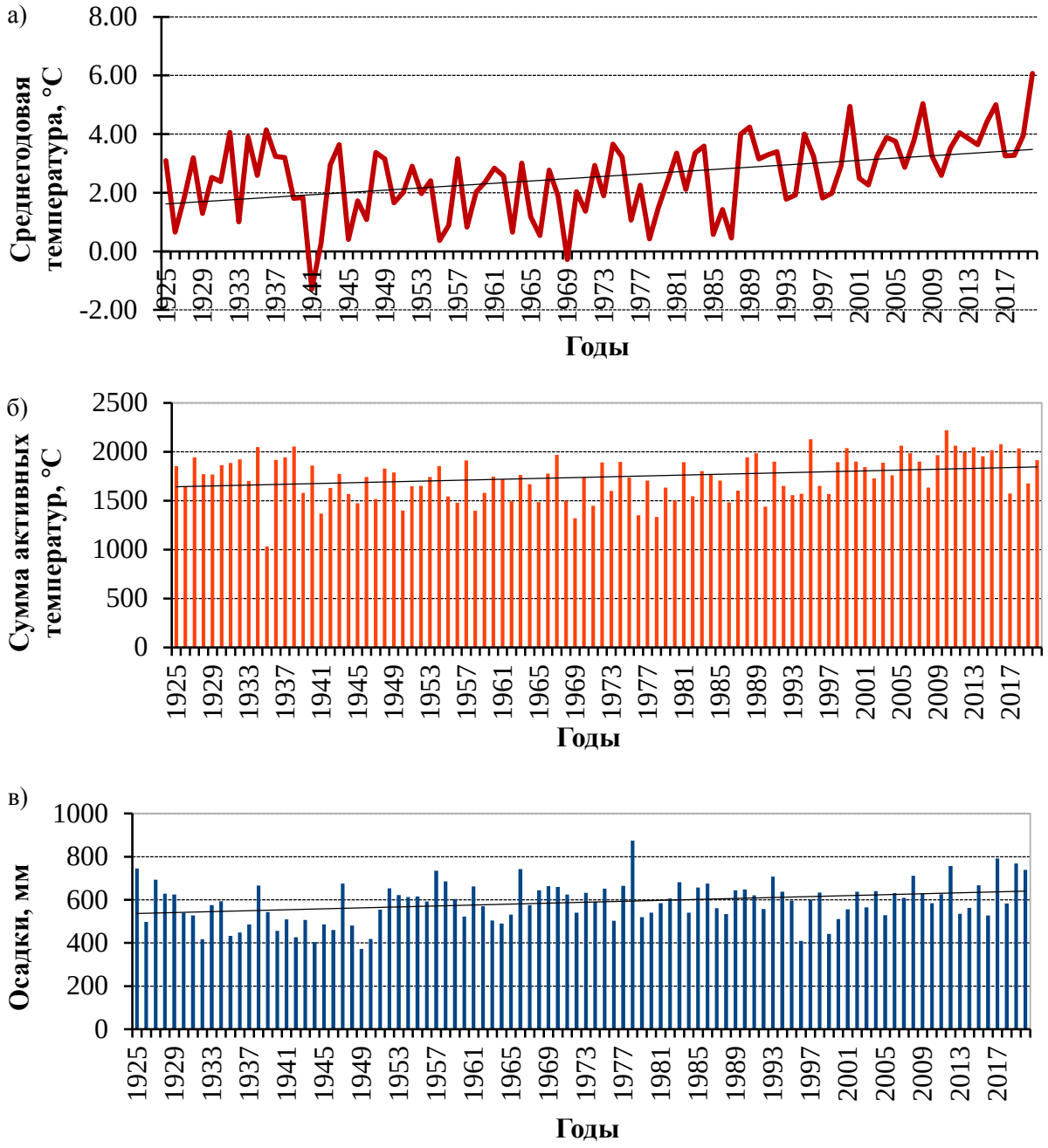

Рис. 3. Климатические тренды за исследуемый период по данным метеостанции Тотьма: а – среднегодовые температуры (°С), б – сумма активных температур (> 10°С), в – среднегодовое количество осадков (мм).

Фото 1. Ландшафт моренно-эрозионной равнины, Устьянский район (фото Н.Б. Леоновой).

Фото 2. Верховое кустарничково-сфагновое с сосной болото на водоразделе (фото Н.Б. Леоновой).

Фото 3. Сосняк кустарничково-лишайниковый в долине р. Кокшеньги (фото Н.Б. Леоновой).

Фото 4. Зарастающие залежи в долине р. Заячьей (фото Н.Б. Леоновой).

При этом лесистость района в целом постепенно нарастает с начала XX века: в 1910-1920 гг. она составляла около 85.5% (бывший Вельский уезд Вологодской области), в 1990-х – 88%, а в настоящее время уже 92,6%. Прирост лесистости во многом обусловлен зарастанием брошенных сельскохозяйственных участков. Тем не менее, стоит отметить, что зарастание идёт в основном за счёт лиственных пород, что вносит изменения в естественную структуру лесных сообществ. Наиболее сильной трансформации подвергается часть района вблизи железной дороги Архангельск – Коноша – Котлас. Таким образом, биотический покров территории в значительной степени изменен в ходе антропогенного влияния (Гусев и др., 1994; Флора ..., 2003).

Для сравнения флористических списков использованы общепринятые характеристики: таксономический состав, принадлежность к группам жизненных форм, эколого-ценотическим группам и географическим элементам (Юрцев, 1968). Особый интерес для анализа тенденций изменения флористического состава сообществ представляют такие показатели, как доля видов растений условно коренных таежных лесов (виды бореальной эколого-ценотической группы), изменения в составе видов, находящихся на границе ареалов, число видов нарушенных местообитаний и т.д. Меры сходства проанализированы с помощью коэффициентов Жаккара, Съеренсена (Шмидт, 1984); расчета тау-коэффициента и коэффициента Спирмена (Уланова, 2018).

Современная номенклатура видов сосудистых растений приведена по работе С.К. Черепанова (1995) и электронным ресурсам Плантариум (2022) и The Plantlist (2022). Характеристики эколого-ценотических групп, жизненных форм растений и экологических шкал по Ландольту приведены в соответствии с базой данных Центра по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН (2022), характеристики долготных и широтных групп ареалов растений приведены по данным ряда публикаций (Mejzel, 1965; Носова и др., 2004; База данных …, 2022).

Результаты и их обсуждение

Флористический список на начало XX века насчитывает 624 вида сосудистых растений из 80 семейств, современный – 547 видов из 79 семейств. Сравнение обоих списков показывает, что в современном списке не отмечено 140 видов из 95 родов и 41 семейства, присутствовавших в списке И.А. Перфильева, хотя в то же время в нем появляется 69 видов из 57 родов и 31 семейства, не отмеченных в списке первой половины XX века.

Сходство двух флористических списков оценивается на уровне 70% по Жаккару и 83% по Съеренсену (Шмидт, 1984). Коэффициенты корреляции Спирмена и Кендалла, рассчитанные для двух разновременных списков, показывают, что между ними отмечается слабая отрицательная корреляция (рис. 4). Полученные показатели, вероятно, связаны со снижением числа видов с начала XX века при сохранении относительной общности флористического состава.

Состав первых по численности десяти семейств обоих списков близок: они начинаются с трех ведущих семейств Бореальной флористической области – Asteraceae, Poaceae и Cyperaceae, однако далее несколько различаются по соотношению (табл. 2). Уменьшается доля представителей Caryophyllaceae, Ranunculaceae, Orchidaceae, Lamiaceae; возрастает доля Rosaceae, Fabaceae, Brassicaceae, Ericaceae, Plantaginaceae (табл. 2, рис. 5). Вероятно, эти изменения характеризуют увеличение доли адвентивных представителей бобовых (*Anthyllis macrocephala* Wender., *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Medicago x varia* Martyn), крестоцветных (*Lepidium densiflorum* Schrad., *Lepidium ruderale* L.) в нарушенных местообитаниях. В то же время сокращение числа видов лютиковых (*Anemone ranunculoides* L., *Anemone sylvestris* L., *Pulsatilla patens* (L.) Mill. и др.) и орхидных (*Calypso*

bulbosa (L.) Oakes) свидетельствует, вероятно, об исчезновении местообитаний этих видов в ходе антропогенных нарушений лесных сообществ (Красная книга …, 2008, 2020). Также необходимо отметить, что хотя Cyperaceae сохраняют третье место в списке, число их видов уменьшилось с 53 до 30.

Spearman Rank Order Correlations (Лист1 in Index)
MD pairwise deleted
Marked correlations are significant at p <,05000

Pair of Variables	Valid N	Spearman R	t(N-2)	p-value
Перфильев & Устьяны	687	-0,160749	-4,26264	0,000023

Kendall Tau Correlations (Лист1 in Index)
MD pairwise deleted
Marked correlations are significant at p <,05000

Pair of Variables	Valid N	Kendall Tau	Z	p-value	p-exact 1-tailed
Перфильев & Устьяны	687	-0,160749	-6,30395	0,000000	----

Рис. 4. Расчет коэффициентов корреляции по Спирмену (1) и Кендаллу (2) для двух флористических списков был выполнен в программе STATISTICA, Version 10.

Таблица 2. Представленность семейств и их место в списках флоры района в первой половине XX и в начале XXI вв.

Семейство	**Флора по И.А. Перфильеву на 1930 г.**		**Флора Устьянского района на 2020 г.**	
	Число видов	**Место**	**Число видов**	**Место**
Asteraceae	60	1	66	1
Poaceae	58	2	46	2
Cyperaceae	53	3	30	3
Caryophyllaceae	29	**4**	21	6
Rosaceae	28	5	27	**4**
Fabaceae	23	6	26	**5**
Ranunculaceae	23	**7**	18	8
Brassicaceae	22	8	20	**7**
Orchidaceae	20	**9**	16	12
Lamiaceae	19	**10**	16	13
Apiaceae	18	11	17	11
Ericaceae	18	12	18	**9**
Plantaginaceae	16	13	18	**10**
Salicaceae	16	14	14	14

Также не исключено, что часть раннецветущих растений (*Anemone* spp., *Pulsatilla patens*) не отмечена в современных исследованиях в результате недостаточности данных сезонных весенних наблюдений. Значения родового коэффициента, т.е. отношение числа видов к числу родов (Толмачев, 1974) составляют для современного флористического списка 1.90, для списка И.А. Перфильефа – 2.01. Поскольку величина родового коэффициента, согласно А.И. Толмачеву (1974), свидетельствует о соотношении автохтонных и аллохтонных тенденций во флорогенезе, то некоторое снижение этого коэффициента свидетельствует об усилении миграционных процессов на современном этапе.

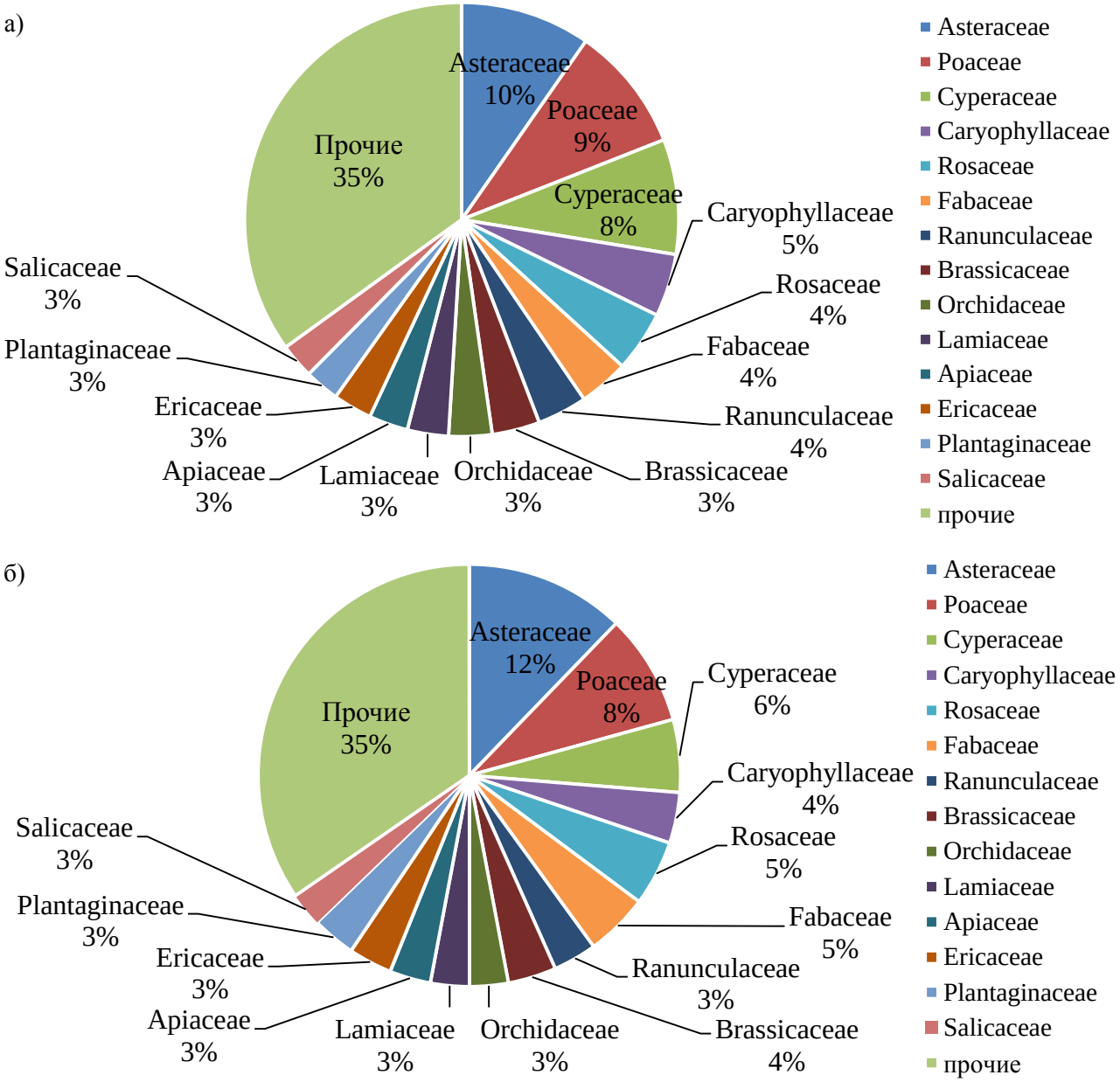

Рис. 5. Таксономические спектры флористического состава сообществ территории в первой половине XX века (а) и в начале XXI века (б).

Дальнейший анализ флористических списков базируется на характеристиках тех видов сосудистых растений, которые изменили статус «присутствия/отсутствия» в двух разновременных списках по таким характеристикам, как состав жизненных форм,

географических элементов и эколого-ценотических групп.

В составе *жизненных форм* растительных сообществ изучаемой территории преобладают многолетние травы (гемикриптофиты), которые составляют две трети флористических списков за оба периода (табл. 3). В составе видов, вновь отмеченных в 2000-х годах и не отмеченных в прошлом веке, эти доли сохраняются главным образом в отношении многолетних трав. Заметные изменения касаются водных растений (гелофитов), которых больше в списке И.А. Перфильева, как и однолетников (терофитов; рис. 6). К примеру, не отмечены такие водные растения, как *Utricularia vulgaris* L. и *Sparganium natans* L., отсутствуют однолетники *Myosotis micrantha* Pall. ex Lehm., *Draba nemorosa* L. и др.

Таблица 3. Состав жизненных форм растений в разновременных флористических списках.

Жизненные формы	В списке 1920-1930 гг.		В списке 2000-2020 гг.	
	количество видов	доля, %	количество видов	доля, %
Фанерофиты	45	7	42	8
Хамефиты	21	3	21	4
Гемикриптофиты	419	67	371	68
Криптофиты	14	2	13	2
Терофиты	97	16	80	15
Гелофиты	28	4	20	4
Всего	**624**		**547**	

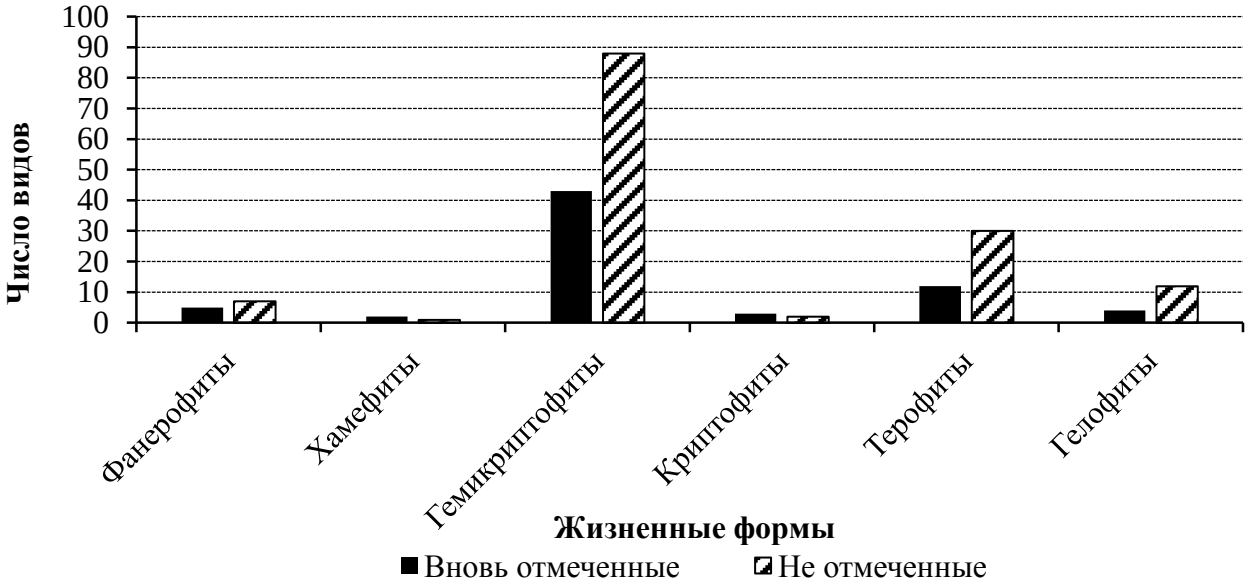

Рис. 6. Соотношение представителей основных жизненных форм по Раункиеру в составе вновь отмеченных (а) и более не встреченных (б) видов сосудистых растений.

Состав географических элементов. Во флоре района с высоким преимуществом преобладают виды очень широких ареалов (табл. 4) – евразиатские (35%) и евразиатско-североамериканские (35%), что в целом характерно для флоры бореальных лесов

(Толмачев, 1974). Виды европейские, имеющие своим восточным пределом Уральские горы, составляют всего 12%, а европейско-западносибирские – 15% (Горбунова и др., 2014).

Таблица 4. Состав широтных и долготных ареалов в современной флоре Устьянского района.

Широтные типы ареалов	**Число видов**	**Долготные типы ареалов**	**Число видов**
Гипоарктическо-бореальный	62	Европейский	70
Таежный	85	Еврозападносибирский	81
Широколесной	195	Евросибирский	15
Широколиственнолесной	10	Евразиатский	176
Широколиственнолесной-лесостепной	11	Восточноазиатский	2
Плюризональный	183	Евроазиатско-североамериканский	180
		Североамериканский	10
		Космополитный	2

По широтному распределению во флоре большое число гипоарктическо-бореальных и таежных видов (около 30%). Достаточно большое участие (табл. 4) принимают виды широколесные – хвойно-широколиственных лесов и широколиственных лесов (в сумме около 35% флоры). Интересно отметить, что процент участия видов растений с ареалами, близкими к зоне широколиственных лесов, достаточно высок для подзоны средней и южной тайги и составляет более 10% (Горбунова и др., 2014). Одним из таких видов является колокольчик широколистный – *Campanula latifolia* L. (фото 5). Доля плюризональных видов составляет более 30% (табл. 3).

Фото 5. Колокольчик широколистный (*Campanula latifolia* L.) – вид, сохранившийся в редких пойменных местообитаниях со времен И.А. Перфильева и занесенный в Красную книгу Архангельской области (2020; фото И. Добромыслова).

Анализ изменений в составе разновременных списков показал, что состав долготных групп ареалов в целом близок в обоих случаях, за исключением увеличения числа североамериканских и европейских видов в современном списке. В распределении широтных групп ареалов можно отметить уменьшение числа гипоарктическо-бореальных видов и увеличение числа плюризональных в современном флористическом списке, что также свидетельствует о повышении доли адвентивных видов североамериканского и южного европейского распространения (рис. 7).

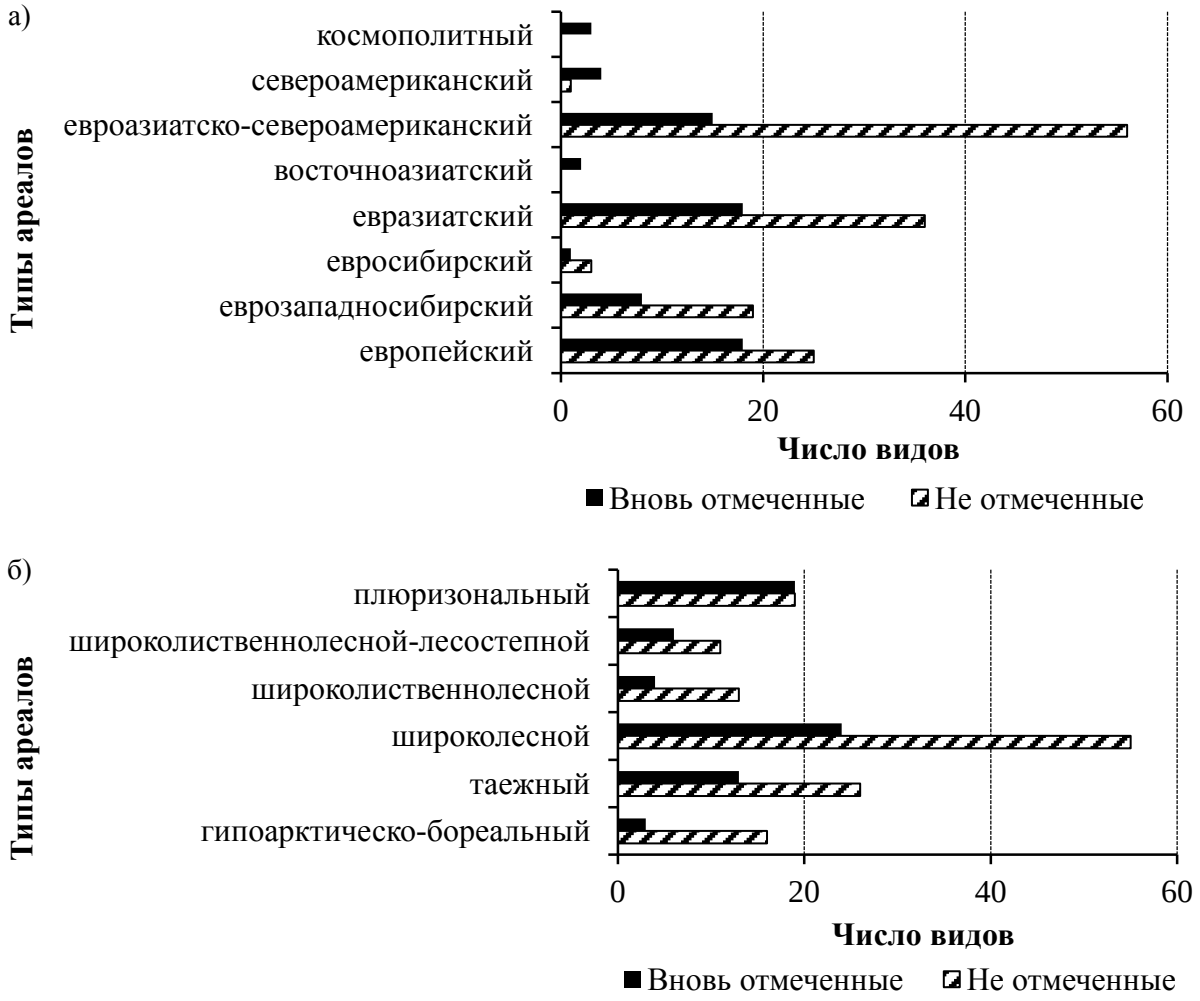

Рис. 7. Изменение видов с разными типами ареалов: а – долготные элементы, б – широтные элементы.

Эколого-ценотические группы видов. Анализ изменений *эколого-ценотической структуры* флористических списков (табл. 5, рис. 8) выявил серьезные сдвиги в отношении некоторых групп видов, что указывает на изменение условий существования растительности и перестройки структуры фитоценозов. Резко, на треть, сократилось число видов водно-болотных местообитаний (что было уже отмечено, когда говорилось о сокращении представителей семейства осоковых). Также значимо сократилось число неморальных видов, которых стало на 11 меньше, а олиготрофных видов – на 7. При этом в составе видов, отмеченных в 2000-х гг., почти половину (46%) составляют виды луговой эколого-ценотической группы, а виды нарушенных антропогенных местообитаний составляют 11% (фото 6, 7). Таким образом, отмечается явный рост доли видов, связанных с антропогенной

деятельностью и сведением условно-коренных лесов. Одновременно уменьшилось число видов болот разных типов, хвойных и неморально-еловых лесов. Конкретные изменения структуры землепользования по имеющимся данным выявить не удалось, но сокращение числа водно-болотных видов и рост количества видов нарушенных местообитаний может свидетельствовать о деградации околоводных местообитаний и повышенной антропогенной нагрузке на экосистемы в целом.

Таблица 5. Состав эколого-ценотических групп видов растений в разновременных флористических списках.

Эколого-ценотические группы	В списке 1920-1930 гг.		В списке 2000-2020 гг.	
	количество видов	доля, %	количество видов	доля, %
Бореальная (Br)	54	9	49	9
Неморальная (Nm)	53	8	42	8
Боровая (Pn)	33	5	31	6
Луговая (Md)	212	34	200	37
Нитрофильная (Nt)	38	6	31	6
Олиготрофная (Olg)	33	5	26	5
Водно-болотная (Wt)	152	24	119	22
Нарушенных местообитаний (Ant + Advent)	16	2	18	3
Прочие	33	5	31	6

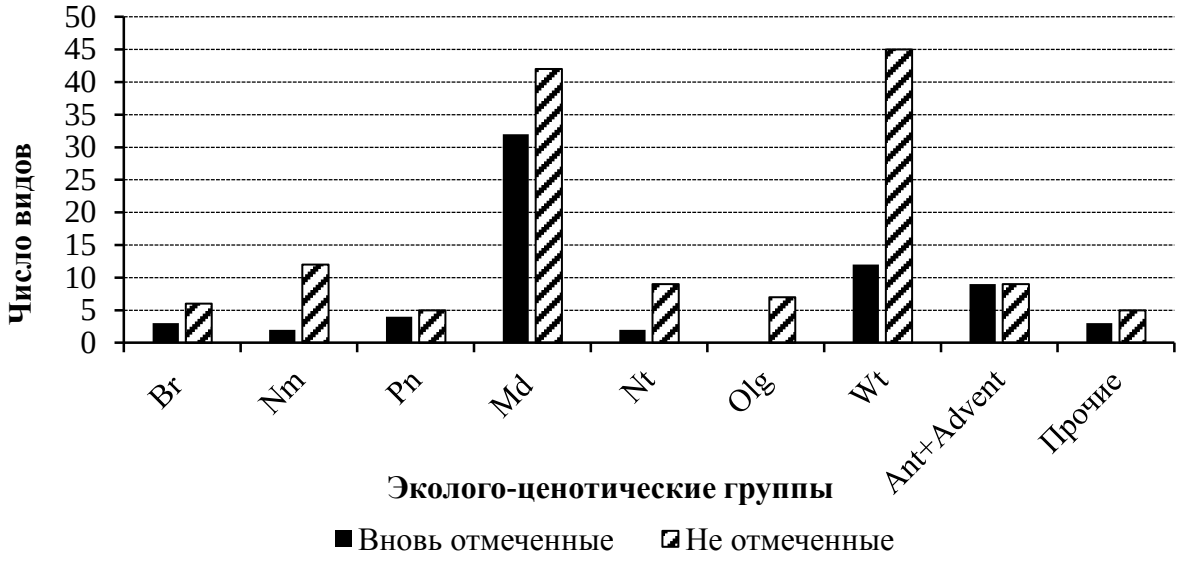

Рис. 8. Изменение состава эколого-ценотических групп в двух флористических списках (обозначения ЭЦГ приведены в соответствии с таблицей 4).

Экологические амплитуды видов растений. Для оценки экологических предпочтений видов растений в составе растительных сообществ за разные периоды времени была проведена оценка их распределения по ступеням шкал термического режима,

континентальности, увлажнения, богатства почв гумусом и освещённости по Ландольту (Landolt, 1977). Экологические шкалы Ландольта были выбраны, поскольку они охватывают практически весь исследуемый список видов, имеют точечную балльную характеристику и легко сопоставимы по всем факторам. Каждая шкала имеет пять градаций от 1 до 5 по нарастанию действия того или иного фактора.

Фото 6. *Lotus corniculatus* L. на обочине поля – вид, отсутствующий в списке И.А. Перфильева (фото Н.Б. Леоновой).

Фото 7. Заросли борщевика Сосновского по берегу р. Устья у пос. Шангалы (фото Н.Б. Леоновой).

В целом распределение числа видов в обоих разновременных флористических списках по экологическим шкалам Ландольта довольно сходно (табл. 6). Однако отмечается повышение доли растений, предпочитающих тёплый климат, повышенное участие ксерофитов и мезоксерофитов при снижении доли гигрофитов в современном составе (рис. 9), что согласуется и с общими тенденциями к потеплению климата. Показатели требовательности к освещению и содержанию гумуса в почве в обоих списках были одинаковы и для упрощения восприятия не включены в таблицу. Максимальная доля видов приходится на показатели в 3-4 балла, что соответствует средним показателям богатства почв и средней освещённости.

Таблица 6. Распределение числа видов растений в двух флористических списках по их требовательности к теплу, континентальности и увлажнению по экологическим шкалам Ландольта.

Баллы	Температура*		Континентальность**		Увлажнение***	
	Число видов в списке 1920-1930 гг.	Число видов в списке 2000-2020 гг.	Число видов в списке 1920-1930 гг.	Число видов в списке 2000-2020 гг.	Число видов в списке 1920-1930 гг.	Число видов в списке 2000-2020 гг.
1	0	0	0	0	18	18
2	56	50	61	53	119	105
3	285	247	372	333	216	201
4	176	161	98	84	154	121
5	20	15	1	1	113	95
0	1	1	3	3	2	2

Примечания к таблице 5. *Температура: 1 – наиболее холодоустойчивые (арктические и аркто-альпийские) растения, 2 – холодоустойчивые (бореальные), 3 – относительно холодоустойчивые виды с широким экологическим диапазоном, 4 – относительно теплолюбивые, 5 – исключительно теплолюбивые. **Континентальность: 1 – виды, которым необходим морской климат (не терпят перепадов температур), 2 – виды умеренно-морского климата (не терпят значительных перепадов температур, поздних заморозков), 3 – виды умеренно-континентального климата (относительно устойчивы к перепадам температур), 4 – виды континентального климата (устойчивы к экстремальным перепадам температур), 5 – виды резко континентального климата (встречаются только в местах с экстремальными перепадами температур). ***Увлажнение: 1 – ксерофиты, 2 – мезо-ксерофиты, 3 – мезофиты, 4 – мезо-гигрофиты, 5 – гидрофиты.

Выводы

Анализ разновременных флористических списков, составленных для растительных сообществ среднетаежной территории на юге Архангельской области, дал возможность выявить динамику флористического состава с 1930-х по 2000 гг. Общее число видов сосудистых растений уменьшилось на 77 таксонов, причем по сравнению с 1930-ми список сократился на 140 видов растений из 95 родов и 41 семейства и увеличился на 69 видов из 57 родов и 31 семейства, не отмечавшихся здесь ранее. При сохранении общего сходства таксономических спектров за оба периода отмечается увеличение таксонов из семейства крестоцветных, бобовых и сокращение представителей осоковых, лютиковых и орхидных.

Анализ эколого-ценотического состава видов сосудистых растений за два периода

показал рост видов нарушенных местообитаний и сокращение видов растений, близких к коренным сообществам: неморальных, бореальных, водно-болотных. Данные изменения, очевидно, свидетельствуют о деградации лесных земель при сохранении общего уровня лесистости территории, околоводных и болотных местообитаний и о повышенной антропогенной нагрузке на экосистемы в целом, появлении большого числа вторичных сообществ на вырубках, заброшенных сельскохозяйственных угодьях, вблизи селитебных территорий.

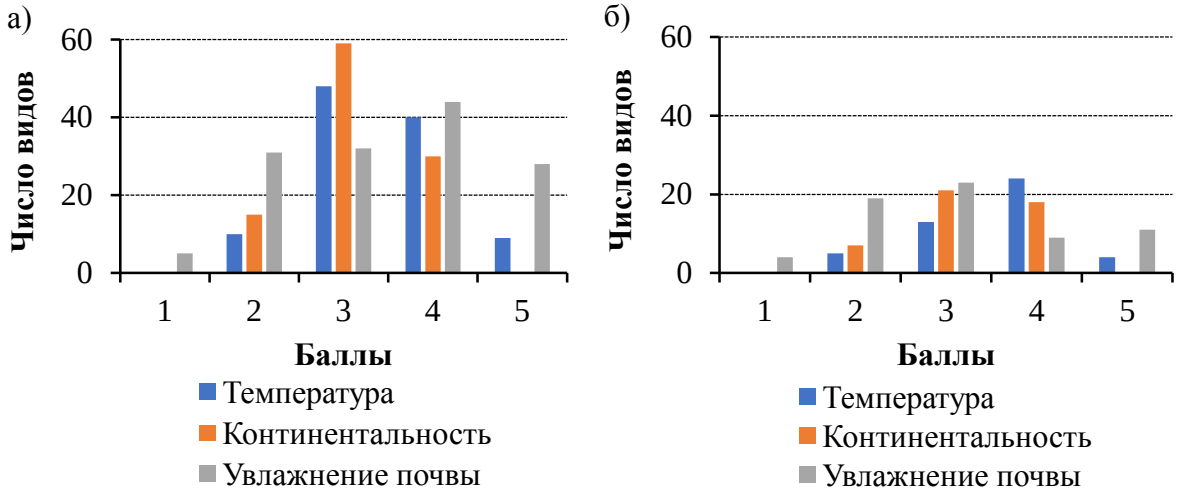

Рис. 9. Распределение видов растений, изменивших статус присутствия/отсутствия по потребностям в теплообеспеченности, континентальности климата и увлажнению почв по шкалам Ландольта: а – для видов, отсутствующих в современной флоре, б – для видов, отмеченных в современной флоре впервые.

Климатические изменения, в частности, теплый тренд повышения среднегодовых температур и увеличения сумм активных температур за изучаемый период, также сказываются на изменении флористического состава сообществ территории, что выразилось в уменьшении числа более холодостойких видов с гипоарктическо-бореальным ареалом (*Pinguicula alpina* L., *Saxifraga hirculus* L. и др.) и появлении в списке некоторых теплолюбивых широколиственно-лесостепных и плюризональных видов (*Artemisia dracunculus* L., *Gagea granulosa* Turcz., *Fragaria viridis* Weston и др.). Данный вывод подтверждается и анализом изменений экологических предпочтений видов. Согласно распределению числа видов по ступеням экологических шкал Ландольта, увеличилось число видов с повышенной потребностью в теплообеспеченности, а также мезоксерофитов.

Необходимо учесть, что помимо климатических изменений, повышение доли более теплолюбивых и менее влаголюбивых видов растений согласуется с общей тенденцией к увеличению доли чужеродных видов, среди которых большинство является пришельцами из более южных районов (*Galega orientalis* Lam., *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Heracleum sosnowskyi* Manden. и др.). Однако исследование флоры чужеродных видов и их роли в сообществах средней тайги представляется отдельной темой исследования.

Благодарности. Авторы выражают признательность Н.А. Романенко за предварительное составление списков флоры И.А. Перфильева.

Финансирование. Работа выполнена в рамках темы НИР 121051100137-4 (ГЗ) «Пространственно-временная организация экосистем в условиях изменений окружающей среды».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. База данных «Флора сосудистых растений Центральной России». 2022. Институт математических проблем биологии [Электронный ресурс https://www.impb.ru/eco/ (дата обращения 15.08.2021)].
2. *Булыгина О.Н., Разуваев В.Н., Александрова Т.М.* 2021. Описание массива данных суточной температуры воздуха и количества осадков на метеорологических станциях России и бывшего СССР (TTTR) [Электронный ресурс http://meteo.ru/data/162-temperature-precipitation#описание-массива-данныхaisori-m.meteo.ru/waisori/index.xhtml?idata=5 (дата обращения 10.11.2021)].
3. *Горбунова И.А., Емельянова Л.Г., Леонова Н.Б.* 2014. Учебная почвенно-биогеографическая практика в средней тайге. М.: АПР. 156 с.
4. *Гусев И.И., Неволин О.А., Третьяков С.В.* 1994. Леса и лесистость Архангельской области // Лесной журнал. № 3. С. 10-17.
5. *Еремеева Е.А., Леонова Н.Б.* 2022. Динамика видового состава сосудистых растений, находящихся вблизи северных границ ареалов на юге Архангельской области // Проблемы региональной экологии. № 1. С. 60-66.
6. Карта «Устьянский район Архангельской области». 2022 [Электронный ресурс https://world-karta.ru/oblast/arhangel20.html (дата обращения: 21.05.2022)].
7. Красная книга Архангельской области. 2008. Архангельск: Комитет по экологии

REFERENCES

1. Database “Flora of vascular plants of Central Russia” [*Baza dannykh “Flora sosudistykh rasteniy Tsentral’noy Rossii”*] *Institute of Mathematical Problems of Biology [Institut matematicheskikh problem biologii]*. 2022, Available at https://www.impb.ru/eco/ (Date of Access 15/08/2021).
2. Bulygina ON, Razuvaev VN, Aleksandrova TM. Description of the data set for daily air temperature and precipitation at meteorological stations in Russia and the former USSR (TTTR) [*Opisaniye massiva dannykh sutochnoy temperatury vozdukha i kolichestva osadkov na meteorologicheskikh stantsiyakh Rossii i byvshego SSSR (TTTR)*]. 2021, Available at http://meteo.ru/data/162-temperature-precipitation#описание-массива-данныхaisori-m.meteo.ru/waisori/index.xhtml?idata=5 (Date of Access 10/11/2021)].
3. Gorbunova IA, Emelyanova LG, Leonova NB. Educational soil-biogeographic practice in the middle taiga [*Uchebnaya pochvenno-biogeograficheskaya praktika v sredney tayge]*. Moscow: APR, 2014:156.
4. Gusev II, Nevolin OA, Tretyakov SV. Forests and forest cover of the Arkhangelsk Region [Lesa i lesistost’ Arkhangel’skoy oblasti] *Forest Journal [Lesnoy zhurnal]*. 1994;3:10-17.
5. Eremeeva EA, Leonova NB. Dynamics of the species composition of vascular plants near the northern borders of their habitats in the south of the Arkhangelsk Region [Dinamika vidovogo sostava sosudistykh rasteniy, nakhodyashchikhsya vblizi severnykh granits arealov na yuge Arkhangel’skoy oblasti] *Problems of Regional Ecology [Problemy regional’noy ekologii]*. 2022;1:60-66.
6. Map “Ustyansky district of the Arkhangelsk region” [*Karta “Ust’yanskiy rayon Arkhangel’skoy oblasti”*]. 2022, Available at https://world-karta.ru/oblast/arhangel20.html (Date of Access 21/05/2022).
7. Red Data Book of the Arkhangelsk region [*Krasnaya kniga Arkhangel’skoy oblasti*]. Arkhangelsk: Komitet po ekologii Arkhangel’skoy oblasti. 2008:351.
8. Red Data Book of the Arkhangelsk region

Архангельской области. 351 с.
8. Красная книга Архангельской области. 2020. Архангельск: Северный (Арктический) федеральный университет им. М.В. Ломоносова. 490 с.
9. *Леонова Н.Б., Горяинова И.Н.* 2019. Постоянство и эколого-ценотическая амплитуда видов растений среднетаежного района в междуречьи Устьи и Кокшеньги // Флора и растительность в меняющемся мире: проблемы изучения, сохранения и рационального использования. Минск. С. 92-97.
10. *Морозова О.В.* 2008. Таксономическое богатство флоры Восточной Европы: факторы пространственной дифференциации. М.: Наука. 328 с.
11. *Носова Л.М., Леонова Н.Б., Зимин М.В.* 2004. Анализ ареалов основных эколого-ценотических групп видов растений лесного пояса // Восточно-европейские леса. История в голоцене и современность. Кн. 1. М.: Наука. С. 270-282.
12. *Перфильев И.А.* 1934. Флора Северного края. Ч. 1. Высшие споровые, голосемянные и однодольные. Архангельск: Севкрайгиз. 160 с.
13. *Перфильев И.А.* 1936. Флора северного края. Ч. 2, 3. Двудольные. Архангельск: Севкрайгиз. 407 с.
14. Плантариум. 2022. Растения и лишайники России и сопредельных стран: открытый онлайн атлас и определитель растений [Электронный ресурс https://www.plantarium.ru (дата обращения 10.12.2021)].
15. *Сальников А.Л., Пилипенко В.Н., Нигметова А.М.* 2005. Динамика флоры города Астрахани и его окрестностей за последние 100 лет

[*Krasnaya kniga Arkhangel'skoy oblasti*]. Arkhangelsk: Severnyy (Arkticheskiy) federal'nyy universitet im. M.V. Lomonosova, 2020:490.
9. Leonova NB, Goryainova IN. Persistence and ecological-coenotic amplitude of plant species in the middle taiga region in the interfluve of the Ustya and Kokshenga [*Postoyanstvo i ekologo-tsenoticheskaya amplituda vidov rasteniy srednetayezhnogo rayona v mezhdurech'i Ust'i i Kokshen'gi*] *Flora and vegetation in a changing world: problems of study, conservation and rational use [Flora i rastitel'nost' v menyayushchemsya mire: problemy izucheniya, sokhraneniya i ratsional'nogo ispol'zovaniya]*. Minsk, 2019:92-97.
10. Morozova OV. Taxonomic richness of Eastern European flora: factors of spatial differentiation [*Taksonomicheskoye bogat·stvo flory Vostochnoy Yevropy: faktory prostranstvennoy differentsiatsii*]. Moscow: Nauka, 2008:328.
11. Nosova LM, Leonova NB, Zimin MV. Analysis of the ranges of the main ecological and cenotic groups of plant species in the forest belt [*Analiz arealov osnovnykh ekologo-tsenoticheskikh grupp vidov rasteniy lesnogo poyasa*] *Eastern European Forests [Vostochno-yevropeyskiye lesa] History in the Holocene and the present*, Book 1 *[Istoriya v golotsene i sovremennost']*. Moscow: Nauka, 2004:270-282.
12. Perfiliev IA. Flora of the Northern Territory, Part 1 [*Flora Severnogo kraya*] *Higher spore, gymnosperms and monocots [Vysshiye sporovyye, golosemyannyye i odnodol'nyye]*. Arkhangelsk: Sevkraigiz, 1934:160.
13. Perfiliev IA. Flora of the northern region, Chapter 2, 3 [*Flora severnogo kraya*] *Bipartite [Dvudol'nyye]*. Arkhangelsk: Sevkraigiz, 1936:407.
14. Plantarium. Plants and lichens of Russia and neighboring countries: open online galleries and plant identification guide. 2022, Available at https://www.plantarium.ru/lang/en.html (Date of Access 10/12/2021).
15. Salnikov AL, Pilipenko VN, Nigmetova AM. Dynamics of the flora of the city of Astrakhan and its environs over the past 100 years [Dinamika flory goroda Astrakhani i yego okrestnostey za posledniye 100 let] *Bulletin of the Orenburg State*

// Вестник Оренбургского государственного университета. № 6. С. 127-131.
16. *Смирнова О.В., Торопова Н.А.* 2016. Потенциальная растительность и потенциальный экосистемный покров // Успехи современной биологии. Т. 136. № 2. С. 199-211.
17. *Смирнова О.В., Шевченко Н.Е., Смирнов Н.С.* 2015. Оценка потерь флористического разнообразия в основных типах темнохвойных лесов в верховьях реки Печоры // Труды Печоро-Илычского заповедника. Вып. 17. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН. С. 147-153.
18. *Толмачев А.И.* 1974. Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ. 244 с.
19. *Уланова Н.Г.* 2018. Математические методы в геоботанике: учебное пособие. 2-е изд. М.: МАКС Пресс. 112 с.
20. Флора и фауна средней тайги Архангельской области (междуречье Устьи и Кокшеньги). 2003. М.: Географический факультет МГУ. 70 с.
21. *Хорошев А.В.* 2005. Ландшафтная структура бассейна р. Заячья (Важско-Северодвинское междуречье, Архангельская область). М: МГУ.155 с.
22. Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН. 2022 [Электронный ресурс http://cepl.rssi.ru/ (дата обращения 17.03.2022)].
23. *Черепанов С.К.* 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья. 990 с.
24. *Шмидт В.М.* 1984. Математические методы в ботанике: учебное пособие. Л.: Изд-во ЛГУ. 228 с.
25. *Шмидт В.М.* 2005. Флора

University [Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta]. 2005;6:127-131.
16. Smirnova OV, Toropova NA. Potential vegetation and potential ecosystem cover [Potentsial'naya rastitel'nost' i potentsial'nyy ekosistemnyy pokrov] *Successes of Modern Biology [Uspekhi sovremennoy biologii]*. 2016;136(2):199-211.
17. Smirnova OV, Shevchenko NE, Smirnov NS. Assessment of losses of floristic diversity in the main types of dark coniferous forests in the upper reaches of the Pechora River [*Otsenka poter' floristicheskogo raznoobraziya v osnovnykh tipakh temnokhvoynykh lesov v verkhov'yakh reki Pechory*] *Proc. of the Pechoro-Ilychsky Reserve [Trudy Pechoro-Ilychskogo zapovednika]*. Syktyvkar: Komi NTS UrO RAN, 2015;17:147-153.
18. Tolmachev AI. Introduction to plant geography [Vvedeniye v geografiyu rasteniy]. Leningrad: Publishing house of LGU, 1974:244.
19. Ulanova NG. Mathematical methods in geobotany: textbook, 2nd ed [*Matematicheskiye metody v geobotanike: uchebnoye posobiye*]. Moscow: MAKS Press, 2018:112.
20. Flora and fauna of the middle taiga of the Arkhangelsk region (interfluve of Ustya and Kokshenga) [*Flora i fauna sredney taygi Arkhangel'skoy oblasti (mezhdurech'ye Ust'i i Kokshen'gi)]*. Moscow: Geograficheskiy fakul'tet MGU, 2003:70.
21. Khoroshev AV. Landscape structure of the river Hare basin (Vazhsko-Severodvinskoe interfluve, Arkhangelsk region) [*Landshaftnaya struktura basseyna r. Zayach'ya (Vazhsko-Severodvinskoye mezhdurech'ye, Arkhangel'skaya oblast')*]. Moscow: MGU, 2005:155.
22. Center for Problems of Ecology and Productivity of Forests of the Russian Academy of Sciences [*Tsentr po problemam ekologii i produktivnosti lesov RAN*]. 2022, Available at http://cepl.rssi.ru/ (Date of Access 17/03/2022).
23. Cherepanov SK. Vascular plants of Russia and neighboring states [*Sosudistyye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv*]. Saint-Petersburg: Mir i sem'ya. 1995:990.
24. Schmidt VM. Mathematical methods in botany: textbook [*Matematicheskiye metody v botanike: uchebnoye posobiye*]. Leningrad: Publishing house of Leningrad State University, 1984:228.

Архангельской области. СПб: Изд-во Санкт-Петербургского университета. 345 с.
26. *Юрцев Б.А.* 1968. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л.: Изд-во ЛГУ. 234 с.
27. The Plant List. 2022. A Working List for All Plant Species [Электронный ресурс http://www.theplantlist.org (дата обращения 15.09.2021)].
28. *Landolt E.* 1977. Okologische zeigerwerte zur Schweizer flora. Zurich. 211 p.
29. *Meusel H., Jäger E., Weinert R.* 1965. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Bd. 1. Jena: Gustav Fischer. 258 p.
30. Stielers Hand-Atlas. 1905. Gotha: Justus Perthers. 236 p.
31. *Wörz A., Thiv M.* 2015. The temporal dynamics of a regional flora – The effects of global and local impacts // Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants. Vol. 217. Pp. 99-108.

25. Schmidt VM. Flora of the Arkhangelsk Region [*Flora Arkhangel'skoy oblasti*]. Saint-Petersburg: Saint-Petersburg University Publishing House, 2005:345.
26. Yurtsev BA. Flora Suntar-Khayat [*Flora Suntar-Khayata*] *Problems of the history of alpine landscapes in the North-East of Siberia [Problemy istorii vysokogornykh landshaftov Severo-Vostoka Sibiri]*. Leningrad: Publishing house of Leningrad State University, 1968:234.
27. The Plant List. A Working List for All Plant Species. 2022, Available at http://www.theplantlist.org (Date of Access 15/09/2021).
28. Landolt E. Okologische zeigerwerte zur Schweizer flora. Zurich, 1977:211.
29. Meusel H, Jäger E, Weinert R. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena: Gustav Fischer, 1965;1:258.
30. Stielers Hand-Atlas. Gotha: Justus Perthers, 1905:236.
31. Wörz A, Thiv M. The temporal dynamics of a regional flora – The effects of global and local impacts. Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants. 2015;217:99-108.

UDC 574.91/581.91

CHANGES IN THE FLORA COMPOSITION OF PLANT COMMUNITIES IN THE SOUTHERN ARKHANGELSK REGION IN THE 20th CENTURY

E.A. Eremeeva, N.B. Leonova

M.V. Lomonosov Moscow State University
GSP-1, Vorobjevy Gory, Moscow, 119991, Russia. E-mail: nbleonova2@gmail.com

Received June 06, 2022. Revised August 30, 2022. Accepted September 01, 2022.

The study is devoted to the study of changes in the species composition of plant communities in the middle taiga territory in the south of the Arkhangelsk region based on the analysis of floristic data for different periods of time. According to the "Flora of the Northern Territory" by I.A. Perfiliev (1934-1936) a taxonomic list of higher vascular plants growing on the territory of the Ustyansky district (Arkhangelsk oblast) at the beginning of the 20th century has been compiled, than it has been corrected in accordance with contemporary taxonomic nomenclature; a comparative analysis of the floristic lists of the beginning of the 20th century and the modern one compiled for the same territory has been carried out. There were revealed differences in the taxonomic, ecological-coenotic and geographical composition of the both lists of vascular plant species; also, the groups of plants' species with the presence/absence status changing were compared as separate. Changes in the taxonomic composition were recorded in relation 140 species of vascular plants from 95 genera, 41 families that

had reduced nowadays; while 69 species from 57 genera, 31 families have been fixed here for the first time. While maintaining the general similarity of the taxonomic spectra for both periods, the study has revealed Cruciferae, Leguminosae taxa increasing and Cyperaceae, Ranunculaceae, Orhidaceae decreasing in floristic composition. Floristic similarity coefficients, Spearman and Kendall correlation coefficients as well as generic coefficient have been calculated. With a fairly high similarity of floristic lists according to Jaccard, the correlation coefficients showed a weak connection; and the generic coefficient has decreased. Thus, it may indicate a flora identity and biological diversity reducing due to the environmental changes.

An analysis of the ecological and coenotic composition of vascular plant species over two periods has showed an increase of disturbed habitats species and a decrease in plant species close to indigenous communities: nemoral, boreal, wetland.

Climate changes, in particular, the warm trend of increasing average annual temperatures and the sums of active temperatures over the study period, affected the change in the floristic composition of communities. Namely, the number of more cold-resistant species with a hypoarctic-boreal ranges has decreased and some warm-loving broad-leaved-forest-steppe and plurizonal species have appeared. According to the distribution of the number of species according to the Landolt ecological scales, the number of species with an increased need for warm supply, as well as mesoxerophytes, has increased. The proportion of alien species has also increased, most of which are aliens from more southerly regions (*Galega orientalis* Lam., *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Heracleum sosnowskyi* Manden. etc.).

Keywords: floristic composition, plant communities, middle taiga, ecological and coenotic elements, ranges, alien species.

Acknowledgments. The authors would like to thank N.A. Romanenko for compilation of I.A. Perfiliev's flora lists.

Funding. This study was carried out within the research topic No. 121051100137-4 (GZ) "Spatio-temporal Organization of Ecosystems under Environmental Changes".

DOI: 10.24412/2542-2006-2022-3-5-26

EDN: SEPECQ