

СТРУКТУРА АРЕАЛОВ БОРЕАЛЬНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ НА ПРИМЕРЕ ЛИННЕИ СЕВЕРНОЙ И МАЙНИКА ДВУЛИСТНОГО В ПРЕДЕЛАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

Н.Б. Леонова¹, И.Н. Горяинова², М.В. Бочарников³

^{1–3} Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
географический факультет, кафедра биогеографии

¹ Канд. геогр. наук, доц.; e-mail: nbleonova2@gmail.com

² Канд. геогр. наук; e-mail: info@biogeo.ru

³ Канд. геогр. наук, доц.; e-mail: maxim-msu-bg@mail.ru

Приведены результаты исследования структуры ареалов двух видов растений наземного покрова бореальных лесов: линнеи северной и майника двулистного в пределах восточно-европейской части их распространения. В качестве показателя активности видов в пределах ареала использованы данные об их постоянстве в массивах геоботанических описаний. Проанализировано более 7000 геоботанических описаний из научных публикаций и собственных полевых исследований; данные были сгруппированы в 109 выборок по географической приуроченности, для каждой выборки рассчитаны показатели постоянства, а именно доля описаний с участием исследуемого вида. На основе использования методов геостатистики (ординарного кригинга) построены модели пространственного распределения показателя постоянства каждого вида в пределах восточно-европейской части ареала. Проверка качества построенных моделей методом кросс-валидации и оценка достоверности регрессий между исходными и предсказанными значениями постоянства дали удовлетворительные результаты. Анализ связи построенных моделей распространения показателей постоянства с биоклиматическими характеристиками показал относительно слабую связь с показателями тепло- и влагообеспеченности, что говорит о сложном характере взаимовлияния климатических, орографических, литологических и фитоценологических факторов на распределение исследуемых видов растений. Причем более сильные взаимосвязи с лесообразующими породами в распределении показаны для линнеи северной, тогда как майник двулистный связан с более широким набором формаций и в большей степени обнаруживает зависимость от определенного уровня теплообеспеченности и количества летних осадков. Область максимального постоянства майника двулистного в Европейской России связана с центральной и западной частями Ладожско-Вычегодского южнотаяжного и Смоленско-Приволжского широколиственно-хвойнолесного биомов, где он произрастает в еловых, хвойно-широколиственных и мелколиственных лесах. Области максимального постоянства линнеи северной, согласно модели, располагаются в центральной части Ладожско-Вычегодского среднетаяжного и на западе Приуральского таяжного биомов, где вид преимущественно произрастает в наземном покрове еловых лесов. Выявленные закономерности могут быть использованы для отображения структуры ареала вида на карте, для выявления внутрибиомной дифференциации растительного покрова, для мониторинга биоразнообразия бореальных лесов Европейской России при изменениях окружающей среды.

Ключевые слова: карты ареалов, биом, кригинг, моделирование распространения видов, постоянство видов

ВВЕДЕНИЕ

Изучение структуры ареала является важной биогеографической задачей, решение которой позволяет выявить основные закономерности распространения вида в свете географических, исторических и эколого-ценотических факторов [Толмачев, 1974; Куваев, 1980; Мордкович, 2005]. Выявление структуры ареала признано необходимым в организации мониторинга биологического разнообразия в рамках крупных подразделений биотического покрова [Носова и др., 2004; Юрцев, 1992, 2006]. При относительной разработанности карт структуры ареалов в зоогеографии, где используются показатели численности и активности вида животных [Емельянова, 2012], опыт картографического

отражения пространственной организации ареалов растений достаточно редок в современных исследованиях [Мяло, Горяинова, 1997; Емельянова, Леонова, 2016]. Для составления карты структуры ареала вида растения могут быть использованы сведения об изменении его ценотической роли в пределах ареала [Толмачев, 1974], о распределении создаваемой им фитомассы [Куваев, 1980], о региональной активности [Юрцев, 2006]. В современной литературе проблема активности видов растений рассматривается достаточно широко и с различных позиций: их фитоценотической роли [Grime, Pierce, 2012; Kosakivska, 2007], преуспеваемости в ландшафте [Дидух, 1982; Юрцев, 2006; Чепинога, Росбах, 2008], роли в экосистемных процессах [Са-

винов, Никитин, 2017]. Для оценки активности используют показатели постоянства или встречаемости вида, его массовости или обилия (проективного покрытия), широты экологической амплитуды [Дидух, 1982; Налимова, 2006]. В нашем исследовании распределение популяций двух бореальных видов наземного покрова в пределах восточно-европейской части их ареалов проанализировано на основе постоянства вида в сообществах и отображения этого показателя на карте с помощью методов пространственного моделирования. Эколого-ценотические особенности распространения данных видов растений в подзонах европейской тайги и на севере ареалов были подробно рассмотрены нами ранее [Леонова, Горяинова, 2016, 2018].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для анализа были выбраны типичные бореальные виды растений – представитель мелкотравья травянистый многолетник майник двулистный *Maianthemum bifolium* (L.) F. Schmidt сем. Asparagaceae и стелящийся вечнозеленый кустарничек линнея северная *Linnaea borealis* L. сем. Cnaginaceae. Оба растения обладают обширными циркумбореальными ареалами, причем майник на европейской территории России распространен от лесотундры до лесостепи, а у линнеи северная граница простирается до тундровой зоны, а южная лежит в пределах подтаежной зоны [Толмачев, 1974]. Оба вида обладают адаптациями к существованию в бореальных лесах, встречаются в лесных таежных сообществах с высоким постоянством и заметным обилием, иногда играя роль доминанта. По этим критериям они могут служить индикаторами оценки состояния экосистем, в том числе и для оценки биоразнообразия [Global..., 1995].

Для подсчета постоянства были использованы данные научных публикаций разных лет по растительности из различных районов европейской территории России (от северной тайги до подзоны лесостепи), содержащих полные геоботанические описания (более 6700 описаний из 120 источников), также данные многолетних исследований авторов в Устьянском районе Архангельской области и Кандакшском районе Мурманской области (350 описаний). По собранным материалам была составлена база данных, используемая в дальнейшем для моделирования ареалов. В базе данных указаны местонахождения сообществ с участием исследуемых видов растений из разных районов, их географические координаты, число описаний в каждой выборке, показатели постоянства обоих видов в абсолютном выражении и в процентах, принадлежность к зоне/подзоне растительности [Зоны..., 1999],

дается указание на формационный состав лесных сообществ, ссылка на источник данных. Под постоянством вида в работе понимается доля его участия в массивах описаний той или иной территории [Нешатаев, 1987].

Выявление пространственной организации данных основано на методах геостатистики, позволяющих перейти от локализованных точечных данных к непрерывным покрытиям. Полученные пространственные модели на следующем этапе исследований дают возможность перейти к оценке связей изучаемых характеристик с биотическими и абиотическими условиями. Исследований, оперирующих количественными фитоценотическими показателями, в настоящее время немного, что связано с большей трудоемкостью как полевого сбора геоботанических материалов, так и со сложностью соблюдения более строгих требований к представлению данных для анализа (равномерное распределение, достаточно высокая плотность сети исследований, добавление точек вне изучаемой территории) [Попов, 2017].

Для построения пространственных моделей распределения показателей постоянства все данные по массивам геоботанических описаний были сгруппированы в 109 выборок, или ключевых участков по географической приуроченности на основе близости географических координат (рис. 1). В каждый участок попали выборки геоботанических описаний из разных источников в количестве не менее 10–20 описаний на выборку. Для каждого такого участка рассчитаны показатели постоянства исследуемых видов. Дополнительно, в соответствии с требованиями к отображению точек наблюдений, для предотвращения ошибок экстраполяции включены еще три ключевых участка за пределами ареалов видов с нулевым постоянством. Поэтому всего при пространственном моделировании использовано 112 ключевых участков («точки наблюдений»), представленных в виде векторного слоя с приведенными характеристиками для обоих видов в атрибутивной таблице.

Оценка пространственной дифференциации данных проведена с использованием методов геостатистики на основе ординарного кригинга [Демьянов, Савельева, 2010]. Данные о постоянстве видов, изначально представленные в процентах, переведены в 5-балльную шкалу (с равномерным шагом через 20%), положение на которой рассматривается в качестве критерия активности вида. Выполнение анализа методом ординарного кригинга со сферической вариограммой для майника двулистного и линнеи северной проведено по единому алгоритму:

– проведение интерполяции показателя постоянства на исследуемую территорию с использованием

функции квадратичного уравнения регрессии с переводом значений порядковой шкалы в непрерывную;

– создание растровых моделей предсказанного постоянства с разрешением, соответствующим разрешению растровых слоев глобальной климатической модели Chelsa;

– проверка качества построенных моделей методом кросс-валидации, оценка достоверности регрессий между исходными и предсказанными значениями постоянства.

Климат использован в качестве ключевого фактора, важнейшие показатели которого определяют зональные, подзональные и региональные черты пространственной организации растительного покрова, а также отдельных компонентов биоты [Роров, 2018]. Среди биоклиматических показателей, играющих важную роль в функционировании экосистем, использованы стандартные показатели глобальной климатической модели Chelsa [Karger et al., 2017]. В их число входят как исходные, так и рассчитанные показатели, характеризующие средние многолетние характеристики тепло- и влагообеспеченности: средние годовые, средние за летние месяцы и июль температуры и количество осадков, омбротермические индексы лета и июля (отношение суммы осадков к средней температуре за данные периоды). В качестве дополнительного

фактора использована абсолютная высота, характеризующая макроструктурные особенности территории. Растровый формат исходных данных, а также созданных моделей предсказанного постоянства линии северной и майника двулистного в едином пространственном разрешении позволил реализовать методы корреляционного и регрессионного анализа для выявления обусловленности климатическими условиями ценотической роли видов. Подготовленные девять биоклиматических показателей использованы в анализе в качестве переменных с непрерывными значениями. Построение функции ценотической роли видов от данных переменных и проверка объясняющей способности полученных уравнений послужило основным способом выявления пространственных закономерностей в участии видов в растительном покрове.

Работа с цифровыми материалами и проведение статистических операций выполнены в программах ArcGis 10.0, Saga 2.1.4 и Statistica 12.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Полученная интерполяционная модель постоянства *майника двулистного* *Maianthemum bifolium* отражает его распределение в растительных сообществах в восточно-европейской части ареала вида.

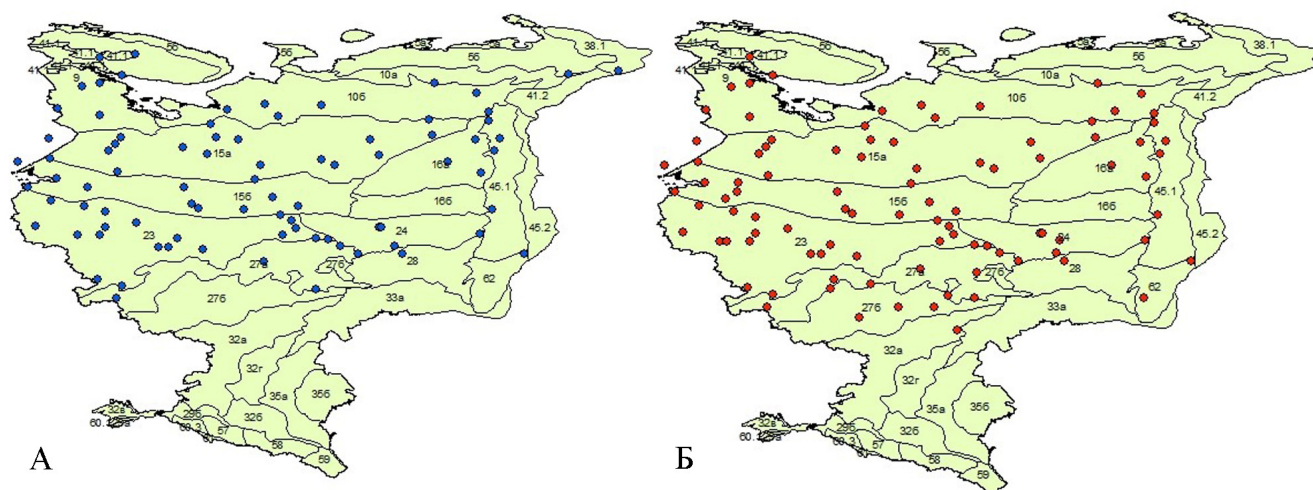


Рис. 1. Точки использованных в исследовании массивов описаний:

А – с участием *Linnaea borealis*; Б – с участием *Maianthemum bifolium* в границах биомов:

9 – Кольско-Карельский гипоарктическо-таежный; 10 – Мезено-Печорский гипоарктическо-таежный: а – лесотундровый; б – северотаежный; 15 – Ладожско-Вычегодский: а – среднетаежный; б – южнотаежный; 16 – Приуральский: а – среднетаежный; б – южнотаежный; 23 – Смоленско-Приволжский широколиственно-хвойнолесной; 27 – Днепровско-Приволжский: а – широколиственнолесной; б – лесостепной; 28 – Заволжский лесостепной; 32 – Причерноморско-Приволжский степной; 45 – Среднеуральский таежный; 62 – Южноуральский лесостепной. Номера биомов по [Биомы России, 2018]

Fig. 1. Points of geobotanic descriptions used in the study:

А – with *Linnaea borealis*; Б – with *Maianthemum bifolium* within biomes:

9 – Kola-Karelian hypoarctic boreal; 10 – Mezen-Pechora hypoarctic boreal: a – forest-tundra; б – northern taiga; 15 – Ladoga-Vychegda a – middle taiga; б – southern taiga; 16 – Near-Urals: a – middle taiga; б – southern taiga; 23 – Smolensk-Volga deciduous-coniferous forest; 27 – Dnepr-Volga: a – deciduous forest; б – forest-steppe; 28 – Trans-Volga forest steppe; 32 – Black Sea-Volga steppe; 45 – Middle-Urals boreal; 62 – South-Urals forest steppe (numbers of biomes according to: [Biomes of Russia, 2018])

Модель, надежность которой определена рядом показателей ($R^2 = 0,63$, $F = 188,85$, $p < 0,000$), имеет заниженные значения постоянства вида по сравнению с расчетными по данным кросс-валидации (значения модельного постоянства не превышают 4 баллов, тогда как расчетное постоянство достигает 5 баллов) (рис. 2).

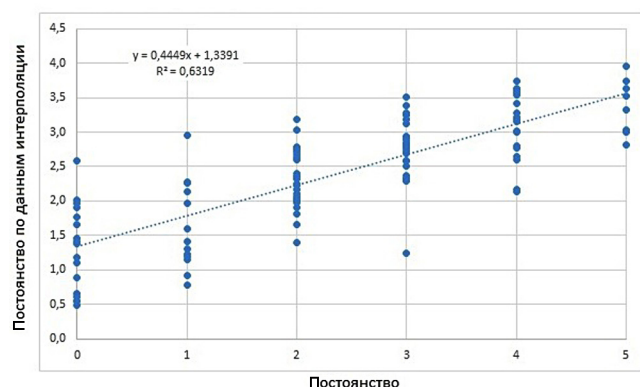


Рис. 2. Кросс-валидация интерполяционной модели постоянства майника двулистного по 112 ключевым участкам

Fig. 2. Cross-validation of an interpolation constancy model of the constancy of *Maianthemum bifolium* for 112 key areas

В пространственной структуре распределения показателя постоянства *Maianthemum bifolium* выражены как зональные, так и региональные черты дифференциации (рис. 3). Повышенное постоянство вида отмечается в центральной и западной частях подзон средней, южной тайги, зоны хвойно-широколиственных лесов на Восточно-Европейской равнине (Ладожско-Вычегодский южнотаежный и Смоленско-Приволжский широколиственно-хвойнолесной биомы). Область повышенного постоянства вытянута в субширотном направлении, достигая западных рубежей Приуральского таежного биома. К северу от этой полосы, в лесотундровой, и к югу – в широколиственнолесной зонах вид встречается спорадически, с низким постоянством в растительном покрове.

Такой характер пространственной структуры постоянства майника дает основание предполагать выраженность влияния климатических показателей, имеющих широтный градиент в своем изменении. Область наибольшего постоянства вида приходится на центральную часть рассматриваемого ареала, где такие показатели имеют средние значения. Квадратичным уравнением регрессии достоверно описываются связи модельного постоянства вида с несколькими показателями тепло- и влагообеспеченности (табл. 1). Наиболее тесная связь отмечается для средней температуры лета, при значениях которой около $+17...+18^{\circ}\text{C}$ модельное постоянство

вида максимально. Тяготение области максимального постоянства вида к западной части ареала в пределах Восточно-Европейской равнины, очевидно, объясняется и ростом увлажнения с востока на запад. Среди показателей влагообеспеченности наиболее тесные связи отмечаются для количества летних осадков (на области с увлажнением около 250 мм в летний период приходится наибольшее модельное постоянство вида).

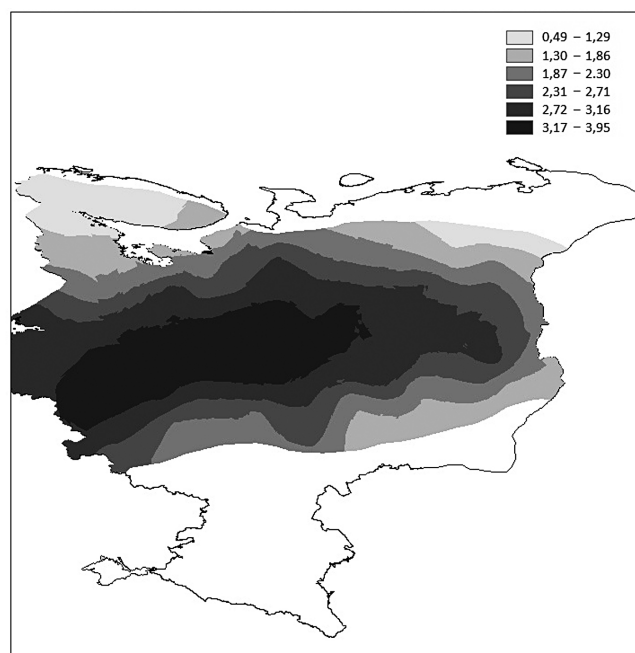


Рис. 3. Интерполяционная модель постоянства майника двулистного

Fig. 3. Interpolation constancy model for *Maianthemum bifolium*

Полученная интерполяционная модель постоянства *Linnaea borealis* в растительных сообществах отражает более сложный характер ее пространственного распределения. Модель характеризуется заниженными значениями постоянства вида по сравнению с расчетными (максимальные значения не превышают 3,5) при достаточно высоком качестве, определенном по данным кросс-валидации (коэффициент детерминации равен 0,67) (рис. 4). По результатам регрессионного анализа выявлена достоверная связь между рассчитанными и модельными значениями постоянства ($F = 220,57$, $p < 0,000$).

Пространственная структура показателей постоянства *Linnaea borealis* на модели характеризуется как зональными, так и региональными чертами дифференциации (рис. 5). Повышенное постоянство вида отмечается в среднетаежной подзоне таежной зоны с двумя выраженными областями с максимальным уровнем постоянства. В южной части ареала вид, встречаясь спорадически на обширной терри-

тории, имеет низкое постоянство. В северной части ареала вид доходит до побережья Баренцева и Карского морей, с небольшим постоянством встречаясь в растительном покрове лесотундры и тундровой зоны. Сложный характер пространственной струк-

туры распределения постоянства линейки северной в пределах Европейской России определен как широтным градиентом климатических условий, так и влиянием региональных особенностей в географии ботанического разнообразия биомов.

Таблица 1

Связь модельного постоянства майника двулистного с биоклиматическими показателями

Биоклиматические показатели	Коэффициент линейной корреляции Спирмена	Уравнение регрессионной модели с наибольшим показателем R ²	Коэффициент детерминации регрессионной модели (R ²)
Средняя температура летних месяцев	0,38	$y = -0,0495x^2 + 1,7441x - 12,647$	0,44
Средняя температура июля	0,39	$y = -0,0507x^2 + 1,8824x - 14,765$	0,42
Среднее количество осадков летних месяцев	0,59	$y = -0,0001x^2 + 0,0661x - 5,9566$	0,33
Среднее годовое количество осадков	0,52	$y = -254330x^2 + 0,0353x - 9,3745$	0,31
Средняя годовая температура	0,45	$y = -0,0132x^2 + 0,1991x + 2,1282$	0,28
Среднее количество осадков июля	0,55	$y = -0,0008x^2 + 0,1597x - 4,6285$	0,28
Годовая амплитуда температур	-0,19	$y = -0,0002x^2 + 0,1775x - 29,186$	0,22

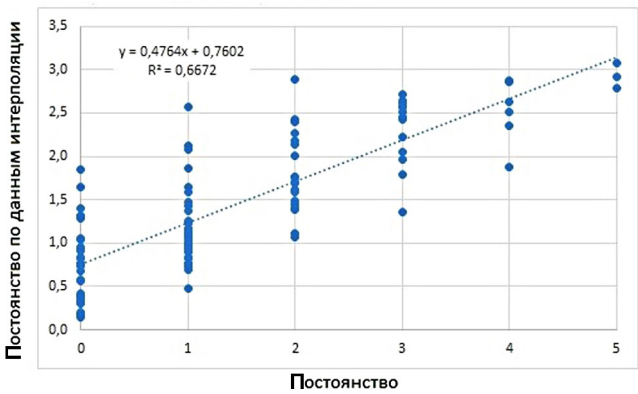


Рис. 4. Кросс-валидация интерполяционной модели постоянства линейки северной по 112 ключевым участкам

Fig. 4. Cross-validation of the interpolation model of the constancy of *Linnaea borealis* for 112 key areas

Анализ связи построенной модели распространения с биоклиматическими показателями показал относительно слабую связь модельного постоянства вида со средней температурой теплого периода (летние месяцы и июль) и средней годовой температурой (табл. 2). Наибольшее постоянство вида отмечается при положительной средней годовой температуре (+1...+2°C) и средней температуре лета около +16...+17°C. Данные условия характерны для центрального сектора европейской

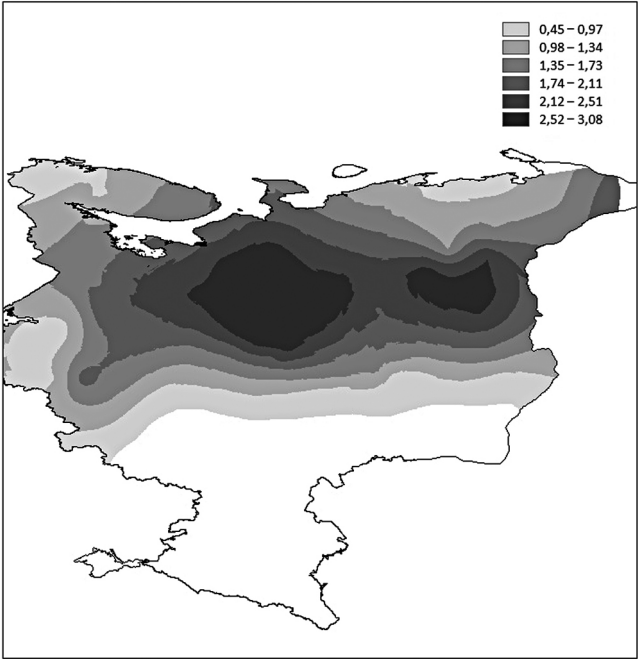


Рис. 5. Интерполяционная модель постоянства линейки северной

Fig. 5. Interpolation constancy model for *Linnaea borealis*

тайги на юге подзоны северной тайги и в средней тайге. В рамках биомного деления территории [Биомы..., 2018], территории повышенного постоянства линейки северной приурочены к Ладожско-

Вычегодскому и к Приуральскому таежным биомам (см. рис. 1).

При сравнении результатов проведенного моделирования с данными обработки показателей постоянства рассматриваемых видов по различным выборкам (для подзон, для секторов подзон, для основных лесных формаций) выявляются закономерности их пространственного распределения, которые могут служить подтверждением объективности избранного метода изучения структуры ареала.

Так, показатели постоянства для подзон растительности характеризуются максимальными значениями для линнеи северной в северной и средней тайге, для майника двулистного – в южной тайге (рис. 6), что согласуется с результатами моделирования. Сопоставление экологических амплитуд обоих видов по термоклиматической шкале Д. Н. Цыганова также подтверждает более высокие требования к теплообеспеченности для майника: баллы от бореального до неморального включительно, а для лин-

неи – от гипоарктического до суббореального климатического режима [Цыганов, 1983].

Секторальное изменение постоянства обоих видов с запада на восток обусловлено как климатическими показателями (усиление континентальности, уменьшение осадков), так и разнообразием орографических, литологических и биотических условий. Анализ показателей постоянства майника двулистного, рассчитанных по выборкам, выявил, что наибольшее постоянство характерно для лесов западного и центрального секторов (до 60–70%), а именно лесов Смоленско-Московской и Валдайской возвышенностей, Верхне-Волжской низменности (см. рис. 3). Анализ изменения постоянства линнеи по массивам описаний в меридиональном направлении показал, что максимальные показатели характерны для Двинско-Мезенской равнины (более 40%) в северной тайге и для Вычегодской равнины (около 60%) в средней тайге, что также не противоречит результатам моделирования (см. рис. 5).

Таблица 2

Связь модельного постоянства линнеи северной с биоклиматическими показателями

Биоклиматические показатели	Коэффициент линейной корреляции Спирмена	Уравнение регрессионной модели с наибольшим показателем R^2	Коэффициент детерминации регрессионной модели (R^2)
Средняя температура летних месяцев	–0,20	$y = -0,0463x^2 + 1,3554x - 7,9171$	0,27
Средняя температура июля	–0,19	$y = -0,0466x^2 + 1,4516x - 9,3473$	0,23
Средняя годовая температура	–0,28	$y = -0,0242x^2 - 0,0121x + 1,9353$	0,22

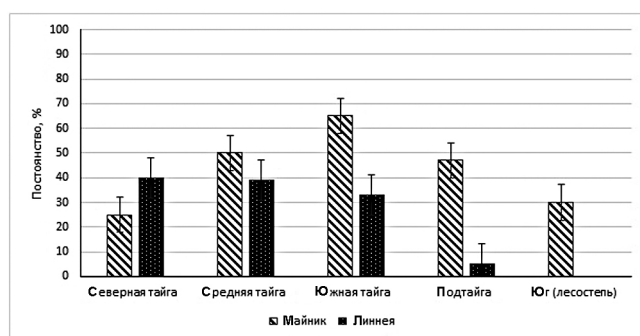


Рис. 6. Изменение постоянства майника двулистного и линнеи северной в лесных сообществах Европейской России в широтном направлении

Fig. 6. Latitudinal changes of constancy indices for *Maianthemum bifolium* and *Linnaea borealis* in European Russia forests

Проведенный регрессионный анализ не установил связи показателей постоянства линнеи с увлажнением, и в целом связи распространения этого

вида с климатическими показателями значительно слабее выражены (см. табл. 2). Это можно объяснить действием других факторов, перекрывающих воздействие климата. Можно предположить, что для лесных растений нижнего яруса более важным экологическим фактором является воздействие лесообразующих пород [Толмачев, 1974]. Действительно, в однородных климатических условиях постоянство исследуемых видов значительно варьирует в разных лесных формациях. Максимальное постоянство как у майника двулистного, так и у линнеи северной приурочено к еловым лесам, за исключением окраин ареалов, где эти связи нарушаются. Для майника также обычно произрастание и в мелколиственных лесах, в то время как у линнеи постоянство в лиственных лесах заметно снижено. В результате антропогенных трансформаций растительного покрова, наблюдаемых на большей части средней и южной тайги Восточно-Европейской равнины, при замене больших площадей корен-

ных еловых лесов мелколиственными постоянно линией северной заметно снижается, в то время как у майника такого снижения не наблюдается (рис. 7). Именно поэтому в одних и тех же климатических условиях постоянно линией в лесных массивах, сильно трансформированных антропогенными воздействиями, значительно ниже, а общая картина распределения постоянства в пределах восточноевропейской части ареала не обнаруживает четких связей с уровнем теплообеспеченности и увлажнения, как у майника. Приуроченность линией к еловым лесам отражается и на полученной пространственной модели распределения постоянства вида, на которой области повышенного постоянства совпадают с территориями наибольшего распространения еловых лесов в средней тайге Ладожско-Вычегодского и Приуральского биомов. Согласно структуре этих биомов на хвойные (еловые и сосновые) леса в первом биоме приходится почти 60% площади, а во втором (еловые, пихтовые и сосновые) – более 63% площади биома [Биоразнообразие..., 2020].

Майник характеризуется более широким спектром формаций, в которых он участвует с различным постоянством, при этом наиболее высокие

показатели характерны для еловых и мелколиственных лесов в южной тайге. Именно эта территория (Ладожско-Вычегодский южнотаежный биом, Смоленско-Приволжский биом широколиственно-хвойных лесов) на пространственной модели структуры ареала выступает в качестве области повышенного постоянства майника двулистного (см. рис. 3).

ВЫВОДЫ

Анализ большого объема геоботанических описаний, собранных из литературных источников, а также данных собственных многолетних наблюдений в различных районах лесной полосы Европейской России позволил оценить региональную активность двух типичных видов наземного покрова бореальных лесов на основе показателя постоянства видов.

Показатель постоянства исследуемых видов в выборках описаний лесных сообществ был использован для выявления закономерностей распределения вида в пространстве ареала на основе построения интерполяционных моделей с применением методов геостатистики.

Полученные модели распределения показателей постоянства статистически достоверны и иллюстрируют связи рассматриваемых видов с климатическими факторами, региональными особенностями природной среды и растительного покрова, которые проявляются в биомном делении территории.

Модельное распределение исследуемых видов подтверждено сопоставлением с результатами расчета их постоянства по выборкам описаний по широтному и меридиональному градиентам, а также по формациям хвойных и лиственных лесов.

На основе полученных результатов можно констатировать, что область максимального постоянства майника двулистного в восточно-европейской части ареала связана с центральной и западной частями Ладожско-Вычегодского южнотаежного и Смоленско-Приволжского биома широколиственно-хвойных лесов. Область максимального постоянства линией северной состоит из двух частей в центре Ладожско-Вычегодского среднетаежного и на западе Приуральского среднетаежного биомов.

Зависимость распределения показателей постоянства от климатических условий более четко прослеживается для майника двулистного, для которого установлены статистически достоверные связи с уровнем теплообеспеченности (средние температуры летнего периода) и увлажнения (суммы осадков летнего периода).

Помимо климатических факторов существенную роль в распространении видов играет соотношение лесных формаций. Более сложный характер распределения областей повышенного постоянства

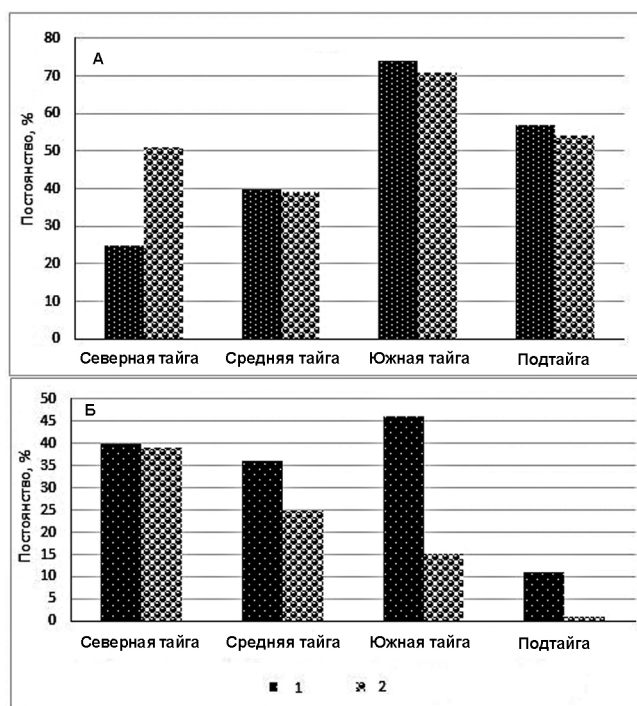


Рис. 7. Изменение постоянства майника двулистного (А) и линией северной (Б) в сообществах хвойных и лиственных лесов в широтном направлении.

Леса: 1 – хвойные; 2 – лиственные

Fig. 7. Latitudinal changing of constancy indices for *Maianthemum bifolium* (A) and *Linnaea borealis* (B) in coniferous and deciduous forests:

1 – coniferous forests; 2 – deciduous forests

линии северной в большой степени объясняется ее приуроченностью к хвойным лесам и значительной нарушенностью этих лесов в Европейской России.

Использование методов пространственного моделирования показателей постоянства дает возможность выявить в пределах восточно-европейской части ареалов двух видов наземного покрова таежных лесов области их различной активности и перейти

в дальнейшем к исследованию структуры их ареалов и картографическому ее отображению.

Выявленные закономерности могут быть использованы для мониторинга биологического разнообразия бореальных лесов Европейской России при различных изменениях окружающей среды, а также для проведения внутрибиомной дифференциации региональных биомов.

Благодарности. Исследование выполнено в рамках финансирования темы НИР по госзаданию «Пространственно-временная организация экосистем в условиях изменений окружающей среды».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Биомы России. Карта масштаба 1:7 500 000 / гл. ред. Г.Н. Огуреева. 2-е изд. М.: МГУ имени М.В. Ломоносова, географический факультет, Русское географическое общество, WWF, 2018.
- Биоразнообразие биомов России. Равнинные биомы / под ред. Г.Н. Огуреевой. М.: ИГКЭ, 2020. 623 с.
- Демьянов В.В., Савельева Е.А. Геостатистика: теория и практика. М.: Наука, 2010. 327 с.
- Дидух Я.П. Проблемы активности видов растений // Ботанический журнал. 1982. Т. 67. № 7. С. 925–935.
- Емельянова Л.Г. Исследование эколого-географической структуры ареалов видов картографическими методами // Актуальная биогеография. М.: Кодекс, 2012. С. 179–192.
- Емельянова Л.Г., Леонова Н.Б. Исследование закономерностей пространственной организации ареалов видов растений и животных с использованием критерия активности и численности // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5. Геогр. 2016. № 1. С. 53–60.
- Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий. Карта для высших учебных заведений. 1:8 000 000 / отв. ред. Г.Н. Огуреева. М.: ЭКОР, 1999.
- Куваев В.Б. Горичник Морисона / Атлас ареалов ресурсов лекарственных растений СССР. М.: ГУГК, 1980. С. 59.
- Леонова Н.Б., Горяинова И.Н. Эколого-ценотические позиции *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt и *Linnaea borealis* L. на северной периферии ареала // Вестн. Томского гос. ун-та. Биология. 2018. № 43. С. 89–110.
- Леонова Н.Б., Горяинова И.Н. Постоянство и эколого-ценотические связи майника двулистного (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt) и линнеи северной (*Linnaea borealis* L.) в лесах Европейской России // Вестн. Северного (Арктического) федерального ун-та. Серия: Естественные науки. 2016. № 3. С. 45–58.
- Мордкович В.Г. Основы биогеографии. М.: Тов-во научн. изданий КМК, 2005. 236 с.
- Мяло Е.Г., Горяинова И.Н. Использование показателя постоянства видов растений при картографировании структуры их ареалов // География и природные ресурсы. Вып. 3. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1997. С. 185–190.
- Налимова Н.В. Оценка внутриландшафтной активности популяций растений // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2006. С. 118–123.
- Нештаев Ю.Н. Методы анализа геоботанических описаний. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1987. 192 с.
- Носова Л.М., Леонова Н.Б., Зимин М.В. Анализ ареалов основных эколого-ценотических групп видов растений лесного пояса // Восточно-европейские леса. Т. 1. М.: Наука, 2004. С. 270–282.
- Попов С.Ю. Использование методов геостатистики для моделирования ареалов видов (на примере сфагновых мхов) // Тр. Карельского научн. центра РАН. 2017. № 6. С. 70–83. DOI: 10.17076/bg558.
- Савинов А.Б., Никитин Ю.Д. Развитие представлений об активности растений, ее экологической роли и способах оценки активности в экосистемах // Принципы экологии. 2017. № 3. С. 20–39. DOI: 10.15393/j1.art.2017.6224.
- Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: Наука, 1974. 224 с.
- Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 197 с.
- Чепинога В.В., Росбах С.А. Активность различных видов водной флоры Иркутско-Черемховской равнины // География и природные ресурсы. 2008. № 1. С. 97–104.
- Юрцев Б.А. Использование индексов региональной встречаемости и региональной активности для ботанико-географического анализа растительного покрова // Ботанический журнал. 2006. Т. 91. № 3. С. 375–391.
- Юрцев Б.А. Эколого-географическая структура биоразнообразия и стратегия его учета и охраны // Биоразнообразие: Подходы к изучению и сохранению. СПб.: ЗИН РАН, 1992. С. 721.
- Global Biodiversity Assessment, Oxford, Oxford Univ. Press, 1995, p. 350.
- Grime J.P., Pierce S. *The evolutionary strategies that shape ecosystems*, Chichester, Wiley-Blackwell, 2012, 240 p.
- Karger D.N., Conrad O., Böhner J., Kawohl T., Kreft H., Soria-Auza R.W., Zimmermann N.E., Linder H.P., Kessler M. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas, *Scientific Data*, 2017, no. 4, 170122, DOI: 10.5061/dryad.kd1d4.
- Kosakivska I.V. Biomarkers of plants with different types of ecological strategies, *Gen. Appl. Plant Physiol.*, 2008, vol. 34, no. 1/2, p. 113–126.

Popov S.Yu. Distribution pattern of seven *Polytrichum* species in the East European Plain and Eastern Fennoscandia, *Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation*, 2018, vol. 7(1), p. 25–40.

Поступила в редакцию 27.05.2021
После доработки 15.10.2021
Принята к публикации 09.03.2022

STRUCTURE OF THE AREAS OF BOREAL PLANT SPECIES WITHIN EUROPEAN RUSSIA (CASE STUDY OF NORTH TWINFLOWER AND TWO-LEAVED MULLET)

N.B. Leonova¹, I.N. Goryainova², M.V. Bocharnikov³

^{1–3} Lomonosov Moscow State University, Geography Faculty, Department of Biogeography

¹ Associate Professor, Ph.D. in Geography; e-mail: nbleonova2@gmail.com

² Ph.D. in Geography; e-mail: info@biogeo.ru

³ Senior Research Scientist, Ph.D. in Geography; e-mail: maxim-msu-bg@mail.ru

The results of studying the structure of the areas of two plant species of the boreal forests' ground cover, namely *Maianthemum bifolium* (L.) F. Schmidt. and *Linnaea borealis* L., within the East-European part of their range are discussed. Data on their presence in the geobotanical descriptions were used as an indicator of the species activity within the area. More than 7000 geobotanical descriptions from scientific publications and original surveys were analyzed; data were grouped into 109 subsets by geographic location. Constancy indicators were calculated for each subset, namely, the proportion of descriptions in which the studied species were present. Based on the use of geostatistical methods (ordinary kriging), models of the spatial distribution of the constancy index of each species within the East-European part of the range were constructed. Checking the quality of constructed models by the cross-validation method and assessing the reliability of regressions between the initial and predicted values of constancy gave satisfactory results. Analysis of the relationship between the constructed models of the distribution of constancy indicators and bioclimatic characteristics showed a relatively weak correlation with indicators of heat and moisture supply. This indicates the complex nature of the mutual influence of climatic, orographic, lithological and phytocenotic factors on the distribution of plant species under study. Moreover, the distribution of *Linnaea borealis* shows closer correlation with forest-forming species, while *Maianthemum bifolium* is associated with a wider number of formations and to a greater extent depends on a certain level of heat supply and the amount of summer precipitation. The area of maximum constancy of *Maianthemum bifolium* in European Russia is the central and western parts of the Ladoga-Vychegda southern taiga and Smolensk-Volga deciduous-coniferous biomes, where it mainly grows in spruce, coniferous-deciduous and small-leaved forests. According to the model, the areas of maximum constancy of *Linnaea borealis* are the central part of the Ladoga-Vychegda middle taiga and the west of the Urals taiga biomes, where the species predominantly grows in the ground cover of spruce forests. The revealed results could be used to display the structure of a species range on a map, to identify inner biome differentiation of the vegetation cover, and to monitor the biodiversity of boreal forests in European Russia under environmental changes.

Keywords: distribution maps, biome, kriging, modeling of species distribution, constancy of species

Acknowledgements. The study was carried out within the framework of the state-financed Scientific Research Theme “Spatial and temporal organization of ecosystems under environmental changes”.

REFERENCES

- Biomes of Russia*, Scale 1:7 500 000 (Second revised edition), G.N. Ogureeva (ed.), Moscow, Lomonosov Moscow State University, Russian Geographical Society, WWF-Russia Publ., 2018.
- Bioraznoobrazie biotomov Rossii. Ravninnye bioty* [Biodiversity of biomes of Russia. Plain biomes], G.N. Ogureeva (ed.), Moscow, IGKJe Publ., 2020, 623 p. (In Russian)
- Chepinoga V.V. Rosbah S.A. Aktivnost' raznykh vidov vodnoj flory na Irkuskko-Cheremukhovskoj ravnine [Activity of different aquatic flora species within the Irkutsk-Cheremukhov Plain], *Geografiya i prirodnye resursy*, 2008, no. 1, p. 97–104. (In Russian)
- Cyganov D.N. *Fitoindikacija ekologicheskikh rezhimov v podzone hvojno-shirokolistvennykh lesov* [Phytoindication of ecological regimes in the coniferous-deciduous forest subzone], Moscow, Nauka Publ., 1983, 197 p. (In Russian)
- Dem'janov V.V., Savel'eva E.A. *Geostatistika: teorija i praktika* [Geostatistics: theory and practice], Moscow, Nauka Publ., 2010, 327 p. (In Russian)

- Didukh Ja.P. Problemy aktivnosti vidov rastenij [Problems of plants species' activity], *Botanicheskii zhurnal*, 1982, vol. 67, no. 7, p. 925–935. (In Russian).
- Emel'janova L.G. Issledovanie ekologo-geograficheskoi struktury arealov vidov kartograficheskimi metodami [The study of ecological and geographical structure of species areas by cartographic methods], *Aktual'naja biogeografiya*, Moscow, Kodeks Publ., 2012, p. 179–192. (In Russian)
- Emel'janova L.G., Leonova N.B. Issledovanie zakonomenostej prostranstvennoy organizatsii arealov vidov rastenij i zhivotnykh s ispol'zovaniem kriteriya aktivnosti i chislenosti [Analysis of the regularities of spatial organization of plant and animal ranges using the activity and abundance indices], *Vestn. Mosk. un-ta, Ser. 5, Geogr.*, 2016, no. 1, p. 53–60. (In Russian)
- Global Biodiversity Assessment*, Oxford, Oxford Univ. Press, 1995, 350 p.
- Grime J.P., Pierce S. *The evolutionary strategies that shape ecosystems*, Chichester, Wiley-Blackwell, 2012, 240 p.
- Jurcev B.A. [Ecologo-geographical structure of biodiversity and the strategy for its assessment and conservation], *Bio-raznootobrazie: podhody k izucheniju i sohraneniu* [Biodiversity: approaches to survey and conservation], Saint Petersburg, ZIN RAN Publ., 1992, p. 7–21. (In Russian)
- Jurcev B.A. Ispol'zovanie indeksov regional'noj vstrechaemosti i regional'noj aktivnosti dlja botaniko-geograficheskogo analiza rastitel'nogo pokrova [Application of regional occurrence and activity indices for botanical geographical analysis of vegetation cover], *Botanicheskii zhurnal*, 2006, vol. 91, no. 3, p. 375–391. (In Russian)
- Karger D.N., Conrad O., Böhrer J., Kawohl T., Krefl H., Soria-Auza R.W., Zimmermann N.E., Linder H.P., Kessler M. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas, *Scientific Data*, 2017, no. 4, 170122, DOI: 10.5061/dryad.kd1d4.
- Zony i tipy pojasnosti rastitel'nosti Rossii i sopredel'nykh territorij*, Karta dlya vysshikh uchebnykh zavedeniy [Zones and belts of vegetation in Russia and adjacent territories, Map for higher educational institutions], 1:8 000 000, G.N. Ogureeva (ed.), Moscow, ECOR Publ., 1999. (In Russian)
- Kosakivska I.V. Biomarkers of plants with different types of ecological strategies, *Gen. Appl. Plant Physiol.*, 2008, vol. 34, no. 1/2, p. 113–126.
- Kuvaev V.B. [*Peucedanum morisonii*], *Atlas arealov i resursov lekarstvennykh rastenij SSSR* [Atlas of ranges and resources of officinal plants of the USSR], Moscow, GUGK Publ., 1980, p. 59. (In Russian)
- Leonova N.B., Gorjainova I.N. Ekologo-cenoticheskie pozicii *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt i *Linnaea borealis* L. na severnoj periferii areala [Ecological and coenotic position of *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt and *Linnaea borealis* L. at the northern periphery of the range], *Tomsk State University Journal of Biology*, 2018, no. 43, p. 89–110. (In Russian)
- Leonova N.B., Gorjainova I.N. Postojanstvo i ekologo-cenoticheskie svyazi majnika dvulistnogo (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt) i linnei severnoj (*Linnaea borealis* L.) v lesah Evropejskoj Rossii [Constancy index and ecological and coenotic interactions of *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt and *Linnaea borealis* L. in forests of European Russia], *Vestn. of Northern (Arctic) Federal University, Ser. Natural Sciences*, 2016, no. 3, p. 45–58. (In Russian)
- Mjalo E.G., Gorjainova I.N. Ispol'zovanie pokazatelya postojanstva vidov rastenij pri kartografirovanii struktury ih arealov [Application of constancy index of plants species for mapping the structure of their ranges], *Geografiya i prirodnye resursy*, 1997, vyp. 3. Novosibirsk, SO RAN Publ., p. 185–190. (In Russian)
- Mordkovich V.G. *Osnovy biogeografii* [Basics of Biogeography], Moscow, KMK Publ., 2005, 236 p. (In Russian)
- Nalimova N.V. [Evaluation of intra-landscape activity of plant populations], *Polivariantnost' razvitiya organizmov, populyaciy i soobschestv*, Yoshkar-Ola, Marijskij Universitet Publ., 2006, p. 118–123. (In Russian)
- Neshataev Ju.N. *Metody analiza geobotanicheskikh opisanij* [Methods of analysis of geobotanical descriptions], Leningrad, Leningrad State University Publ., 1987, 192 p. (In Russian)
- Nosova L.M., Leonova N.B., Zimin M.V. [Analysis of ranges of the main ecological coenotic groups of plants species within the forest belt], *Vostochno-evropejskie lesa* [Eastern European forests], vol. 1, Moscow, Nauka Publ., 2004, p. 270–282. (In Russian)
- Popov S.Ju. Ispol'zovanie metodov geostatistiki dlja modelirovaniya arealov vidov (na primere sfagnovykh mhov) [Application of geostatistic methods for species ranges modelling], *Trudy Karel'skogo nauchnogo centra RAN*, 2017, no. 6, p. 70–83, DOI: 10.17076/bg558. (In Russian)
- Popov S.Yu. Distribution pattern of seven *Polytrichum* species in the East European Plain and Eastern Fennoscandia, *Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation*, 2018, vol. 7(1), p. 25–40.
- Savinov A., Nikitin Y. Razvitie predstavlenii o aktivnosti rastenij, ikh ekologicheskoi roli i metodakh otzhenki v ekosistemakh [Development of concepts of plants activity, its ecological role and methods of its assessment in ecosystems], *Principy ekologii*, 2017, vol. 6, no. 3, p. 20–39, DOI: 10.15393/j1.art.2017.6224. (In Russian)
- Tolmachev A.I. *Vvedenie v geografiju rastenij* [Introduction to the geography of plants], Leningrad, Nauka Publ., 1974, 224 p. (In Russian)

Received 27.05.2021

Revised 15.10.2021

Accepted 09.03.2022