

УДК 581.9: 581.527.3: 581.527.2

**О ПОДРАЗДЕЛЕНИИ ТИПОВ АРЕАЛОВ
ПОЛИЗОНАЛЬНЫХ И ПЛЮРИРЕГИОНАЛЬНЫХ ВИДОВ
ДЛЯ ЦЕЛЕЙ СОПРЯЖЕННОГО АНАЛИЗА ФЛОР
СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ, МОХООБРАЗНЫХ И
ЛИШАЙНИКОВ**

И. Б. Кучеров

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург

Выделение географических элементов в рамках полизональной и плюрирегиональной фракций флоры делает возможным сопряженный ботанико-географический анализ флор и ценофлор сосудистых растений, мохообразных и лишайников в системе двух биогеографических координат – широтной и хориономической. При выделении элементов полизональной фракции выделяются северно-, умеренно-, южно- и пан-позональные группы элементов с их дальнейшей детализацией, исходя из принципа «центра тяжести» ареала. Основные группы элементов в рамках плюрирегиональной фракции – биполярная, гемисферная (с подразделением на борео- и нотосферную), субмеридиональная, пантропическая и субкосмополитная. Сопряженный ботанико-географический анализ продуктивен при изучении молодых четвертичных, в том числе миграционных флор и ценофлор, когда он выступает как вспомогательный инструмент стадийного анализа, а также способствует выделению флороценологических «свит» видов.

Ключевые слова: сосудистые растения, мохообразные, лишайники, ареалы, полизональные виды, плюрирегиональные виды, сопряженный географический анализ флор

**ON THE SUBDIVISION OF DISTRIBUTION TYPES OF MULTIZONAL
AND MULTIREGIONAL SPECIES FOR THE PURPOSES OF ADJOINT
ANALYSIS OF VASCULAR, BRYOPHYTE AND LICHEN FLORAS**

I.B. Kucherov

V.L. Komarov Botanical Institute RAN, St.-Petersburg

The subdivision of distribution types within the multizonal and multiregional fractions of the flora makes possible the adjoint phytogeographical analysis of the floras and cenotic floras of vascular plants, bryophytes and lichens,

using two phytogeographical coordinates, latitudinal and chorionomic, which reflect the position of a species area within the system of floristic kingdoms and regions of the Earth. When defining the distribution types within the multizonal fraction, the northern-, temperate-, southern-, and pan-multizonal groups of range types, with further subdivision following the principle of maximal species occurrence and abundance within its area, can be distinguished. The main groups of elements in the frame of multiregional fraction of the flora are: bipolar, hemispheric (with further subdivision into North- and South hemisphere species), sub-meridional, pantropical, and subcosmopolitan ones. The adjoint phytogeographical approach seems to be appropriate when studying the «young» Quaternary floras and cenotic floras, especially migratory ones. It can be applied as additional tool when analyzing the flora formation and it is suitable to distinguish the ecological-geographical «corteges» of joint species distribution.

K e y w o r d s: vascular plants, bryophytes, lichens, flora, distribution ranges, multizonal species, multiregional species, adjoint distribution range analysis

Введение

Более 15 лет назад при участии автора в сборнике трудов по сравнительной флористике была опубликована система широтных элементов для анализа бореальных флор Восточной Фенноскандии (Кучеров, Науменко, 2000). Видимо, система эта была не слишком удачной, поскольку оценивала широтный диапазон видов не по «центру тяжести» ареала (Толмачев, 1973; Юрцев, 1987 а, 1987 б; Юрцев, Камелин, 1987, 1991), а методом «краевых засечек», учитывая местонахождения вида на границе ареала или даже в отрыве от него. Однако в ней присутствовала идея, которая была подхвачена – это подразделение полизонального флористического элемента на полизональные «северные», полизональные «южные» и пан-полизональные виды. Этот подход нашел применение в микологии: значительное число видов грибов характеризуется протяженным широтным распространением, и такое подразделение облегчает биогеографический анализ. Так, О. В. Морозова (2001) выделила мультizonальный северный (арктобореонеморальный), мультizonальный южный (бореонеморально-меридиональный), неморально-меридиональный и пан-мультizonальный элементы. С необходимостью выделения подобных элементов сталкиваются также бриологи, гепатикологи, лихе-

нологи – практически все специалисты, работающие с флорами, большинству представителей которых свойственны древние протяженные ареалы. Аналогичное подразделение плюрирегионального элемента становится необходимым и при долгом или хориономическом (отражающем положение видовых ареалов в системе выделов ботанико-географического или флористического районирования Земли (Юрцев, Камелин, 1991)) анализе флор и биот.

Вследствие протяженности ареалов очень часто делается одна и та же типичная ошибка, ограничивающая применимость системы элементов: последняя из соображений «удобства» строится в системе единственной биогеографической координаты. В результате в одном ряду оказываются как собственно широтные, так и долготные (либо хориономические), а нередко также и экологические элементы. Так, при анализе ареалов агариковых грибов Эстонии К. Каламеем (Kalamees, 1978) выделялись следующие региональные (фактические хориономические) геоэлементы: европейский, палеарктический, голарктический, амфиатлантический, биполярный, космополитный (последние два – субэлементы плюрирегионального элемента); однако в одном ряду с ними стоит бореотропический элемент, по сути зональный. При характеристике ареалов мхов бриофлоры Среднерусской возвышенности (Попова, 2002) зонально-координатные элементы (арктобореальный, бореальный, неморальный, бореонеморальный, аридный, арктоальпийский) также поставлены в один ряд с хориономическими, выделяемыми при подразделении плюрирегионального элемента (эвриголарктический, космополитный). То же самое имеет место при сопряженном ботанико-географическом анализе флор мхов и сосудистых растений южной тайги и подтайги Русской равнины (Нотов и др., 2004): хориономические элементы (среднеевропейский, атлантико-европейский) используются наряду с широтно-экологическими (лесостепной, степной и аридный). В. Э. Федосов (2014) в системе геоэлементов мхов Гипоарктики также объединил широтные (арктический, бореальный, аридный, мультизональный) и меридиональные (субокеанический) элементы, и т. д.

Принципиально иной подход предлагают работы по ботанической географии сосудистых растений школы А.И. Толмачева и Б.А. Юрцева, использующие метод двух биогеографических координат – широтной и долготной (Юрцев, 1968, 1974, 1981 и др.; Толмачев, 1973; Юрцев, Камелин, 1991; Юрцев и др., 2001, 2002, и др.) либо широтной и хориономической (Кучеров, Чепинога, 2004; Кучеров и др., 2006; Кучеров, Зверев, 2014). Используя две биогеографические координаты, можно логически непротиворечиво охарактеризовать ареал любого вида не только сосудистых, но и бессосудистых растений. Примеры тому – сводка Р.Н. Шлякова (1976–1982), посвященная печеночным мхам севера СССР, и монография по макролишайникам Американской Арктики (Thompson, Brehmer, 1984). Такой подход делает возможным сопряженный анализ флор как сосудистых растений, так и (как минимум) мохообразных и лишайников с использованием единой системы геоэлементов, что должно способствовать решению проблемы комплексного биогеографического районирования (Юрцев, 2000). Основным препятствием на этом пути выступают протяженные ареалы большинства мохообразных и лишайников, что приводит к отнесению от половины до двух третей соответствующих флор к полизональному либо плюрирегиональному элементам.

Настоящая работа ставит своей целью детализацию полизонального и плюрирегионального геоэлементов для целей сопряженного ботанико-географического анализа флор и ценофлор сосудистых растений, мохообразных и лишайников, а также иллюстрацию применимости предлагаемого метода.

Используемые даггые и методические подходы

Ввиду необходимости дальнейшего подразделения как полизональных, так и плюрирегиональных видов по типам их ареалов, мы рассматриваем совокупности как тех, так и других в ранге соответственно широтных либо хориономических фракций, а подразделения внутри последних – в ранге групп элементов, далее элементов и (при необходимости) субэлементов. К полизональным мы относим виды, у которых «центр

тяжести» ареала (ценоареал; Толмачев, 1973; Юрцев, Камелин, 1991) приходится не менее чем на три соседствующие либо (в случае зонально дизъюнктивных ареалов) разобщенные природные зоны. Бореонеморальные, а также арктобореальные (Чиненко, 2008, 2013 а, 2013 б) виды, у которых ценоареал охватывает две соседствующие природные зоны, рассматриваются в качестве самостоятельных широтных геоэлементов, не относящихся к полизональной фракции. Аридно-степной элемент, однако, к данной фракции относится (см. ниже), ввиду сложного зонального деления как степного, так и аридного широтных поясов. К плюрирегиональным отнесены виды, протяженные (как правило, дизъюнктивные) ареалы которых охватывают (целиком либо частично) территорию нескольких флористических царств (Good, 1953; Тахтаджян, 1978). При этом также применяется принцип «центра тяжести» ареала, однако учитываются и изолированные реликтовые местонахождения. В большинстве случаев плюрирегиональные виды произрастают в обоих полушариях.

Данные об ареалах сосудистых растений основаны на картографических материалах из атласов Е. Hultén & М. Fries (1986) и J. Meusel et al. (1965–1992), с выборочными уточнениями по ряду флор и монографий (Good, 1953; Арктическая..., 1960–1987; Raven, 1963; Moore, Chater, 1971; Флора европейской..., 1974–1994; Сосудистые..., 1985–1996; Флора Восточной..., 1996–2004; Егорова, 1999; Цвелёв, 2000). Ареалы листостебельных мхов даются по монографии М. С. Игнатова и Е.А. Игнатовой (2003, 2004) и чек-листу этих же авторов, О.М. Афониной и др. (Ignatov et al., 2006), с учетом работ А.С. Лазаренко (1944), О.М. Афониной (1988 а, б), И.И. Абрамова и Л.А. Волковой (1998), Н.Н. Поповой (2002), Piippo & Koronen (2003). Данные об ареалах печеночных мхов приводятся по Р.Н. Шлякову (1976–1982), с уточнениями по А.Д. Потемкину и Е.В. Софроновой (2009). Ареалы лишайников даются по «Определителю лишайников СССР» (1971–1978), включая входящую в его состав монографию А.Н. Окснера (1974), и «Определителю лишайников России» (1996–2008), с уточнениями по ряду других источников (Thompson & Brehmer, 1984; Урбанавичус, 1999; Список..., 2010).

Распределение видов по широтным элементам внутри полизональной фракции основано на соотнесении схемы широтной зональности Земли (Вальтер, Алехин, 1938; Walter (1964, 1968), в пределах Нечерноземья Европейской России с уточнениями по В.Д. Александровой и Т.К. Юрковской (1989), с данными о видовых ареалах. При этом также учтен полевой опыт автора. Границы Гипоарктического ботанико-географического пояса при выделении гипоаркто-поли-зонального элемента приняты согласно Б.А. Юрцеву (1966). Распределение видов по хориономическим элементам внутри плюрирегиональной фракции проводится путем соотнесения ареалов и схемы флористических царств и областей Земли (Good, 1953; Тахтаджян, 1978).

Номенклатура сосудистых растений для территории бывшего СССР дается по сводке С. К. Черепанова (1995), с выборочными уточнениями по «Арктической флоре СССР» (1960–1987), для Нового Света – по Р. Raven (1963), листостебельных мхов – по М.С. Игнатову, О.М. Афониной, Е.А. Игнатовой и др. (Ignatov et al., 2006), печеночных мхов – по А.Д. Потемкину и Е.В. Софроновой (2009), лишайников – преимущественно по «Списку лишенофлоры России» (2010). По сравнению с предварительными публикациями (Кучеров, 2015; Kuchеров, 2015), для многих видов мхов и лишайников использована более современная номенклатура; для ряда видов уточнены данные об их распространении. Однако по-прежнему, всюду, где это возможно, мы стремимся к широкому пониманию видов, удобному для ботанико-географических целей.

Классификация широтных геоэлементов полизональной фракции Северного полушария

В пределах Северного полушария в рамках полизональной фракции мы выделяем четыре группы географических элементов – северно-полизональную, умеренно-полизональную, южно-полизональную и пан-полизональную (Табл. 1). 1. К северно-полизональной группе элементов относятся аркто-полизональные и гипоаркто-полизональные элементы. «Центр тяжести» ареалов видов, относящихся к аркто-полизональным элементам, простирается на юг, от тундровой

Таблица 1 – Table 1.
Классификация флористических элементов полизональной фракции в Северном полушарии
Subdivision of distribution types of the flora in the multizonal fraction of Northern Hemisphere

Флористические элементы и субэлементы	Виды		
	сосудистых растений	мохообразных	лишайников
1. Северно-полизональная группа элементов: аркто- и гипоаркто-полизональные элементы			
1.1. Аркто- неморальный и аркто- монтанный неморально-	<i>Festuca rubra</i> s. l., <i>Cardamine pratensis</i> , <i>Chrysosplenium alternifolium</i>	<i>Dicranum scoparium</i> , <i>Fissidens adian- thoides</i> , <i>Pohlia nutans</i> , <i>Plagiomnium ellipticum</i> , <i>Orthotrichum obtusifolium</i> , <i>Calliergon cordifolium</i> , <i>Campyllum stellatum</i> s. l. <i>pticum</i> , <i>Orthotrichum obtusifolium</i> , <i>Calliergon cordifolium</i> , <i>Campyllum stellatum</i> s. l.	<i>Chaenotheca fur- furacea</i>
1.2. Аркто-бореально- степной и аркто- степной дизъюнк- тивный	<i>Carex duriuscula</i> , <i>C. obtusata</i> , <i>Festuca lenensis</i> , <i>Silene repens</i> , <i>Noccaea coch- leariformis</i> , <i>Potentilla arenosa</i> Juz. sensu Jurtz., <i>P. nudicaulis</i> , <i>Castilleja pallida</i> , <i>Tephrosieris integrifolia</i> , <i>Tephrosieris integrifolia</i>	<i>Bryoerythrophyllum recurvirostrum</i> , <i>Syntrichia ruralis</i>	<i>Endocarpon pusillum</i> , <i>Cladonia symphyocarpa</i> , <i>Collema fuscovirens</i> , <i>C. tenax</i> , <i>Cetraria acu- leata</i> , <i>Pertusaria saxi- montana</i>
1.3. Аркто-аридный дизъюнктивный	-	<i>Aloina brevirostris</i> , <i>Pseudoleskeella catenulata</i> , <i>P. tectorum</i> , <i>Brachythec- ciastrum velutinum</i>	-

Продолжение таблицы 1.

1.4. Гипоаркто-лесостепной	<i>Equisetum arvense</i> , <i>Deschampsia cespitosa</i> , <i>Poa pratensis</i> s. l.	-	-
1.5. Гипоаркто-степной	<i>Triglochin maritima</i> , <i>Alopecurus arundinaceus</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i> , <i>Galium boreale</i>	<i>Climacium dendroides</i> , <i>Abietinella abietina</i> , <i>Brachythecium albicans</i>	-
1.6. Гипоаркто-субтропический	-	<i>Pseudoleskeella nervosa</i> , <i>Drepanocladus polygamus</i>	-
2. Умеренно-полюзональная группа элементов: бореально-, бореонеморально- и неморально-полюзональные элементы			
2.1. Бореально-(лесо)степной	<i>Equisetum fluviatile</i> , <i>Potamogeton berchtoldii</i> , <i>Arctopoa subfastigiata</i> , <i>Poa botryoides</i> , <i>P. palustris</i> , <i>Elytrigia repens</i> , <i>Astragalus fruticosus</i> , <i>Peplis portula</i> , <i>Lycium salicaria</i> , <i>Phlox sibirica</i> , <i>Cryptantha spiculifera</i> , <i>Scutellaria galericulata</i> , <i>Hieracium umbellatum</i> ?	<i>Campylidium sommerfeltii</i>	<i>Peltigera canina</i> s. l., <i>Cladonia foliacea</i>
2.2. Бореонеморально-субтропический	<i>Polystichum aculeatum</i> , <i>Asplenium muraria</i> , <i>Equisetum palustre</i> , <i>Phalaroides arundinacea</i> s. l., <i>Prunella vulgaris</i> s. l. (incl. <i>P. asiatica</i>), <i>Mentha arvensis</i>	<i>Callicladium haldanianum</i>	<i>Physcia caesia</i>

Продолжение таблицы 1.

2.3. Бореонеморально-тропический	<i>Ruppia maritima</i> , <i>Potamogeton pusillus</i> , <i>Echinochloa crus-galli?</i> , <i>Lemna minor</i> , <i>L. trisulca</i> , <i>Ceratophyllum demersum</i> , <i>Limosella aquatica</i>	<i>Hymenostylium recurvirostrum</i>	<i>Diploschistes muscorum</i>
2.4. Неморально-субтропический	<i>Aleuritopteris argentea</i> , <i>Coniogramme intermedia</i> , <i>Brasenia schreberi</i> , <i>Euryale ferox</i> , <i>Hydrocotyle vulgaris</i>	-	-
2.5. Неморально-тропический	<i>Adiantum capillus-veneris</i> , <i>Gonocormus minutus</i> , <i>Osmunda regalis</i> s. l. (incl. <i>O. japonica</i> , <i>O. lancea</i> , <i>O. spectabilis</i>), <i>Hydrilla verticillata</i> , <i>Potamogeton nodosus</i>	<i>Sphagnum auriculatum</i> , <i>Leucodon sciuroides</i> s. l.	<i>Coccocarpia erythroxyli</i> , <i>Polystroma ferdinandezii?</i>
3. Южно-полизональная группа элементов: аридно-полизональные элементы			
3.1. Аридно-степной	<i>Poa bulbosa</i>	<i>Syntrichia caninervis</i>	<i>Peltula radicata</i>
3.2. Аридно-тропический	<i>Cynodon dactylon</i> , <i>Diandrochloa diarrhena</i> , <i>Cyperis schoenoides</i> , <i>Saccharum spontaneum</i> , <i>Digitaria horizontalis</i> , <i>D. ciliaris</i> , <i>Echinochloa colonum</i> , <i>Aristida adscensionis</i> , <i>Eragrostis pilosa</i> , <i>Chloris virgata</i> , <i>Cyperus difformis</i> , <i>C. longus</i> , <i>Salicornia perennans</i>	-	-

Продолжение таблицы 1.

4. Панполизоная группа элементов: панполизоная элемент			
4.1. Панполизоная (аркто-тропический)	<i>Cystopteris fragilis</i> , <i>Limosella aquatica</i>	<i>Sciuro-hypnum plumosum</i> , <i>Brachythecium salebrosum</i> , <i>Plagiothecium denticulatum</i> , <i>Hypnum cupressiforme</i>	<i>Peltigera rufescens</i> , <i>Rhizocarpon geographicum</i> s. l.

Примечание. Прочерк означает отсутствие примеров, известных автору, знак вопроса – сомнительный пример.

зоны включительно. У видов, относящихся к гипоаркто-полизональным элементам, «центр тяжести» ареала расположен в пределах подзоны южных тундр либо лесотундры и предтундровых редколесий, т. е. Гипоарктического ботанико-географического пояса (Юрцев, 1966) и также простирается далее к югу.

1.1. У видов аркто-неморального элемента (включая аркто-неморально-монтанный субэлемент) ценоареал охватывает широтный диапазон от типичных тундр до зоны широколиственных лесов, с возможной иррадиацией в соответствующие высотные пояса лежащих южнее горных систем. Многочисленные примеры сосудистых растений этого элемента имеются в «Арктической флоре СССР» (1960-1987), в их числе *Festuca rubra* s. l., *Cardamine pratensis* s. l., *Chrysosplenium alternifolium*. Из собственно бореальных видов к нему же тяготеют *Epipactis atrorubens* и *Calluna vulgaris*. Из мхов к данному элементу относятся такие широко распространенные виды, как *Dicranum scoparium*, *Pohlia nutans*, *Plagiomnium ellipticum*, *Calliergon cordifolium* и др., из лишайников – *Chaenotheca furfuracea* (Определитель..., 1975; Список..., 2010).

1.2. Аркто-бореально-степной (непрерывно распространенный) элемент вкупе с аркто-степным (дизъюнктивным) представлен, в частности, в континентальном секторе Евразии. К нему относятся криоксерофильные сосудистые растения реликтовых степей и тундростепей Северо-Восточной Азии: *Carex duriuscula*, *C. obtusata*, *Festuca lenensis*, *Silene repens*, *Potentilla arenosa* Juz. sensu Jurtz., *P. nudicaulis*, *Tephroseris integrifolia* и др., из мхов – *Syntrichia ruralis* и *Bryoerythrophyllum recurvirostrum* (Юрцев, 1974, 1981), распространенные на юг до сухих степей Центральной Азии. Из лишайников сюда можно отнести такие ксерофильные виды, как *Collema fuscovirens*, *C. tenax* (Thompson, Brehmer, 1984), *Pertusaria saximontana* (Список..., 2010).

1.3. Аркто-аридный дизъюнктивный элемент (с единичными находками видов в пределах лесной зоны на специфических азональных экотопах) включает ультраксерофильные виды мхов (*Aloina brevirostris* (Афонина, 1988 а; Игнатов, Игна-

това, 2003)), в том числе эпилиты (*Pseudoleskeella catenulata*, *P. tectorum* (Игнатов, Игнатова, 2004)).

1.4. К гипоаркто-лесостепному элементу относятся луговые (в том числе прибрежно- и сорно-луговые) виды сосудистых растений: *Equisetum arvense*, *Deschampsia cespitosa*, *Poa pratensis* s. l. (Флора европейской..., 1974; Цвелёв, 2000).

1.5. В состав гипоаркто-степного (в том числе дизъюнктивно распространенного) элемента входят галофильные виды сосудистых растений, на Севере приуроченные к берегам морей и литорали (*Triglochin maritima*) либо супралиторали (*Alopecurus arundinaceus*), а также такие широко распространенные лугово-степные растения, как *Sanguisorba officinalis*, *Galium boreale*, из мхов – *Abietinella abietina*, *Brachythecium albicans*. В отличие от двух последних видов, *Climacium dendroides* населяет более увлажненные экотопы, включая сырые леса и микроповышения на мезоэвтрофных болотах.

1.6. Примерами мхов гипоаркто-субтропического элемента могут послужить эпифитный вид *Pseudoleskeella nervosa*, распространенный от гор южной части Арктики до Средиземноморья и Ближнего Востока, а также *Drepanocladus polygamus*, еще более широко распространенный на минеротрофных болотах (Игнатов, Игнатова, 2004).

2. Умеренно-полизональная группа элементов (Табл. 1) с ценоареалами видов, протяженными на юг, начиная от таежной либо неморально-лесной зоны включительно. Именно сосудистые растения из этой группы элементов обычно относят к полизональным при анализе флор севера и средней полосы Европейской России.

2.1. Бореально-(лесо)степной элемент с видовыми ценоареалами в таежной и степной зонах. К его представителям относятся как околотовные (*Equisetum fluviatile*, *Peplis portula*, *Lythrum salicaria*, *Scutellaria galericulata* etc.) и влажнолуговые (*Poa palustris*) растения умеренно континентального климата Европейской России, так и континентальные сибирско-западноамериканские и сибирские виды петрофитных степей и остепненных боров (*Poa botryoides*, *Astragalus fruticosus*, *Phlox sibirica*, *Cryptantha spiculifera* (Сосудистые..., 1985, 1989)).

Примером мхов этого элемента может послужить *Campylidium sommerfeltii* s. l., растущий на валежнике и на выходах карбонатных и сульфатных почвообразующих пород (Игнатов, Игнатова, 2004), аналогичным примером из числа лишайников – *Peltigera canina* s. l. (excl. *P. rufescens*; Определитель..., 1975).

У представителей бореонеморально-полизональных элементов «центры тяжести» ареалов охватывают все или большую часть подзон таежной зоны, широколиственно-лесную зону, а также зоны, расположенные южнее.

2.2. Бореонеморально-субтропический элемент. Сосудистые растения – папоротники и хвощи с древними протяженными ареалами (*Polystichum aculeatum*, *Asplenium ruta-muraria*, *Equisetum palustre* (Флора европейской..., 1974)), также распространенные далеко на юг *Phalaroides arundinacea* (Цвелёв, 2000), *Prunella vulgaris* s. l. (incl. *P. asiatica* в тропическом Индокитае) и доходящая до юга Вьетнама *Mentha arvensis* (Флора европейской..., 1978). Ко мхам с ареалом данного типа относится эпиксильный *Callicladium haldanianum*, встречающийся от южной тайги Европейской и Азиатской России до юга Японии и Китая (Игнатов, Игнатова, 2004), к лишайникам – эпилитно-эпифитная *Physcia caesia* (Определитель..., 2008).

2.3. Бореонеморально-тропический элемент. Представители среди сосудистых растений – почти исключительно погруженно-водные (*Ruppia maritima*, *Potamogeton pusillus*, *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Ceratophyllum demersum*) и околководные (*Limosella aquatica*) виды, среди мхов – *Hymenostylium recurvirostrum*, растущий на выходах известняков и гипсов от Пинежского заповедника в Архангельской области до гор тропической Африки и Южной Америки (Игнатов, Игнатова, 2003), среди лишайников – *Diploschistes muscorum*, обрастающий другие лишайники и мхи, реже встречающийся на карбонатных почвах (Определитель..., 1975). Неморально-полизональные элементы включают виды с «центром тяжести» ареала в зоне широколиственных лесов и далее на юг, с почти непрерывным распространением обычно в Восточноазиатской области, реже в Европе и Северной Африке.

2.4. Представители неморально-субтропического элемента – реликтовые, внесенные в «Красную книгу РФ» (2008) виды дальневосточной флоры: папоротники (*Aleuritopteris argentea*, *Coniogramme intermedia*) и нимфейные (*Brasenia schreberi*, *Euryale ferox* (Сосудистые..., 1987, 1991)), – а также атлантико- и среднеевропейско-средиземноморский околородный *Hydrocotyle vulgaris* (Флора Восточной..., 2004).

2.5. К неморально-тропическому элементу тоже относятся реликтовые восточноазиатские либо европейско-восточноазиатские папоротники: *Adiantum capillus-veneris*, *Gonocormus minutus*, *Osmunda regalis* s. l. (incl. *O. japonica*, *O. lancea*, *O. spectabilis*), – а также водные алисматиды с восточно- и южноазиатским (*Hydrilla verticillata*) либо более широким голаркто-южноазиатско-африканским (*Potamogeton nodosus* (Сосудистые..., 1987)) ареалом. Из мхов неморально-тропическими ценоареалами обладают *Sphagnum auriculatum* (мочажинный голаркто-неотропический вид с ареалом на юг до Сахары и Коста-Рики), возможно, также *Leucodon sciurioides* в случае подтверждения его находок в тропической Африке и Южной Азии (Игнатов, Игнатова, 2003, 2004). Представители среди лишайников – эпифитная *Coccocarpia erythroxyli* и, возможно, *Polystroma ferdinandezii* с дизъюнкцией между Испанией и Французской Гвианой (Окснер, 1974).

3. Южно-полизонная группа элементов включает в себя аридно-полизонные элементы, которые в брбиологических и микологических работах могут называться также «меридиональными» (Морозова, 2001; Piippo, Koronen, 2003). «Центр тяжести» видовых ареалов в этом случае охватывает территорию к югу от зоны степей либо пустынь включительно, а сами ареалы имеют в значительной степени долготное простираие. Выделяются два элемента.

3.1. К первому из них – аридно-степному – относятся ксерофиты, непрерывно распространенные в пределах от степей до пустынь теплоумеренного климата. Среди сосудистых растений примером может послужить *Poa bulbosa*, среди мхов – *Syntrichia caninervis*, из лишайников – *Peltula radicata* (Урбанавичюс, 1999; Список..., 2010).

3.2. Аридно-тропический элемент включает виды с ценоа-реалом от пустынь теплоумеренного климата до тропиков. Это ксерофильные паникоидные злаки с C_4 -типом фотосинтеза (*Cynodon dactylon*, *Diandrochloa diarrhena*, *Crypsis schoenoides*, *Digitaria horizontalis*, *D. ciliaris*, *Echinochloa colonum*, *Aristida adscensionis*, *Eragrostis pilosa*, *Chloris virgata*), околотовидные злаки и осоковые (*Saccharum spontaneum*, *Cyperus difformis*, *C. longus* (Флора европейской..., 1974, 1976)), двудольные галофиты (*Salicornia perennans*).

4. Пан-полизональная группа элементов включает единственный геоэлемент – пан-полизональный (аркто-тропический; Табл. 1). К нему относятся виды, населяющие весь широтный диапазон от Арктики до тропиков, но при этом приуроченные к особым экотопам со специфическим микроклиматом и/или субстратом. Среди сосудистых растений это скальный папоротник *Cystopteris fragilis*, среди мхов и лишайников – виды, тяготеющие к задирам грунта (*Plagiothecium denticulatum*) либо эродированным прогреваемым микроэкотопам в пустошных, сухолуговых, степных и горностепных сообществах (*Hypnum cupressiforme*, *Peltigera rufescens*), а также облигатные эпилиты (*Rhizocarpon geographicum* s. l. (Определитель..., 2003)).

Монтанность для каждого элемента при необходимости можно учесть на более низком уровне иерархии, вводя дополнительные субэлементы.

Обобщая сказанное, мы видим, что к полизональным могут относиться растения самых различных эколого-ценотических групп, а не только скальные либо водные виды, как это нередко считалось. В наибольшей степени это относится к мохообразным и лишайникам, но отчасти также и к сосудистым растениям.

КЛАССИФИКАЦИЯ ХОРИОНОМИЧЕСКИХ ГЕОЭЛЕМЕНТОВ ПЛЮРИРЕГИОНАЛЬНОЙ ФРАКЦИИ

В первом приближении многообразие плюрирегиональных хориономических элементов можно свести к следующим пяти группам: биполярной, гемисферной (т. е. включающей в

Таблица 2 – Table 2.
Классификация флористических элементов плейорегиональной фракции
Subdivision of distribution types in the multiregional fraction of the global flora

Флористические элементы и субэлементы	Виды		
	сосудистых растений	мохообразных	лишайников
1. Биполярная группа элементов			
1.1. Альпино- аркто- антарктический	<i>Alopecurus alpinus</i> s. l. (incl. <i>A. antarcticus</i>), <i>Poa glauca</i> s. l., <i>C. maritima</i> subsp. <i>setina</i> , <i>Koenigia islandica</i> s. l. (incl. <i>K. fuegina</i>), <i>Gen- tiana prostrata</i>	<i>Anthelia juratzkana</i> , <i>Gymnomit- rion concinnatum</i> , <i>Polytrichas- trum alpinum</i> , <i>Aulacomnium tur- gidum</i>	<i>Thamnia vermicularis</i> , <i>Alec- toria nigricans</i> , <i>A. ochroleuca</i> , <i>Bryocaulon divergens</i> , <i>Cetra- riella delisei</i> , <i>Pseudephebe pu- bescens</i> etc.
1.2. Гипоаркто- субантарктический и гипоаркто- субантаркто- монтанный	<i>Cryptogramma acrostichoides</i> s. l. (incl. <i>C. fumariifolia</i>), <i>Phleum alpinum</i> , <i>Vahlodea atropurpurea</i> s. l., <i>Carex arctogena</i> s. l. (incl. <i>C. antarctogena</i>), <i>C. capitata</i> , <i>C. macloviana</i> , <i>C. maritima</i> , <i>C. microglochin</i> s. l. (incl. subsp. <i>fuegina</i>), <i>Draba incana</i> s. l. (incl. <i>D. ma- gellanica</i>), <i>Nocca parvifolia</i> (incl. <i>N. magellanica</i>), gen. <i>Empetrum</i>	<i>Ptilidium ciliare</i> , <i>Barbilophozia hatcheri</i> , <i>Marsupella sprucei</i> , <i>Racomitrium lanuginosum</i>	<i>Psoroma hypnorum</i> , <i>Nephroma arcticum</i> s. l. (incl. <i>N. antarcticum</i>)
1.3. Арктоборе- ально-нотто- антарктический	<i>Carex magellanica</i> s. l., <i>Cardamine pratensis</i> s. l. (incl. <i>C. glacialis</i>)	<i>Polytrichum strictum</i> , <i>Myurella julacea</i> etc.	<i>Cladonia coccifera</i> s. l., <i>C. rangiferina</i> , <i>C. subfurcata</i> , <i>Stereocaulon tomentosum</i> , <i>Peltigera degenii</i> , <i>P. didactyla</i> , <i>P. malacea</i> , <i>P. lepidophora</i>

Продолжение таблицы 2.

1.3.1. Биполярный арктобореально-монтанный		<i>Sphagnum magellanicum, Sanionia uncinata</i>	<i>Varicellaria rhodocarpa</i>
1.4. Ното-бореальный	<i>Aleuritopteris argentea, Coniogramme intermedia, Brasenia schreberi, Euryale ferox, Hydrocotyle vulgaris</i>	-	-
1.5. Ното-бореонеморальный	<i>Carex canescens, C. diandra, C. echinata, Myriophyllum verticillatum, gen. Omalotheca</i>	<i>Calypogeia muelleriana, Selenostoma hyalinum, Buxbaumia aphylla, Plagiothecium laetum</i>	<i>Parmeliopsis hyperopta, Tuckermannopsis chlorophylla, Rhizocarpon polycarpum, Trapeliopsis granulosa, Nephroma helveticum, N. parile</i>
1.5. Ното-бореонеморальный	<i>Huperzia selago</i> s. l., <i>Equisetum ramosissimum, Polypodium vulgare, Lathyrus japonicus</i> s. str.	<i>Brachythecium rivulare</i>	<i>Chaenotheca chrysocephala, C. phaeocephala</i>
1.7. Биполярный субтропический			
1.7.1. Средиземно морско-капский	gen. <i>Pelargonium</i> , gen. <i>Erica</i> , <i>Lasiopogon muscoides</i>	-	-

Продолжение таблицы 2.

1.7.2. Средиземноморско-австралийский монтанный	<i>Equisetum telmateia</i> ?	-	-
1.7.3. Сахаро-синдско-капский	<i>Frankenia pulverulenta</i> etc.	-	-
1.8. Арктономорально-нотопарктический	-		<i>Chaenotheca furfuracea</i>
1.9. Арктобореально-нотопаркто-степной	<i>Triglochin palustre</i> , <i>Hordeum jubatum</i> , <i>Hippuris vulgaris</i>	<i>Tortella fragilis</i> , <i>T. tortuosa</i>	<i>Cladonia arbuscula</i> subsp. <i>mitis</i> , <i>Collema tenax</i> , <i>Cetraria aculeata</i>
1.7.1. Средиземноморско-капский	gen. <i>Pelargonium</i> , gen. <i>Erica</i> , <i>Lasiopogon muscoides</i>	-	-
1.10. Ното-бореально-(лесостепной)	<i>Catabrosa aquatica</i> s. l. (incl. <i>C. werdermannii</i>), <i>Eleocharis quinqueflora</i> s. l. (incl. <i>E. atacamensis</i>), <i>Anemone multifida</i>	-	<i>Cladonia foliacea</i>
1.11. Ното-бореонеморально-субтропический	<i>Phalaroides arundinacea</i> s. l. (incl. subsp. <i>caesia</i>), <i>Utricularia australis</i> s. l. (incl. <i>U. neglecta</i>)	-	-

Продолжение таблицы 2.

1.12. Ното-неморально-субтропический	<i>Clarkia davyi</i> (incl. <i>C. tenella</i>), <i>Gnaphalium luteo-album</i> s. l.	<i>Thamnobryum latifolium</i> ?	
1.13. Биполярный аридно-степной	<i>Hordeum pusillum</i> , <i>Muehlenbergia asperifolia</i> , <i>Rumex fueginus</i> , <i>Chenopodium carnosulum</i> , <i>Hypericum gentianoides</i>	-	-
2. Гемисферная группа элементов			
2.1. Бореосферные (виды Северного полушария)			
2.1.1. Голаркто-палеотропический	<i>Aleuritopteris argentea</i> , <i>Gonoscormus minutus</i> , <i>Coniogramme intermedia</i> , <i>Osmunda regalis</i> (incl. var. <i>panigrahiensis</i>), <i>Alisma orientalis</i> , <i>Caldesia reniformis</i> , <i>Potamogeton nodosus</i> , <i>P. pusillus</i> , <i>Monochoria plantaginea</i> , <i>Arundinella anomala</i> , <i>Saccharum spontaneum</i> , <i>Typha orientalis</i> , <i>Ceratophyllum submersum</i> , <i>Euryale ferox</i> , <i>Aldrovanda vesiculosa</i> , <i>Sagittaria elata</i>	<i>Pogonatum urnigerum</i> , <i>Macromitrium japonicum</i> , <i>Leucodon sciuroides</i> ?, <i>Actinotuidium hookeri</i> , <i>Thuidium pristocalyx</i> , <i>Homalothecium laevisetum</i> , <i>Entodon concinnus</i>	<i>Stereocaulon conioophyllum</i> , <i>Lasallia pertusa</i>
2.1.2. Голаркто-палеотропико-капский	<i>Typha latifolia</i> s. l. (incl. <i>T. orientalis</i> , <i>T. capensis</i>)	-	<i>Cladonia foliacea</i>

Продолжение таблицы 2.

2.1.3. Голаркто-палеотропико-австралийский субтропический	<i>Potamogeton crispus</i> , <i>P. octandrus</i> , <i>Hydrocharis dubia</i> , <i>Ottelia alismoides</i> , <i>Lemna trisulca</i> , <i>Brasenia schreberi</i> , <i>Ammania multiflora</i>	<i>Meesia triquetra</i>	<i>Lobaria virens</i> , <i>Sticta limbata</i>
2.1.4. Голаркто-неотропический	<i>Polystichum aculeatum</i> , <i>Osmunda spectabilis</i> , <i>Pontederia cordata</i> , <i>Carex nigra</i> s. l. (incl. <i>C. juncella</i> , <i>C. transcaucasica</i> , <i>C. erawinensis</i> , <i>C. lenticularis</i> , <i>C. hermannii</i> , <i>C. cuchumatensis</i> , <i>C. decidua</i>), <i>C. pseudocyperus</i> s. l. (incl. <i>C. comosa</i> , <i>C. haenkeana</i> , <i>C. polysticha</i>), <i>C. riparia</i> s. l. (incl. <i>C. lacustris</i> , <i>C. chilensis</i>), <i>Juncus leseurii</i> , <i>Proserpinaca palustris</i> , <i>Dactura stramonium</i> s. l. (incl. <i>D. tatula</i>)	<i>Polystichum aculeatum</i> , <i>Osmunda spectabilis</i> , <i>Pontederia cordata</i> , <i>Carex nigra</i> s. l. (incl. <i>C. juncella</i> , <i>C. transcaucasica</i> , <i>C. erawinensis</i> , <i>C. lenticularis</i> , <i>C. hermannii</i> , <i>C. cuchumatensis</i> , <i>C. decidua</i>), <i>C. pseudocyperus</i> s. l. (incl. <i>C. comosa</i> , <i>C. haenkeana</i> , <i>C. polysticha</i>), <i>C. riparia</i> s. l. (incl. <i>C. lacustris</i> , <i>C. chilensis</i>), <i>Juncus leseurii</i> , <i>Proserpinaca palustris</i> , <i>Dactura stramonium</i> s. l. (incl. <i>D. tatula</i>)	<i>Acroschyphs sphaerophoroides</i> , <i>Cladonia pocillum</i> , <i>Acarospora terricola</i> , <i>Seiropora villosa</i> , <i>Polystroma ferdinandezii</i>
2.1.5. Голаркто-палеотропико-неотропический	<i>Osmunda regalis</i> s. l. (incl. <i>O. spectabilis</i> , <i>O. japonica</i> , <i>O. lancea</i>), <i>Dryopteris filix-mas</i> , <i>Hymenophyllum tunbrigense</i> , <i>Lemna gibba orientalis</i> , <i>Ceratophyllum submersum</i> , <i>Euryale ferox</i> , <i>Aldrovanda vesiculosa</i> , <i>Sanicula elata</i>	-	-
2.1.6. Голаркто-пантропический	<i>Adiantum capillus-veneris</i> , <i>Ruppia maritima</i> , <i>Lemna minor</i> , <i>Spirodela polyrrhiza</i> , <i>Typha angustifolia</i> s. l. (incl. <i>T. domingensis</i>), <i>Ammania auriculata</i>	<i>Sphagnum cuspidatum</i> , <i>Dicranella varia</i> , <i>Encalypta ciliata</i> , <i>Hamatocaulis vernicosus</i>	<i>Roccella phycopsis</i> , <i>Coccocarpia erythroxyli</i> , <i>C. palmicola</i> , <i>Teloschistes flavicans</i>

2.2. Нотосферные (виды Южного полушария)				
2.2.1. Антарктический (гондванский)	<i>Hymenophyllum peltatum</i> ; fam. <i>Proteaceae</i>	gen. <i>Hypnodendron</i> , gen. <i>Dawsonia</i> , gen. <i>Desmotheca</i> etc.		<i>Porina cerina</i>
2.2.2. Новозеландско-неотропический	gen. <i>Pernetia</i>	-		-
2.2.3. Австрало-капский	<i>Todea barbara</i>	-		-
3. Субмеридиональная группа элементов				
3.1. Субмеридионально-атлантический	<i>Asplenium marinum</i>	-		-
3.2. Панамерикано-европейский	-	<i>Orthocaulis floerkei</i> , <i>Pelekium minutum</i>		-
3.3. Панамерикано-европейско-капский	<i>Juncus acutus</i> , <i>Polygonum maritimum</i>	-		Ближний тип – <i>Erioderma molissimum</i>
3.4. Субмеридионально-пацифический	<i>Trisetum alaskanum</i> s. str.	-		-

Продолжение таблицы 2.

3.5. Субмеридионально-		<i>Aulacomnium androgynum?</i>	Бликий тип – <i>Pertusaria humenea</i>
4. Пантропическая группа элементов			
4.1. Собственно пантропический	<i>Cocos nucifera</i> , <i>Hibiscus tiliaceus</i> ?, <i>Ipomoea stolonifera</i> , <i>Entada scandens</i> ; gen. <i>Ravenala</i> , gen. <i>Buddleia</i> , gen. <i>Cochlospermum</i> , gen. <i>Hernandia</i>	<i>Plagiomnium rhynchophorum</i> , <i>Herpetineuron toccosa</i> , <i>Taxiphyllum taxirameum</i>	<i>Glyphis cicatricosa</i>
4.2. Палеотропико-неотропический	<i>Eichhornia diversifolia</i> , <i>Rhizophora mangle</i> , <i>Avicennia germinans</i> ; gen. <i>Symphonia</i> ; fam. <i>Vochyseaceae</i>		<i>Teloschistes costatus</i> , <i>T. hypoglaucus</i> , <i>Physcia sparsa</i> , <i>Tapellaria moelleri</i>
4.3. Палеотропико-австралийский	<i>Casuarina equisetifolia</i> , <i>Avicennia marina</i> etc.	<i>Thuidium cymbifolium</i>	<i>Aulaxina epiphylla</i>
5. Субкосмополитная группа элементов			
5.1. Кризонально-температно-монтанный (аркто-бореонеморально-ного-антарктон-монтанный)	<i>Cystopteris fragilis</i> , <i>Asplenium trichomanes</i> s. l., <i>Pteridium aquilinum</i> s. l., <i>Botrychium lunaria</i> , <i>B. multifidum</i> , <i>Potamogeton pectinatus</i> , <i>Rupia maritima</i> , <i>Avenella flexuosa</i> s. latiss., <i>Trisetum spicatum</i> s. l. (incl. <i>T. mongolicum</i> , <i>T. alascanum</i> , <i>T. andinum</i> , <i>T. antarcticum</i> etc.), <i>Phragmites australis</i> , <i>Bolboschoenus maritimus</i> s. l., <i>Juncus arcticus</i> s. l., <i>Ceratophyllum demersum</i> , <i>Batrachium aquatile</i> , <i>Limosella aquatica</i>	<i>Aneura pinguis</i> , <i>Riccia fluitans</i> , <i>Sphagnum compactum</i> , <i>Aloina rigida</i> , <i>Calliergonella cuspidata</i> , <i>Hylocomium splendens</i>	<i>Cladonia chlorophaea</i> s. l., <i>C. fimbriata</i> , <i>C. furcata</i> , <i>C. pyxidata</i> s. l., <i>C. squamosa</i> s. l., <i>Leptogium cyanescens</i> , <i>Stereocaulon vesuvianum</i> , <i>Xanthoparmelia mougeotii</i> , <i>Physconia muscigena</i> , <i>Peltigera polydactylon</i>

Продолжение таблицы 2.

5.2. Кризонально-аридно-монтанный	-	<i>Syntrichia ruralis</i>	<i>Endocarpon pusillum</i>
5.3. Кризонально-температно-тропический	<i>Eleocharis parvula</i>	<i>Hymenostylium recurvirostrum</i> , <i>Bryum pseudotriquetrum</i> , <i>Hedwigia ciliata</i> s. l.	<i>Normandina pulchella</i> , <i>Paranaria rubiginosa</i> , <i>Pseudocypbellaria crocata</i>
5.4. Температно-тропический	<i>Puschkeus flavescens</i>	-	<i>Lasallia papulosa</i> ?

Примечание. См. Табл. 1.

себя виды, распространенные преимущественно в одном из полушарий), субмеридиональной, пантропической и субкосмополитной.

1. Биполярная группа элементов (Табл. 2) объединяет виды, населяющие сходные природные зоны либо совокупности зон в каждом из полушарий Земли симметрично относительно экватора. Первоначально выделялись лишь два биполярных элемента – альпино-аркто-антарктический и ното-бореальный (Окснер, 1944), формирование которых связывалось с четвертичными оледенениями и миграциями видов в обоих направлениях по Кордильерам, горам Панамского перешейка и Андам (Hooker, 1853 – цит. по: Окснер, 1944). Возможно, однако, выделить гораздо большее число биполярных элементов. Ареалы видов, относящихся к последним, имеют гораздо более древний возраст – для сосудистых растений вплоть до мезозойского, а для более древних споровых, возможно, и более ранний (Willis, 1922). Современная конфигурация ареалов этих видов возникла в результате редукции непрерывно протяженных палеоареалов при изменениях общеземного климата и дрейфе континентальных платформ (Hultén, 1937; Good, 1953; Шафер, 1956; Dansereau, 1964). Фактически выделяемые элементы уже даны в системе двух биогеографических координат, соподчиненных иерархически.

1.1. Альпино-аркто-антарктический (Окснер, 1944) элемент включает виды, произрастающие в тундровой зоне обеих полушарий. Во многих случаях они связаны цепью реликтовых местонахождений в пределах Кордильерско-Андийского горного моста. В составе элемента применительно к лишайникам «ядро» составляют представители флоры горных областей умеренной части Голарктики, во вторую очередь субантарктические виды, и лишь в последнюю очередь арктические (Окснер, 1944). Расселение видов шло индивидуально (Good, 1931, 1953) и метахронно. Миграции антарктических видов с юга на север, связанной с антарктическими оледенениями, способствовало эоцен-олигоценовое оледенение Анд, при котором граница ледников спускалась вниз не менее чем на 1000 м; арктические и арктоальпийские виды расселялись на юг в раннечет-

вертичное время (Окснер, 1944). Нередко антарктические виды уже описаны в качестве отдельных таксонов, поэтому мы рассматриваем виды в широком понимании.

Во всех таксономических группах преобладают циркумполярные (в Северном полушарии) виды. Среди сосудистых это *Alopecurus alpinus* s. l. (incl. *A. antarcticus*), *Poa glauca* s. l. и *Carex maritima* subsp. *setina* (Moore & Chater, 1971; Егорова, 1999), *Koenigia islandica* s. l. (incl. *K. fuegina* (Raven, 1963)); отметим также полидизъюнктивную голаркто-андийскую *Gentiana prostrata* (Raven, 1963). Среди мохообразных аналогичными видами являются *Anthelia juratzkana*, *Gymnomitrium concinnatum* (Шляков, 1979, 1981), *Polytrichastrum alpinum*, *Aulacomnium turgidum* (Игнатов, Игнатова, 2003), среди лишайников – *Thamnolia vermicularis*, *Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca*, *Bryocaulon divergens*, *Cetrariella delisei*, *Pseudephebe pubescens* и многие другие виды (Окснер, 1944).

1.2. Гипоаркто-субантарктический и гипоаркто-субантаркто-монтанный элементы. Ценоареалы его представителей тяготеют к подзонам южных тундр и предтундровых редколесий, их субантарктическим аналогам, а также соответствующим высотным выделам на стыке альпийского и субальпийского поясов гор. Среди сосудистых растений сюда относятся многие биполярно распространенные осоки, в их числе скандинавско-берингийско-панамерикано-огнеземельская *Carex macloviana*, голаркто-субантарктическая *C. microglochin* s. l. (в Южной Америке – subsp. *fuegina*), европейско-восточно-американо-огнеземельская *C. arctogena* s. l. (incl. *C. antarctogena*), *C. capitata*, *C. lachenalii* s. l. (incl. subsp. *parkei* в Новой Зеландии (Moore, Chater, 1971; Егорова, 1999)). Также отметим *Cryptogramma acrostichoides* s. l. (incl. *C. fumariifolia*), *Phleum alpinum*, *Vahlodea atropurpurea* s. l., голаркто-новозеландскую *Draba incana* s. l. (incl. *D. magellanica*), *Noccaea parvifolia* (incl. *N. magellanica* (Raven, 1963)). Из мохообразных к элементу относятся *Ptilidium ciliare*, *Barbilophozia hatcheri*, *Marsupella sprucei* (Шляков, 1979, 1981), *Racomitrium lanuginosum* (Игнатов, Игнатова, 2003), из лишайников – *Psoroma hypnorum* и *Nephroma arcticum* s. l. (incl. *N. antarcticum*; Окснер, 1944, 1974).

Согласно классическим представлениям, флорогенетически «южные» представители элемента (*Vahlodea atropurpurea* s. l., *Carex microglochin* s. l., *Psoroma hypnorum*) расселялись с юга на север в позднечетвертичное время, «северные» – начиная с раннечетвертичного (Окснер, 1944). Однако современные исследователи, основываясь на данных молекулярно-генетического анализа с использованием ядерной (ITS) и хлоропластной (trpS16intron) ДНК для *Carex macloviana* и *C. microglochin* s. str., предполагают их дальний занос; одновременно в рамках *C. microglochin* s. l. моделируется парафилетичность возникновения родственных форм (Escudero et al., 2010).

1.3. Представители арктобореально-нотантарктического элемента равно активны как в тундрах Гипоарктики и Субантарктики, так и в зонах бореальных (либо нотальных) лесов обоих полушарий. Из сосудистых растений сюда относятся *Carex magellanica* s. l. (в Южной Америке – типовой подвид), *Cardamine pratensis* s. l. (incl. *C. glacialis*), из мхов – *Polytrichum strictum*, *Myurella julacea* и другие виды (Игнатов, Игнатова, 2003), из лишайников – голаркто-южноавстралийско-новозеландская *Peltigera degenii*, а также *P. didactyla*, *P. malacea*, *P. lepidophora*, *Cladonia coccifera* s. l., *C. rangi-ferina*, *C. subfurcata*, *Stereocaulon tomentosum* (Окснер, 1974). Для *Carex magellanica* s. l. также реконструируется дальний занос (Escudero et al., 2010).

1.3.1. Арктобореально-нотантаркто-монтанный субэлемент отличается продолжением ценоареалов в тундровых и лесных поясах гор соответственно к югу от бореальной либо к северу от нотальной зон. Примеры среди мхов – *Sphagnum magellanicum* (в Южной Америке растущий в высокогорьях по всему континенту) и *Sanionia uncinata* (Игнатов, Игнатова, 2004). На родовом уровне данный субэлемент характеризует, в частности, род *Conostomum* (Irmscher, 1931 – цит. по: Шафер, 1956). Среди лишайников субэлемент представляет *Varicellaria rhodocarpa*, сохранившийся в горах представитель неморальной тургайской флоры (Окснер, 1944).

1.4. Ното-бореальный элемент. Ценоареалы видов расположены в зоне тайги Северного полушария и в лесах умеренного пояса Южной Америки и Южного о-ва Новой Зеландии, кроме того – в соответствующем высотном поясе гор Австралии, иногда также Новой Гвинеи. В составе данного элемента также присутствуют биполярно распространенные осоки:

голаркто-новогвинейско-австралийско-голантарктическая *Carex canescens*, голаркто-новозеландская *C. diandra* и голаркто-австралийско-новозеландская *C. echinata* (Moore & Chater, 1971; Егорова, 1999). С классической точки зрения формирование подобных ареалов можно объяснить лишь их значительной древностью (Willis, 1922), приведшей к редукции некогда более протяженных ареалов, возможно, с утраченными фрагментами в горах Палеотрописа (Wallace, 1880). Однако, согласно молекулярно-генетическим данным, для *C. canescens* также предполагается дальний занос (Escudero et al., 2010). Из других сосудистых растений упомянем голаркто-вальди-вийскую водную *Myriophyllum verticillatum* (Цвелёв, 2000), в родовом ранге – также голаркто-южноамериканский род *Omalotheca* (Raven, 1963). Виды с ното-бореальным ареалом из числа мохообразных – *Calypogeia muelleriana*, *Solenostoma hyalinum*, *S. sphaerocarpum* (Шляков, 1976, 1980; Потемкин, Софронова, 2009), *Buxbaumia aphylla*, *Plagiothecium laetum* (Игнатов, Игнатова, 2003, 2004), из числа лишайников – *Parmeliopsis hyperopta*, *Tuckermannopsis chlorophylla*, *Rhizocarpon polycarpum*, *Trapeliopsis granulosa*, *Nephroma helveticum*, *N. parile* (Окснер, 1944, 1974).

1.5. Ното-бореонеморальный элемент с «центрами тяжести» видовых ареалов в таежной и широколиственно-лесной зонах Северного полушария и в соответствующей им единой нотальной (с доминированием *Notofagus* spp.) зоне Южного полушария. Из сосудистых растений к нему относятся *Huperzia selago* s. l., с древним ареалом (Hultén & Fries, 1986; Цвелёв, 2000), голаркто-капские хвощ *Equisetum ramosissimum* и (с иррадиацией на о. Кергелен) скальный папоротник *Polypodium vulgare* (Meusel et al., 1965), северопацифический супралиторальный вид *Lathyrus japonicus* s. str., распространенный

по берегам Японского моря, вдоль Тихоокеанского побережья Северной Америки и далее до Чили (Raven, 1963). Из мхов к этому элементу принадлежит *Brachythecium rivulare* (Игнатов, Игнатова, 2004), из лишайников – *Chaenotheca chrysocephala* и *C. phaeocephala* (Определитель..., 1975).

1.6. Ното-неморальный элемент с ценоареалами видов в зоне широколиственных лесов Северного полушария и их аналогов в Южном полушарии. Представителей также немного. Это *Botrychium matricariifolium* s.l. (Hultén, Fries, 1986; Цвелёв, 2000) с древним ареалом, европейско-средиземноморско-капско-южноамериканская *Carex extensa* s.l. (в Капской области subsp. *ecklonii*, в Аргентине – subsp. *vixdentata* (Егорова, 1999)) и восточноазиатско-австралийско-новозеландская *C. pumila* (Егорова, 1999). Из лишайников элемент представляют западноевропейско-средиземноморско-новозеландская *Lobaria amplissima* (Окснер, 1974) и, возможно, также голаркто-капская *L. pulmonaria* (Определитель..., 1975).

1.7. Биполярный субтропический элемент охватывает виды с дизъюнктивными ценоареалами, в частности, в Средиземноморской области (либо смежных с ней областях) и в одном из субтропических регионов Южного полушария. Распадается как минимум на три субэлемента, представители которых, известные автору, – только сосудистые растения.

1.7.1. Средиземноморско-капский субэлемент: *Lasiopogon muscoides* (Флора СССР, 1961), на родовом уровне – *Pelargonium* и *Erica* (Good, 1953).

1.7.2. Средиземноморско-австралийский субэлемент: единственный сомнительный представитель – *Equisetum telmateia*. Возможно, речь идет о заносе.

1.7.3. Сахаро-синдско-капский субэлемент охватывает ряд аридных видов теплоумеренного климата, например, *Frankenia pulverulenta* (Good, 1953).

Возможно, должны быть выделены и другие элементы и субэлементы, в том числе с фрагментами видовых ареалов в субтропиках Восточноазиатской области.

К следующим элементам, с 8 по 13, относятся биполярно распространенные полизональные виды, «центры тяжести» ареалов которых для Северного полушария охарактеризованы разделом выше.

1.8. Арктонеморально-нотопантарктический элемент. Единственный известный автору представитель – лишайник *Chaenotheca furfuracea* (Определитель..., 1975).

1.9. Арктобореально-нотопантаркто-степной элемент. Представляющие его сосудистые растения в Южном полушарии распространены лишь в Новом Свете. Это голаркто-патагонские *Triglochin palustre* (Raven, 1963) и *Hippuris vulgaris* (Цвелев, 2000), а также азиатско-североамериканско-патагонский *Hordeum jubatum* (Raven, 1963). Ко мхам данного элемента отнесем голаркто-патагонскую *Tortella tortuosa* и голаркто-капско-антарктическую *T. fragilis*, к лишайникам – голаркто-капско-австралийскую *Collema tenax* (Окснер, 1974) и широко распространенные в обоих полушариях *Cladonia arbuscula* subsp. *mitis* и *Cetraria aculeata* (Определитель..., 1996; Список 10, 2010). 1.10. Арктобореально-(лесо)степной элемент. Сосудистые растения этого элемента в Южном полушарии также распространены лишь в Новом Свете: голаркто-патагонская *Catabrosa aquatica* s. l. (incl. *C. werdermannii*), голаркто-южноамериканская *Eleocharis quinqueflora* s. l. (incl. *E. atacamensis*) и североамериканско-патагонская *Anemone multifida* (Raven, 1963). Лишайники представляет *Cladonia foliacea* (Определитель..., 1978).

1.11. Ното-бореонеморально-субтропический элемент представлен лишь сосудистыми растениями – голаркто-африканско-капским околководно-горнолуговым *Phalaroides arundinacea* s. l. (в Южной Африке subsp. *caesia* (Nees) Tzvel. (Флора европейской..., 1974; Цвелёв, 2000)) и евразийско-австралийской погруженно-водной *Utricularia australis* s. l. (incl. *U. neglecta* (Флора европейской..., 1981; Цвелёв, 2000)).

1.12. Ното-неморально-субтропический элемент в Новом Свете представлен *Clarkia davyi* (incl. *C. tenella* (Raven, 1963)), в Старом – *Gnaphalium luteo-album* s. l. (Флора Восточной...,

1994). Из мхов к нему же, видимо, относится евразийско-новозеландский *Thamnobryum latifolium* s. l. (Лазаренко, 1944), хотя возможно, что в Северном и Южном полушарии все же представлены разные виды (Игнатов, личн. сообщ.).

1.13. Биполярный аридно-степной элемент представлен сосудистыми растениями, населяющими соответствующие сообщества (степи, прерии, пампасы, пустыни) как в Северной, так в Южной Америке. Это *Hordeum pusillum*, *Muehlenbergia asperifolia* (от Британской Колумбии до Техаса, далее в Боливии и Аргентине), *Rumex fueginus*, *Chenopodium carnosulum* (в центральной Северной Америке и далее в Патагонии), *Hypericum gentianoides* (Raven, 1963). Характеристику сонорско-вальдивийских дизъюнктивных видов приводит также R. Good (1953).

Монтанность для каждого из биполярных элементов можно учесть на более низком уровне иерархии, выделяя особые субэлементы.

2. Гемисферная группа элементов (Табл. 2) охватывает виды, населяющие территории, относящиеся к различным флористическим царствам, преимущественно в пределах одного из полушарий – Северного либо Южного, – при этом доходящие до тропических широт и нередко пересекающие экватор, но не заходящие в умеренную зону противоположного полушария. Выделяются две подгруппы, характерные для того или иного полушария: 2.1) бореосферные и 2.2) нотосферные. Среди бореосферных видов выделяются следующие геоэлементы.

2.1.1. Голаркто-палеотропический элемент включает в себя как широко распространенные виды, так и растения с менее протяженным, в основном азиатским ценоареалом. К первым среди сосудистых растений относятся многие погруженно- и прибрежно-водные виды, например, голаркто-африканские *Potamogeton nodosus* и *P. pusillus*, европейско-древне-средиземноморско-южноазиатско-африканская *Cyperus difformis* (Флора европейской..., 1976, 1979), *Aldrovanda vesiculosa* (Meusel et al., 1965), кроме того, древнесредиземноморско-южноазиатско-африканский *Sanicula elata* (Сосудистые...,

1987). Из мхов протяженным ценоареалом обладает голаркто-африканско-южноазиатский *Pogonatum urnigerum* (Игнатов, Игнатова, 2003), из лишайников – европейско-древнесредиземноморско-североамериканско-угандийский *Stereocaulon coniophyllum* и азиатско-африканская *Lasallia pertusa* (Урбанавичус, 1999; Будаева, 2006).

Среди азиатских характерны виды с восточноазиатско-южноазиатским ареалом, который фактически совпадает с ценоареалом. Это реликтовые лесные папоротники *Gonocormus minutus* и *Coniogramme intermedia*, а также около-и погруженно-водные виды: *Alisma orientalis*, *Caldesia reniformis*, *Monochoria plantaginea*, *Typha orientalis*, *Euryale ferox* и др. (Сосудистые..., 1987, 1991). Из мхов с данным типом ареала в состав элемента входят *Macromitrium japonicum*, *Actinothuidium hookeri*, *Thuidium pristocalyx*, *Homalothecium laevisetum* (Лазаренко, 1944). Иногда ареал продолжается в Восточную Сибирь (*Aleuritopteris argentea* (Сосудистые..., 1991)). Из центральноазиатско-южноазиатских видов отметим *Saccharum spontaneum* (Сосудистые..., 1985), из видов с иным типом ареала – древнесредиземноморско-африканскую *Cyperus longus*. Мох *Entodon concinnus*, населяющий горы от Арктики до Новой Гвинеи (Piippo & Koronen, 2003; Игнатов, Игнатова, 2004), можно выделить в особый элемент. 2.1.2. Голаркто-субтропико-капский элемент. Голаркто-субтропико-капский элемент представлен рогозом *Typha latifolia* s.l. (incl. *T. orientalis*, *T. capensis*) с голаркто-южноазиатско-южноафриканским ареалом (в Австралии вид, вероятно, занесен человеком (Сосудистые..., 1996)).

2.1.3. Голаркто-палеотропико-австралийский элемент. В пределах Голарктики виды могут характеризоваться как собственно голарктическим, так и евразийским, азиатским либо восточноазиатским ценоареалом. Сосудистые растения представлены почти одними лишь водными видами. Это евразийско-афро-австралийские *Potamogeton crispus* и *P. octandrus*, голаркто-африканско-южноазиатско-австралийская *Lemna trisulca*, восточноазиатско-южноазиатско-австралийские *Ottelia alismoides* и *Brasenia schreberi*, сорняк рисовых полей *Ammania multiflora* с древнесредиземноморско-восточноазиатско-южно-

азиатско-афро-мадагаскарско-австралийским ареалом (Meusel et al., 1965; Сосудистые..., 1987, 1996). Ко мхам данного элемента принадлежит голаркто-новогвинейско-австралийская *Meesia triquetra* (Norris et al., 1999; Игнатов, Игнатова, 2003), к лишайникам – голаркто-африкано-австралийско-океанийская *Sticta limbata* и европейско-средиземноморско-восточно-азиатско-южноазиатско-тасманийская *Lobaria virens* (Окснер, 1974; Список..., 2010).

2.1.4. Голаркто-неотропический элемент. Ареалы многих сосудистых растений в его составе ограничены Новым Светом. Так, *Osmunda spectabilis* встречается на востоке Северной Америки и в тропиках Южной, *Proserpinaca palustris* – в Центральной Америке, на юге Северной и на севере Южной Америки (Raven, 1963). Дизъюнктивное североамериканско-южно-американское распространение присуще также *Pontederia cordata* (Schwartz, 1928 – цит. по: Тимонин, Озерова, 2002) и *Juncus leseurii* (Raven, 1963). Из лишайников сходный тип ареала отмечен у *Acarospora terricola* (Окснер, 1974). Более протяженные дизъюнктивные ареалы свойственны евразийско-южноамериканскому *Datura stramonium* s. l. (incl. *D. tatula* (Raven, 1963)) и ряду видов осоки, а именно восточноевропейско-азиатско-южноамериканским *Carex nigra* s. l. (incl. *C. juncella*, *C. transcaucasica*, *C. erawinensis*, *C. lenticularis*, *C. hermannii*, *C. cuchumatanensis*, *C. decidua* (Егорова, 1999)) и *C. pseudocyperus* s. l. (включая *C. comosa* в Северной Америке, *C. haenkeana* и *C. polysticha* в Южной (Moore & Chater, 1971; Raven, 1963)) и евроазиатско-древнесредиземноморско-южноамериканской *C. riparia* s. l. (incl. *C. lacustris*, *C. chilensis* (Егорова, 1999)). Ареал последнего вида является переходным к биполярному типу.

Из мхов дизъюнктивное голаркто-неотропическое распространение характерно *Sphagnum squarrosum* (в Южной Америке известного, в частности, из бассейна р. Амазонки (Walter, 1964)), центральноевропейско-восточноазиатско-восточно-азиатско-североамериканско-южноамериканской *Hyophila involuta*, восточноазиатско-океанийско-северо- и южно-американской *Hookeria acutifolia* (найденной также в Закавказье (Igna-

тов et al., 2006)), горного центральноазиатско-южно-кордильерско-североандийского *Leptopterigynandrum austroalpinum* (Лазаренко, 1944) и др. Из видов, доминирующих в напочвенном покрове таежных лесов Голарктики, этот тип ареала характерен для *Pleurozium schreberi* (в высокогорьях Южной Америки с иррадиацией в Чилийско-Патагонскую область Голантарктического царства) и (в континентальных секторах и регионах) *Rhytidium rugosum* (Игнатов, Игнатова, 2004).

У лишайников широкий голаркто-неотропический ценоареал отмечен у *Cladonia pocillum* (Определитель..., 1978). Более узкое дизъюнктивное распространение свойственно реликтовому виду *Acroscyphus sphaerophoroides* с четырьмя изолированными фрагментами ареала в Мексике, Перу, Гималаях и Японии, южноевропейско-южнозападносибирско-средизем-номорско-калифорнийско-перуанской *Seiophora villosa*, южноиспанско-гвианской *Polystroma ferdinandezii* (Окснер, 1974; Список..., 2010).

2.1.5. К голаркто-палеотропико-неотропическому элементу относятся папоротники *Dryopteris filix-mas* (Meusel et al., 1965), *Osmunda regalis* s. l. (incl. *O. spectabilis*, *O. japonica*, *O. lancea*) и *Hymenophyllum tunbrigense* с древними полидизъюнктивными ареалами (Hultén & Fries, 1986; Сосудистые..., 1991), а из водных видов – *Lemna gibba* (Meusel et al., 1966). К голаркто-пантропическому элементу (с полидизъюнктивным ареалом, охватывающим также часть Австралийского царства) относятся папоротник *Adiantum capillus-veneris*, а также многие водные и околотовидные виды сосудистых (*Ruppia maritima*, *Lemna minor*, *Spirodela polyrrhiza*, *Typha angustifolia* s. l. (incl. *T. domingensis*), сорняк в посевах риса *Ammania auriculata* (Hultén & Fries, 1986; Сосудистые..., 1991, 1996)). Из мхов данный тип ареала выявляется как у водных и болотных (*Sphagnum cuspidatum*, *Hamatocaulis vernicosus*), так и у сухолюбивых (*Dicranella varia*, *Encalypta ciliata*) видов (Игнатов, Игнатова, 2003, 2004); в последнем случае речь может идти об ареалах как минимум мезозойского возраста (Бардунов, 1984). Среди лишайников к рассматриваемому элементу относятся

Coccocarpia erythroxyli, *C. palmicola*, *Teloschistes flavicans*, реликтовый вид *Roccella phycopsis* (Окснер, 1974; Урбанавичюс, 1999; Список..., 2010).

2.2. Нотосферные виды (преимущественно Южного полушария). Как правило, не заходят либо едва заходят в Северное полушарие, никогда не проникая в Голарктику. Предварительно мы выделяем три элемента.

2.2.1. К антаркто-тропическому (гондванскому) элементу относится, в частности, папоротник *Hymenophyllum peltatum*, распространенный от Огненной Земли и Чили по Андам до Эквадора, также в Австралии, Новой Зеландии, Южной Африке, на Мадагаскаре и Борнео, с изолированной находкой на г. Килиманджаро (Good, 1953; Тимонин, Озерова, 2002). Классический пример семейства цветковых с гондванским ареалом – *Proteaceae* (Good, 1953). Примеры для мхов на родовом уровне (*Hypnodendron*, *Dawsonia*, *Desmotheca* etc.) приводятся при хорологическом анализе бриофлоры Новой Гвинеи (Piippo & Koronen, 2003). Представитель из числа лишайников – *Porina cerina* с ареалом, охватывающим Филиппины, Новую Гвинею, Новую Зеландию (Окснер, 1974) и Бразилию (Bezerra et al., 1967).

2.2.2. Новозеландско-неотропический элемент на родовом уровне характеризует *Pernetia* (*Ericaceae*; Hutshinson, 1926 – цит. по: Вульф, 1932).

2.2.3. Австрало-капский элемент представлен папоротником *Todea barbara* (Good, 1953), в предыдущей статье (Кучеров, 2015) случайно упомянутым среди лишайников.

3. Субмеридиональная группа элементов (Табл. 2) объединяет виды, распространенные в обоих полушариях вдоль побережий лишь одного из океанов – Атлантического либо Тихого (реже – вдоль побережий обоих океанов).

3.1. К субмеридионально-атлантическому элементу относится *Asplenium marinum*, произрастающий по европейскому побережью Атлантики и вдоль берегов Средиземного моря, а также на островах Зеленого Мыса и о-ве Святой Елены (Hultén, Fries, 1986).

3.2. Панамерикано-европейский элемент. Его представители распространены вдоль Атлантического побережья Европы и вдоль как Атлантического, так и Тихоокеанского побережий Америк. К нему принадлежит печеночный мох *Orthocaulis floerkei*, который, помимо Северной и Средней, распространен вдоль Атлантического побережья Северной Америки и в горах вдоль Тихоокеанского побережья Южной Америки (Шляков, 1980). Близко к данному типу ареала (однако может быть сочтено и переходным к голаркто-неотропическому типу) распространение мха *Pelekium minutulum*, более широко представленного как в Северной, так и в Южной Америке (Игнатов, Игнатова, 2004).

3.3. К панамерикано-европейско-капскому элементу принадлежат *Polygonum maritimum*, также встречающийся в Северной Америке вдоль Атлантического побережья, а в Южной – вдоль Тихоокеанского (Moore, Chater, 1971), и *Juncus acutus* (Raven, 1963). Среди лишайников близкий, но особый тип ареала представлен у *Erioderma molissimum*, у которой, помимо местонахождений в Португалии и по берегам Америк, есть изолированная находка в Восточной Африке (Окснер, 1974).

3.4. Субмеридионально-пацифический элемент представлен *Trisetum alaskanum* s. str., ареал которого охватывает Тибет, горы центрального Китая, Корею, Японию, Чукотку, Камчатку, Сахалин, Курилы, Аляску, Тихоокеанское побережье Северной Америки и область Скалистых гор, а также о-в Борнео, Австралию и Новую Зеландию (Сосудистые ..., 1985; Hultén & Fries, 1986).

3.5. К субмеридионально-амфиокеаническому элементу тяготеет *Aulacomnium androgynum* (Игнатов, Игнатова, 2003), который, однако, все же скорее следует считать биполярно распространенным. Из лишайников к данному типу ареала можно было бы отнести *Pertusaria hymenea*, доходящую на юг до Центральной Америки (Окснер, 1974), однако находки этого вида были сделаны также на Кавказе (Список..., 2010).

4. Пантропическая группа элементов (Табл. 2) объединяет виды, распространенные (как правило, дизъюнктивно) в различных флористических царствах в пределах тропического пояса, лишь с незначительной иррадиацией в Голарктику либо Субантарктику или вообще без таковой. Многочисленные

примеры подобных видов, в том числе обладающих древними ареалами, дизъюнкции в которых образовались как следствие дрейфа континентальных платформ, приводит R. Good (1953).

4.1. Собственно пантропический элемент включает в себя палеотропико-неотропико-австралийские виды. К хрестоматийным примерам относятся сосудистые растения морских побережий, чьи плоды устойчивы к воздействию морской воды и разносятся океаническими течениями: *Cocos nucifera*, *Ipomaea stolonifera*, *Entada scandens* (Dansereau, 1964; Толмачев, 1973; Франке и др., 1979 – цит. по: Тимонин, Озерова, 2002). На родовом уровне пантропический элемент представляют *Buddleia* (*Scrophulariaceae*), *Cochlospermum* (*Cochlospermaceae*), *Hernandia* (*Hernandiaceae*; Hutshinson, 1926 – цит. по: Вульф, 1932), *Ravenala* (*Ravenalaceae*; Winkler, 1926 по: Вульф, 1932) и др. Из мхов в состав элемента входят *Plagiomnium rhynchophorum* и иррадиирующие в Восточную Азию *Herpetineuron toccoe* и *Taxiphyllum taxirameum* (Лазаренко, 1944; Ignatov et al., 2006), из лишайников – *Glyphis cicatricosa* (Окснер, 1974).

4.2. К палеотропико-неотропическому элементу принадлежат южноамерикано-африканский водный гиацинт *Eichhornia diversifolia* (Schwartz, 1928 по: Тимонин, Озерова, 2002), а также многие виды, образующие мангровые заросли, например, *Rhizophora mangle* и *Avicennia germinans* (Good, 1953; Шафер, 1956; Толмачев, 1973). На уровне родов и семейств элемент характеризует, в частности, *Symphonia* (*Hypericaceae*), на уровне семейств – *Vochyseaceae* (Hutshinson, 1926 по: Вульф, 1932). Из лишайников сюда относятся африканско-центрально- и южноамериканские *Teloschistes costatus* и *Tapellaria moelleri*, кубинско-африканская *Physcia sparsa* (Окснер, 1974; *Especies...*, 2013).

4.3. Палеотропико-австралийский элемент среди сосудистых растений представляют *Casuarina equisetifolia* и (из доминантов мангровых зарослей) *Avicennia marina* (Good, 1953; Тимонин, Озерова, 2002), из мхов – *Thuidium cymbifolium* (также с иррадиацией в Восточную Азию (Ignatov et al.,

2006)), из лишайников – африканско-индонезийско-австралийская *Aulaxina epiphylla* (Окснер, 1974).

Дальнейшее подразделение элементов пантропической группы возможно по типам дизъюнкций (Good, 1953; Raven, 1972).

5. Субкосмополитная группа элементов (Табл. 2) объединяет виды с протяженными полидизъюнктивными, как правило, древними ареалами, фрагменты которых присутствуют в обоих полушариях и в большинстве флористических царств и природных зон. Названия элементов предварительны.

5.1. Криозонально-температно-монтанный (аркто-борео-неморально-нотто-антаркто-монтанный) элемент, переходный к биполярной группе. Относящиеся к нему виды активны в широтном диапазоне от тундр до широколиственных лесов обоих полушарий, а также в соответствующих поясах горных систем тропиков и субтропиков. В числе сосудистых растений – папоротники с древними протяженными ареалами (*Cystopteris fragilis*, *Asplenium trichomanes* s.l., *Pteridium aquilinum* s.l., *Botrychium lunaria*, *B. multifidum*), а также водные (*Ruppia maritima*, *Potamogeton pectinatus*, *Ceratophyllum demersum*, *Batrachium aquatile*) и околотовные виды (*Bolboschoenus maritimus* s.l., *Limosella aquatica*) (Meusel et al., 1965, 1978; Флора европейской..., 1974, 1976, 1979, 1981; Флора Восточной..., 2001). Сюда же можно отнести аггераты *Trisetum spicatum* s.l. (incl. *T. mongolicum*, *T. alascanum*, *T. andinum*, *T. antarcticum*) (Raven, 1963; Арктическая..., 1964; Hultén & Fries, 1986)) и *Juncus arcticus* s.l. (Арктическая..., 1963; Hultén & Fries, 1986).

Из печеночных хвостов к этому элементу относятся водные *Aneura pinguis* и *Riccia fluitans* (Шляков, 1982), из листостебельных – болотные *Sphagnum compactum* и *Calliergonella cuspidata*, также *Aloina rigida* и преимущественно лесной *Hylocomium splendens*, в горах Восточной Африки спускающийся из высокогорий в среднегорья (Игнатов, Игнатова, 2003, 2004). К лишайникам с ареалом данного типа относятся *Cladonia chlorophaea* s.l., *C. fimbriata*, *C. furcata*, *C. pyxidata* s.l., *C. squamosa* s.l., *Leptogium cyanescens*, *Xanthoparmelia mougeotii*, *Peltigera polydactylon* (Определитель..., 1971, 1975, 1978; Список..., 2010), а также широко распространенный гипо-

арктомонтанный вид *Physconia muscigena* (Определитель..., 2008). Переходный к биполярной группе элементов – арктоальпийский субкосмополит *Stereocaulon vesuvianum* (Thompson, Brehmer, 1984).

5.2. Криозонально-аридно-монтанный элемент. Ценоареалы его представителей охватывают континентальные секторы тундровой и таежной зон в Северном полушарии и их аналогов в Южном, а также степные и пустынные области обоих полушарий и расположенные ближе к экватору горные степи; либо виды приурочены к сухим скальным экотопам. Из числа мхов к нему относится *Syntrichia ruralis* (Игнатов, Игнатова, 2003), из лишайников – *Endocarpon pusillum* (Определитель..., 1977).

5.3. Криозонально-температно-тропический элемент. Виды, относящиеся к этому элементу, активны в широтном диапазоне от бореальной/нотальной зоны либо (в случае споровых растений) даже Гипоарктики/Субантарктики и до тропических широт, но произрастают лишь в гумидных зонах и секторах либо приурочены к особым экотопам типа сырых скал либо ключевых болот. Представители среди сосудистых – околоводная *Eleocharis parvula*, среди мхов – *Hymenostylium recurvirostrum* и *Hedwigia ciliata* s.l. (сырые скалы), *Bryum pseudotriquetrum* (ключевые болота; Игнатов, Игнатова, 2003)). Из лишайников к данному элементу относится *Normandina pulchella* с полидизъюнктивным ареалом, охватывающим Карпаты, Алтай, Приморский край, Японию, отдельные пункты в Северной и Южной Америке, Антильские о-ва, Макаронезию, Алжир, Эфиопию и Капскую область, а также *Pannaria rubiginosa* и *Pseudocyphellaria crocata* (Окснер, 1974).

5.4. Температно-тропический элемент с «центром тяжести» видовых ареалов в теплоумеренных зонах обоих полушарий, а также в тропиках, переходный к пантропической группе. Представитель из числа сосудистых – *Ruscus flavescens* (Meusel et al, 1965; Флора европейской..., 1976). Возможно, к иному элементу относится лишайник *Lasallia papulosa* (Окснер, 1974; Урбанавичус, 1999; Список..., 2010). Вероятно, расселены человеком злаки *Chloris virgata* и *Cynodon dactylon* (Сосудистые..., 1985).

Элементы субкосмополитной группы также возможно подразделить на субэлементы по типам дизъюнкций (Hultén, 1937; Good, 1953; Raven, 1972).

ПРИМЕНЕНИЕ ГЕОЭЛЕМЕНТОВ ПОЛИЗОНАЛЬНОЙ И ПЛЮРИРЕГИОНАЛЬНОЙ ФРАКЦИЙ ПРИ СОПРЯЖЕННОМ АНАЛИЗЕ ЦЕНОФЛОР

Детализация географических элементов полизональной и плюрирегиональной фракций делает возможным проведение сопряженного географического анализа флор и ценофлор как сосудистых растений, так и мохообразных и лишайников с использованием системы элементов, единой для всех таксономических групп. Для примера рассмотрим результаты сопряженного хориономического анализа ценофлоры светлохвойных (сосновых и лиственничных) лесов и редколесий средней и северной тайги Европейской России (Табл. 3). Аналогичные спектры широтных элементов для данной ценофлоры были опубликованы ранее (Кучеров, Зверев, 2014).

Территория ценофлоры в плейстоцене неоднократно подвергалась покровным оледенениям, в окско-днепровский максимум – практически полностью за исключением узкой полосы уральских предгорий. Начиная с одинцовского межледниковья, свободной ото льда оставалась большая часть европейского Северо-Востока (Последний..., 1965; Палеогеография СССР, 1975; Палеогеография Европы..., 1982; Гричук, 1989).

Однако в период максимума валдайского оледенения для всех приледниковых территорий реконструируется холодный и сухой климат, близкий к гренландскому и даже антарктическому, что исключает существование здесь рефугиумов, пригодных для выживания большинства видов сосудистых растений (Prentice et al., 2000). Поэтому ценофлору сосудистых растений с высокой долей уверенности можно считать миграционной, чего нельзя сказать о ценофлорах мохообразных и лишайников. Многие представители и тех, и других (кроме разве что неморальных и близких к ним видов) могли выжить в приледниковых условиях (Окснер, 1944; Бардунов, 1984; Thompson, Brehmer, 1984; etc.). В силу этого они должны представлять собой

более древний, нежели сосудистые растения, стадиальный элемент данной ценофлоры, точнее – совокупность элементов, формировавшихся метакронно в силу индивидуальности расселения видов (Good, 1931, 1953).

Этот вывод подтверждается выраженным неравенством долей, приходящейся на сумму плюрирегиональных элементов в различных таксономических группах (Табл. 3). Округленно эти доли составляют 2% у сосудистых растений, 37% у мохообразных и 64% у эпигейных и эпилитных лишайников. В соответствии с принципом «age and area» (Willis, 1922) лишайники в основе своей должны представлять наиболее древний компонент ценофлоры, сосудистые растения – наиболее молодой. Сходная пропорция наблюдается и у биполярных (1% против 12% и 34%), а также субкосмополитных (1% против 14% и 20%) видов, чье распространение могло быть связано с холодными и холодноумеренными поясами горных систем.

В то же время доля бореосферных видов в целом (10%), а также входящих в их состав голаркто-неотропических (5–7%) и голаркто-пантропических (1–2%) видов примерно одинакова у мохообразных и лишайников. Это может говорить о том, что эти более теплолюбивые виды проникли на территорию ценофлоры в один и тот же теплоумеренный климатический интервал, возможно, в атлантический оптимум голоцена. Сосудистые растения данных элементов в ценофлоре не представлены.

Доля голарктических видов максимальна у мохообразных (55% против 25% у сосудистых растений и 35% лишайников). Эти цифры, видимо, отражают не столько древность ареалов мохообразных в силу их протяженности, сколько существенную роль циркумбореальных болотных и болотно-лесных видов последних в сложении голарктического элемента. Примечательно, что во всех таксономических группах сходна доля амфиатлантических видов (2–3%), что может отражать синхронность расселения последних в раннем голоцене по североатлантическому «мосту» островной суши (Dahl, 1963, 1998). Доля евразийского элемента максимальна у сосудистых растений (15% против 5% у мохообразных и 1% у ли-

шайников). Это подтверждает роль континентальных центров расселения этих видов в плейстоцене и голоцене, менее значимую для мохообразных и лишайников в силу их тяготения к приокеаническим областям (Ignatov, 1993; Нотов и др., 2004, 2006).

Европейские и европейско-древнесредиземноморские виды, расселявшиеся в период атлантического оптимума голоцена, не представлены среди эпигейных и эпилитных лишайников. Доли европейских видов у сосудистых растений и мохообразных сопоставимы (2-7%). Евросибирский, евросибирско-древнесредиземноморский и урало-сибирский элементы в составе ценофлоры светлохвойных лесов европейского Севера оказались свойственны только сосудистым растениям.

Таким образом, сопряженный хориономический анализ ценофлор сосудистых растений, мохообразных и лишайников может играть важную роль как минимум в качестве вспомогательного инструмента стадийного анализа.

Таблица 3 – Table 3.

Соотношения хориономических фракций и элементов в спектрах ценофлоры светлохвойных (сосновых и лиственничных) лесов и редколесий средней и северной тайги Европейской России

Proportions of the chorionomic fractions and elements in the spectra of light-coniferous (Scots pine and Siberian larch) forest flora in the northern- and middle-boreal subzones of European Russia

Хориономические фракции и элементы	Число видов / % в спектре		
	эпигейных и эпилитных макролишайников	эпигейных и эпилитных мохообразных	сосудистых растений
Плюрирегиональный	66/64.0	88/36.7	12/2.4
- в т.ч. биполярный	35/34.0	26/12.2	7/1.4
- бореосферный	10/9.6	21/9.9	1/0.2
- - в т.ч. голаркто-неотропический	7/6.8	11/5.2	–
- - голаркто-палеотропический	1/0.9	7/3.3	1/0.2

Продолжение таблицы 3.

- - голаркто-пантропический	2/1.9	3/1.4	—
- субмеридионально-атлантический	—	1/0.5	—
- субкосмополитный	21/20.4	31/14.1	4/0.8
Голарктический	34/33.1	106/54.5	134/25.9
Восточноамерикано-евразийский	—	2/0.9	14/2.7
Амфиатлантический	2/2.0	5/2.3	18/3.4
Евразийско-западноамериканский	—	—	27/5.2
Евразийский	1/0.9	5/2.3	78/15.1
Евросибирский	—	—	99/19.1
Евросибирско-древнесредиземно-морской	—	—	71/13.7
Европейско-древнесредиземно-морской	—	4/1.9	9/1.7
Европейский	—	3/1.4	37/7.2
Азиатский	—	—	1/0.2
Урало-сибирский	—	—	3/0.6
Урало-сибирско-древнесредиземно-морской	—	—	2/0.4
Урало-сибирско-американский	—	—	11/2.2
Южноамериканский (адвентивный)	—	—	1/0.2
В целом	103 / 100	213 / 100	517 / 100

Хориономические фракции и элементы	Число видов / % в спектре		
	эпигейных и эпилитных макролишайников	эпигейных и эпилитных мохообразных	сосудистых растений
- - голаркто-палеотропический	1/0.9	7/3.3	1/0.2
- субмеридионально-атлантический	—	1/0.5	—

ОПЫТ СОПРЯЖЕННОГО ВЫДЕЛЕНИЯ ГЕОЭЛЕМЕНТОВ

Помимо примера, приведенного в предыдущем разделе, из литературы известен успешный опыт применения тех же двух биогеографических координат, что и для сосудистых растений, при описании ареалов мохообразных и лишайников (Шляков, 1976-1982; Thompson, & Brehmer, 1984; см. выше). Аналогичные примеры можно привести и при использовании лишь одной координаты, т. е. при хориономическом анализе.

Так, детальная система хориономических элементов используется при анализе хорологических связей бриофлоры Новой Гвинеи. При этом дано очень подробное подразделение плюрирегиональных ареалов тропических мхов (на уровне как видов, так и родов), во многом аналогичное предложенному нами для групп элементов (см. выше). Дополнительно выделяются типы древних ареалов тропических видов, например, лавразийский. Для многих типов ареалов примеры (на уровне родов либо семейств) приводятся и для сосудистых растений (Piiro & Koronen, 2003).

Н.Н. Попова (в: Цвелёв, 1988) при анализе бриофлоры Хоперского заповедника в числе плюрирегиональных видов выделяет (под дескриптивными наименованиями) бореосферные, биполярные бореонеморальные и неморальные и субкосмополитные виды. Отдельно выделяются голарктический, европейско-восточноазиатский и европейский элементы бриофлоры, в том же объеме, что и для сосудистых растений (Цвелёв, 1988).

Классическим примером сопряженного хориономического анализа видовых ареалов различных таксономических групп является монография В. Шафера (1956). При географическом анализе польской флоры им приводятся одни и те же геоэлементы для сосудистых растений, лишайников и мохообразных, в том числе голарктический, евразийский, европейский, среднеевропейский, атлантический, средиземноморский, понтийский, горный (с подразделением на пиренейско-альпийско-карпатско-кавказский, карпатский, карпатско-балканский и горный европейско-азиатский), арктогорный евразийский,

арктогорный европейский, эндемичный и др. Для мохообразных дополнительно выделяется космополитный элемент (Шафер, 1956).

Пример успешного анализа распределения видов грибов по основным флористическим царствам и областям Земли, традиционно выделяемым по эндемичным таксонам сосудистых растений, дает классическая монография А. А. Ячевского (1933). Сопряженное распространение сосудистых растений и клавариоидных грибов Урало-Западносибирского сектора Арктики выявляет также А.Г. Ширяев (2010). При этом распространение комплексов последних подтверждает границы между арктическими и гипоарктическими тундрами, а также между последними и лесотундрой, выделенные ранее с использованием зонально-геоботанических признаков (Ширяев, 2010).

В работе М.С. Игнатова, посвященной видовому разнообразию мхов территории бывшего СССР (Ignatov, 1993) также последовательно использован хориономический подход. Однако выделяемые им девять типов ареалов мохообразных отчасти отличны от таковых сосудистых. В числе выделенных типов ареалов – «виды, широко распространенные по всей территории бывшего СССР» (что объединило полизональные виды в рамках различных хориономических элементов – плюрирегионального, евразийского и т. д.), также циркумзональные (с последующим подразделением по широтной координате), океанические (западные и восточные), монтанные и эндемичные. При этом указано, что видовое разнообразие мхов повышается в приокеанических и горных районах, для которых выделяются особые геоэлементы (Ignatov, 1993).

Последний вывод повторяется и в работах А.А. Нотова и его соавторов (Нотов и др., 2004, 2006; Нотов, 2012). При сопряженном анализе компонентов флоры Тверской обл. и ряда других южно- и подтаежных регионов европейской России в данных работах используется единая система географических, а также экологических элементов для разных таксономических групп, однако указано, что дифференциация многих зональных элементов у мхов и лишайников выражена слабее по сравнению с сосудистыми растениями (Нотов, 2012). Специфика брио- и

лихенофлор в большей степени определяется долготным положением (что у сосудистых появляется лишь при учете представителей агамных комплексов), а также геоморфологическими особенностями территории (Нотов и др., 2004, 2006), о чем ранее писал и Л.И. Малышев (1992). Детальный сравнительно-флористический анализ лихенофлор при этом не всегда возможен в связи с разной степенью изученности многих регионов России (Нотов и др., 2006).

В последнее время исследователи, использующие методы молекулярной систематики, утверждают, что географическое распределение, в частности, лишайников принципиально не соответствует системе флористических областей Земли А.Л. Тахтаджяна (1978). Кластеризация методом «ближайшего соседа» с использованием индекса П. Жаккара позволяет выделить лишь четыре типа географического распространения лишайников: голарктический, субантарктический/австралийский, океанийский и пантропический (Feuerer, Hawksworth, 2007). Однако это противоречит эмпирическим данным, на которых основаны все работы, цитированные выше. Более того, в самой монографии А.Л. Тахтаджяна (1978) приводятся примеры выделения флористических областей по эндемичным родам и семействам не только сосудистых, но и бессосудистых растений. К примеру, североамериканская область Скалистых гор в пределах Бореального подцарства Голарктического царства, наряду с десятками эндемичных и субэндемичных родов цветковых растений (*Lewisia*, *Synthyris*, *Githopsis* etc.), выделена по эндемичному семейству печеночных мхов – *Gyrothyraceae* (Тахтаджян, 1978). Для выделения хориономических элементов (как сосудистых, так и бессосудистых растений) нет принципиальных противоречий и с точки зрения молекулярной систематики. Районирование А.Л. Тахтаджяна (1978) основано на ареалах эндемичных и субэндемичных таксонов в ранге не выше семейства. Целостность же 87% семейств цветковых растений недавно подтверждена методом анализа геномов в рамках проекта APG–IV (Chase, pers. comm.).

В заключение раздела нужно сказать несколько слов о границах применимости методов самой молекулярной систематики (хотя автор и осознает, что вторгается в малознакомую

ему область). Будучи абсолютно незаменимыми для оценки времени дифференциации и выявления путей расселения близкородственных, недавно разошедшихся таксонов, эти методы, видимо, не всегда успешно срабатывают при ботанико-географическом анализе, проводимом в масштабе геохронологической шкалы, а также при анализе геоботанических данных. Одна из причин – отсутствие безусловных указаний на ранг выявляемых таксономических единиц.

Примером может послужить работа М.С. Игнатова и И.А. Милютиной (Ignatov & Milyutina, 2007), на основании молекулярных методов (nrITS) разделивших *Sciuro-hypnum oedipodium* и *S. curtum*, ранее считавшиеся синонимичными. Выявлено, что у *S. curtum* восточноамерикано-евразийский ареал, а у *S. oedipodium* – горный западноамериканский с единичными находками на Чукотке, а также на Кавказе (Ignatov & Milyutina, 2007), что, возможно, предполагает политопное происхождение таксона. Однако именно видовой (а не более низкий) ранг каждого из выделенных таксонов остался неподтвержденным. При этом авторы ничего не говорят о различиях в экологии, тем более – о наборе ценологических ниш выделенных таксонов. Весьма вероятно, что последние произрастают в сходных условиях, замещая друг друга не только географически, но также ценологически. Сообщества, населенные этими таксонами, попросту «не ощущают» различий, выявленных на молекулярном уровне.

Еще более ярким является пример *Empetrum rubrum*, распространенной от Огненной Земли до Вальдивийской области, но также на Фолклендских островах и островах Тристан-д'Акунья. Для рода *Empetrum* наиболее вероятным считалось субантарктическое происхождение (Окснер, 1944), при этом, независимо от направления миграции, классический подход к объяснению механизмов расселения видов предполагал бы, что вид расселялся через Анды и Кордильеры с последующим исчезновением горных рефугиумов (Wallace, 1881). Однако по данным молекулярно-генетического анализа было сделано вывод, что субантарктическая *E. rubrum* (красноплодная и обоеполая) произошла лишь в плейстоцене от аляскинской *E. nigrum* s. l. (черноплодной и двудомной). В качестве способа

расселения предполагался однократный орнитохорный занос на расстояние свыше 12000 км (Porr et al., 2011). Это вряд ли реалистично, поскольку температура (и, как следствие, частота опорожнения) пищеварительного тракта птиц не предполагает возможности однократной эндоорнитохории на расстояние свыше 30-40 км (Müller-Schneider, 1977). Более того, дальнейшее расселение двудомного организма потребовало бы одновременного заноса двух разнополых особей; поэтому более вероятен занос красноплодного обоеполого восточноамериканского вида *E. eamsii* (Donoghue, 2011). Однако возможные пути такого заноса по-прежнему не выявлены, т. е. подходу А. Уоллеса по сути не противопоставлено ничего нового.

Таким образом, в качестве приоритетного при отнесении конкретных видов к тому или иному географическому элементу для целей сопряженного анализа флоры по-прежнему видится традиционный подход.

СОПРЯЖЕННЫЕ ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ «СВИТЫ» СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ, МОХООБРАЗНЫХ И ЛИШАЙНИКОВ

Одним из положительных моментов сопряженного ботанико-географического анализа флор и ценофлор сосудистых растений, мохообразных и лишайников является возможность выявления сопряженных эколого-географических и флороценологических «свит», состоящих из видов различных таксономических групп. Правда, применительно к плюрирегиональным видам такая процедура затруднена, поскольку в силу правила Дж. Виллиса (Willis, 1922), говорящего о древности протяженных ареалов, вкупе с принципом индивидуальности расселения видов (Good, 1931, 1953), подобные «свиты» во многих случаях будут состоять из нескольких либо многих метакронных компонентов. Намного более перспективным является выделение «свит» для узкоареальных геоэлементов, особенно при анализе сравнительно молодых четвертичных флор. В этом случае более вероятно, что выделенные свиты синхронны и действительно характеризуют некие эколого-географические и эколого-ценотические общности.

Одним из ярких примеров таких сопряженных «свит» является неморальная восточноазиатская «свита», характери-

зующая реликтовую широколиственно-лесную растительность Южного Приморья, Японии, Кореи и северо-восточного Китая (Табл. 4). Из числа сосудистых растений в состав «свиты» входят такие виды, как *Lunathyrium pycnosporum*, *Athyriopsis japonica*, *Mecodium wrightii*, *Pinus koraiensis*, *Schisandra chinensis*, *Epimedium koreanum*, *Acer tegmentosum*, *Phellodendron amurense*, *Actinidia kolomikta*, *Panax ginseng*, *Kalopanax septemlobus* и др. (Сосудистые..., 1985-1996; Красная книга..., 2008). Из мхов к ней относятся такие неморальные виды, как *Aongstroemia julacea*, *Bryoxiphium norvegicum* var. *japonicum*, *Dozya japonica*, *Actinothuidium hookeri*, *Taxiphyllum alternans* (Красная книга..., 2008), *Pogonatum spinulosum*, *Oncophorus crispifolius*, *Rhizomnium striatulum*, *Trachycystis microphyllus*, *Neckera yezoana*, *Fauriella tenuis*, *Boulaya mittenii*, *Gollania neckerella*, *G. ruginosa*. Сюда же тяготеют восточноазиатско-южноазиатские *Macromitrium japonicum*, *Homalothecium laevisetum* и неморально-монтанные центральноазиатско-восточноазиатские *Mnium laevinerve*, *Plagiomnium acutum*, *Entodon flavescens*, *E. scabridens* (Лазаренко, 1944). Из лишайников к данной «свите» относятся *Nephromopsis ornata*, *Cetrelia collata*, *Lobaria meridionalis*, *L. orientalis* (Окснер, 1974; Список..., 2010). Близок к ней также неморально-монтанный гималайско-восточноазиатский вид *Hypogymnia delavayi* (Урбанавичус, 1999; Список..., 2010), ареал которого, возможно, идет далее в Северную Америку (Определитель..., 1971).

Другим примером является дизъюнктивно распространенная неморальная европейско-средиземноморско-алтайско-восточноазиатская «свита» (Табл. 4). Виды в ее составе – реликты либо производные тургайской флоры, нередко также с близкородственными типами в Северной Америке (Клеопов, 1941, 1990; Камелин, 1998; Камелин и др., 1999). Из числа сосудистых растений это *Festuca gigantea* s. l. (incl. *F. extremiorientalis*), *Brachypodium sylvaticum*, *Gagea lutea*, *Myosoton aquaticum*, *Cardamine impatiens*, *Rosa pimpinellifolia*, *Viola collina*, *V. mirabilis* s. l. (incl. *V. brachyceras*), *Sanicula europaea* s. l. (incl. *S. chinensis* (Клеопов, 1990)), также *Thalictrum aquilegifolium* s. l. (incl. *T. contortum* (Шафер, 1956)). В Север-

ную Америку продолжают ареалы у *Polystichum braunii*, *Leersia oryzoides*, *Convallaria majalis* s. l. (incl. *C. transcaucasica*, *C. keiskei*), *Polygonatum multiflorum*, *Clinopodium vulgare* s. l. (incl. var. *neogaeum* и *C. integerrimum*), *Galium odoratum* (Клеопов, 1990).

Из мхов к данной «свите» относятся *Anomodon longifolius*, *A. viticulosus*, *Eurhynchium angustirete*, *Homomallium incurvatum* (заходящий также в Гималаи, Монголию и Западный Китай) и *Thamnobryum alopecurum* (близкий к данному типу ареала, но отсутствующий на Алтае). Возможно, в ее состав входят также *Oxyrrhynchium hians* и *Entodon schleicheri*; у обоих видов ареал продолжается в Северную и Центральную Америку (Игнатов, Игнатова, 2003, 2004). Из лишайников к «свите» тяготеет *Puxine soorediata* с ареалом на восток до Гавайских островов (Окснер, 1974).

К вышеприведенной флорогенетически близка неморальная европейско-средиземноморская «свита» (Табл. 4), в состав которой входят такие виды сосудистых растений, как *Carex paniculata*, *C. sylvatica*, *Rumex hydrolapathum*, *R. obtusifolius* s. l., *Anemonoides nemorosa*, *Acer platanoides*, *Circaea lutetiana* (excl. *C. quadrisulcata*), *Mycelis muralis* (Клеопов, 1990). В состав данной «свиты» входят также мхи *Plagiomnium elatum* и *P. undulatum* (Игнатов, Игнатова, 2003) и лишайник *Lethariella intricata* (Окснер, 1974).

Полизоная восточноамериканско-европейско-древне-средиземноморская «свита» объединяет виды переувлажненных и/или засоленных (аридных либо приморских) экотопов (Табл. 4). К сосудистым растениям в ее составе относятся *Equisetum telmateia*, *Catabrosa aquatica* s. str., *Trichophorum pumilum*, *Blysmus rufus*, *Carex flava*, *Juncus gerardii*, *Atriplex littoralis*, *Potentilla crantzii*, возможно, также *Myosurus minimus* (Hultén, Fries, 1986). Из мохообразных к ней можно отнести *Porella platyphylla*, *Gyroweisia tenuis*, *Mnium hornum*, *Isoetecium alopecuroides*, *Pseudoscleropodium purum* (Игнатов, Игнатова, 2003, 2004). Близкий тип распространения свойствен также эпилитному *Schistidium apocarpum* (Игнатов, Игнатова, 2003; Ignatov et al., 2006). Из лишайников сходным образом распространены *Arthonia atra* и *Pachyphiale fagicola*, которые, однако, отличаются по своей экологии (Окснер, 1974).

Таблица 4 – Table 4.
Примеры сопряженного регионального распространения («региональных свит») видов различных таксономических групп. Examples of adjoint regional distribution («regional corteges») of species in different taxonomic groups.

Хориономиче- ские «свиты»	Виды		
	сосудистых растений	мохообразных	лишайников
Неморальная восточноазиат- ская	<i>Lunathyrium русноспорум, Athyriopsis japonica, Mecodium wrightii, Pinus koraensis, Schisandra chinensis, Epimedium koreanum, Acer tegmento- nidia kolomikta, Panax ginseng, Kalo- panax septemlobus</i> etc.	<i>Pogonatum spinulosum, Aongstroemia julacea, Oncophorus crispifolius, Bry- oxiphium norvegicum</i> var. <i>japonicum</i> , <i>Mnium laevinerve, Plagiomnium acutum</i> , <i>Rhizomnium striatulum, Trachycystis mi- crophyllum, Macromitrium japonicum</i> , <i>Dozya japonica, Neckera yezoana</i> , <i>Fauriella tenuis, Actinohididium hookeri</i> , <i>Boulaya mittenii, Homalothecium laevise- tum, Entodon flavescens, E. scabridens</i> , <i>Gollania neckerella, G. ruginosa, Taxiphyl- lum alternans</i>	<i>Nephromopsis ornata, Cetrelia collata, Lobaria meridionalis</i> , <i>L. orientalis</i>
Неморальная европейско- средиземно- морско- алтайско- восточно- азиатская	<i>Polystichum braunii, Leersia oryzoides, Fes- tuca gigantea</i> s. l. (incl. <i>F. extremiorientalis</i>), <i>Brachypodium sylvaticum, Gagea lutea, Con- vallaria majalis</i> s. l. (incl. <i>C. transcaucasica</i> , <i>C. keiskei</i>), <i>Polygonatum multiflorum, Myoso- ton aquaticum, Thalictrum aquilegifolium</i> s. l. (incl. <i>T. contortum</i>), <i>Cardamine impatiens</i> , <i>Rosa pimpinellifolia, Viola collina, V. mirabilis</i> s. l. (incl. <i>V. brachyceras</i>), <i>Sanicula europaea</i> s. l. (incl. <i>S. chinensis</i>), <i>Clinopodium vulgare</i> s. l. (incl. var. <i>neogaeum, C. integririmum</i>), <i>Galium odoratum</i>	<i>Anomodon longifolius, A. viticulosus</i> , <i>Thamnobryum alopecurum, Eu- rhyrchium angustirete, Oxyr- rhynchium hians?</i> , <i>Entodon schlei- cheri?</i> , <i>Homomallium incurvatum</i>	<i>Pyxine soredata</i>

Продолжение таблицы 4.

Неморальная евро-пейско-средиземноморская амфиокеанический	<i>Carex paniculata</i> , <i>C. sylvatica</i> , <i>Rumex hydrolapathum</i> , <i>R. obtusifolius</i> s. l., <i>Anemonoides nemorosa</i> , <i>Acer platanoides</i> , <i>Circaea lutetiana</i> (excl. <i>C. quadrisulcata</i>), <i>Mycelis muralis</i>	<i>Plagiomnium elatum</i> , <i>P. undulatum</i>	<i>Lethariella intricata</i> -
Полизональная восточноамериканско-европейско-древнесредиземноморская	<i>Equisetum telmateia</i> , <i>Catabrosa aquatica</i> , <i>Trichophorum pumilum</i> , <i>Blysmus rufus</i> , <i>Carex flava</i> , <i>Juncus gerardii</i> , <i>Atriplex littoralis</i> , <i>Myosurus minimus</i> ?, <i>Potentilla crantzii</i>	<i>Porella platyphylla</i> , <i>Gyroweisia tenuis</i> , <i>Schistidium apocarpum</i> ?, <i>Mnium hornum</i> , <i>Isothecium alopecuroides</i> , <i>Pseudoscleropodium purum</i>	<i>Arthonia atra</i> ?, <i>Pachyphiale fagicola</i> ?

Классические примеры сопряженных «свит» для каждого из геоэлементов флоры Польши приводятся в работе В. Шафера (1956). Так, в состав средиземноморской «свиты» из числа сосудистых растений входят *Erythronium dens-canis*, *Muscari comosum*, *Orchis purpurea*, *Ophrys muscifera*, *Aristolochia clematitis* etc., из мохообразных – *Cololejeunia rosertiana*, *Asterella saccata*, *Mannia fragrans*, *Didymodon cordatus*, *Pseudocrossidium revolutum*, *Weissia condensa*, *Grimmia tergestina*, *Entosthodon muchlenbergii*, из лишайников – *Acarospora cervina*, *Lecanora pruinosa*, *L. reuteri*, *Squamarina cartilaginea*, *S. lentigera*, *Fulgensia fulgens*. Аналогичным образом, в состав (пан)европейской «свиты» входят: из сосудистых – *Iris pseudacorus*, *Stellaria holostea*, *S. nemorum*, *Melandrium dioicum*, *Anemonoides nemorosa*, *Ficaria verna*, *Anthyllis vulneraria*, *Lathyrus vernus*, *Viola palustris*, *Frangula alnus*, *Rhamnus cathartica*, *Pimpinella major*, *P. saxifraga*, *Calluna vulgaris*, *Centaureum erythraea* etc.; из мохообразных – *Riccia ciliata*, *R. warnstorffii*, *Cololejeunia calcarea*, *Orthotrichum pumilum*, *Neckera crispa*, *Eurhynchium striatum*, *Isothecium alopecuroides*, из лишайников (без арктических видов) – *Acarospora atrata*, *Sacrogyne privigna*, *Melanohalea exasperatula*, *Opegrapha viridis*, *Ramalina capitata*, *Pertusaria corallina*, *P. coronata*, *P. lactea*, *Biatoridium monasteriense*. К среднеевропейской свите относятся: из сосудистых – *Abies alba*, *Fagus sylvatica*, *Quercus sessilis*, *Corydalis cava*, *Dentaria bulbifera*, *Sorbus torminalis*, *Mercurialis perennis*, *Acer pseudoplatanus*, *Tilia platyphyllos*, *Lysimachia nemorum*, из мохообразных – *Cephalozia catenulata*, *C. connivens*, *Bryum klinggraeffii*, *B. warneum*, *Funaria microstoma*, из лишайников – *Staurothele clopimoides*, *Cladonia rangiformis*, *Lecanora populicola*, *Physcia caesia*, *Rinodina oleae* (Шафер, 1956).

Выводы

1. Выделение географических элементов в рамках полизональной и плюрирегиональной фракций флоры делает возможным сопряженный ботанико-географический анализ флор и ценофлор сосудистых растений, мохообразных и лишайников.

2. Наиболее продуктивен сопряженный анализ в системе двух биогеографических координат – широтной и хориономической. Результативен, однако, и хориономический анализ как таковой.

3. При выделении геоэлементов в рамках полизональной фракции необходимо основываться на принципе «центра тяжести» ареала. При хорологическом подразделении видов плюрирегиональной фракции необходим учет как «центра тяжести» ареала, так и изолированных реликтовых местонахождений.

4. Детализация как полизональных, так и плюрирегиональных типов распространения в наибольшей степени необходима для мохообразных и лишайников, многие виды которых имеют протяженные древние ареалы, подвергшиеся вторичной редукции. Однако и среди сосудистых растений необходимость такого подразделения возникает при рассмотрении не только представителей древних групп, подобных папоротниковидным, либо широко распространенных видов водной флоры, но также растений самых различных эколого-ценотических групп.

5. Сопряженный ботанико-географический анализ особенно результативен при изучении молодых четвертичных, в том числе миграционных флор и ценофлор. При этом он выступает как вспомогательный инструмент стадийного анализа, а также способствует выделению флороценотических «свит» видов.

6. Приоритетными при отнесении конкретных видов к конкретным географическим элементам для целей сопряженного анализа флоры по-прежнему представляются традиционные ботанико-географические подходы, основанные на выделении флористических царств и областей, а также широкое понимание таксонов.

Благодарности

Автор признателен чл.-корр. РАН д.б.н. Р.В. Камелину, д.б.н. О.М. Афониной, д.б.н. А.Д. Потемкину, д.б.н. А. Е. Ко-

валенко, д.б.н. М.П. Андрееву, д.б.н. М.П. Журбенко, к.б.н. И.Н. Урбанавичене, к.б.н. О.В. Войцеховской, Д.Е. Гимельбранту (БИН РАН), д.б.н. М.С. Игнатову (ГБС РАН), к.б.н. Г.П. Урбанавичюсу (ИППЭС РАН) и А.Г. Безгодову (АО «КамНИИКИГС») за помощь при поиске литературных источников и ценные советы, д.б.н. П.В. Крестову (БПИ ДВО РАН) за организационную помощь при подготовке рукописи к печати и д.б.н. В. П. Селедцу (ТИГ ДВО РАН) за ее редактирование.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по теме № 012 201255611.

Литература

Абрамов И.И., Волкова Л.А. Определитель листостебельных мхов Карелии // *Arctoa: Бриологический журнал*. 1998. Т. 7, прилож. 1. С. 1-390.

Александрова В.Д., Юрковская Т.К. Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части СССР. Л.: Наука, 1989. 64 с.

Арктическая флора СССР / Толмачев А. И., Юрцев Б. А., ред. / Вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 102 с. – Вып. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964. 274 с. – Вып. 3. М.; Л.: Наука, 1966. 175 с. – Вып. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 96 с. – Вып. 5. М.; Л.: Наука, 1966. 208 с. – Вып. 6. Л.: Наука, 1971. 249 с. – Вып. 7. Л.: Наука, 1975. 180 с. – Вып. 8. Т. 1. Л.: Наука, 1980. 334 с. – Вып. 8. Т. 2. Л.: Наука, 1983. 52 с. – Вып. 9. Т. 1. Л.: Наука, 1984. 334 с. – Вып. 9. Т. 2. Л.: Наука, 1984. 188 с. – Вып. 10. Л.: Наука, 1987. 411 с.

Афони́на О.М. Листостебельные мхи Чукотского полуострова. Ч. 1: Сем. Sphagnaceae–Splachnaceae. Магадан: ИБПС ДВО АН СССР, 1988 а. 43 с. Ч. 2: Сем. Vriaceae–Nurpaceae. Магадан: ИБПС ДВО АН СССР, 1988 б. 57 с.

Бардунов Л.В. Древнейшие на суше. Новосибирск: Наука, 1984. 180 с.

Будаева С.Э. Лишайники лесных экосистем долины реки Ина и Ининского «сада камней» Икатского хребта (Бурятия) // *Новости сист. низш. раст.* 2006. Т. 40. С. 196–203.

Вальтер Г., Алехин В.В. Основы ботанической географии. М., Л.: Биомедгиз, 1936. 715 с.

Вульф Е.В. Введение в историческую географию растений. М.: Сельхозгиз, 1932. 356 с.

Гричук В.П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. М.: Наука, 1989. 183 с.

Егорова Т.В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: СПбГФХА; Сент-Луис: Миссурийский бот. сад, 1999. 772 с.

Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части европейской России. Т. 1: Sphagnaceae–Hedwigiaceae. М.: КМК, 2003. С. 1-608. (Arctoa. Т. 11, прилож. 1.) Т. 2: Fontinalaceae–Amblystegiaceae. М.: КМК, 2004. С. 609-944. (Arctoa. Т. 11, прилож. 2.)

Камелин Р.В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул: Изд-во Барнаул. ун-та, 1998. 240 с.

Камелин Р.В., Овеснов С.А., Шилова С.И. Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири. Пермь: Изд-во Пермск. ун-та, 1999. 83 с.

Клеопов Ю.Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. С. 183-256.

Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев: Наук. думка, 1990. 352 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Бардунов Л.В., Новиков В.С., отв. ред. / М.: Т-во науч. изданий КМК, 2008. 855 с.

Кучеров И.Б. Типология ареалов полизональных и плюрирегиональных видов и ее применение при ботанико-географическом анализе // Конспекты лекций геоботанической школы в Петербурге: Учеб.-методич. пособие. СПб: Информнавигатор, 2015. С. 32-46.

Кучеров И.Б., Зверев А.А. Широкая географическая структура ценофлор светлых лесов севера Европейской России: анализ с учетом доминирования видов // Вестник Томского Государственного университета. Биология. 2014. Т. 26, № 2. С. 53-73.

Кучеров И.Б., Науменко Н.И. Система региональных широтных элементов для анализа бореальных флор Восточной Фенноскандии // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы: Мат. V рабочего совещания по сравнительной флористике, Ижевск, 1998. СПб: БИН РАН, 2000. С. 37-62.

Кучеров И.Б., Филимонова Л.В., Кутенков С.А., Максимов А.И., Максимова Т.А. Географическая структура лесных ценофлор заповедника «Кивач» // Тр. КарНЦ РАН. 2006. Вып. 10. Природа государственного заповедника «Кивач». Петрозаводск. С. 69-82.

Кучеров И.Б., Чепинога В.В. Анализ парциальных флор и высотная поясность в горном массиве Сальные тундры (Лапландский заповедник) // Развитие сравнительной флористики в России: вклад школы А.И. Толмачева. Сыктывкар: ИБ КомиНЦ УрО РАН, 2004. С. 84-95.

Лазаренко А.С. Неморальный элемент бриофлоры советского Дальнего Востока // Сов. ботаника. 1944. № 6. С. 43-55.

Малышев Л.И. Биологическое разнообразие в пространственной перспективе // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб.: БИН РАН; ЗИН РАН, 1992. С. 41-42.

Морозова О.В. Агарикоидные базидиомицеты подзоны южной тайги Ленинградской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: БИН РАН, 2001. 27 с.

Нотов А.А. Сопряженный анализ компонентов флоры Тверской области: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ГБС РАН, 2012. 42 с.

Нотов А.А., Спирина У.Н., Колосова Л.В. О некоторых результатах сопряженного анализа флор мхов и сосудистых растений в южнотаежных и подтаежных районах Русской равнины // Развитие сравнительной флористики в России: вклад школы А. И. Толмачева. Сыктывкар: ИБ КомиНЦ УрО РАН, 2004. С. 131-141.

Нотов А.А., Урбанавичюс Г.П., Катаускайте Л.А. Материалы к лишенофлоре валдайской и смежных физико-географических провинций // Флора лишайников России: состояние и перспективы исследований: Тр. междунар. совещ., посвящ. 120-летию со дня рождения В.П. Савича (Санкт-Петербург, 24-27 окт. 2006 г.). СПб.: Изд-во СПбГЭТУ, 2006. С. 167-175.

Окснер А.Н. О происхождении ареала биполярных лишайников // Бот. журн. 1944. Т. 29. № 6. С. 243-256.

Окснер А.Н. Морфология, систематика и географическое распространение // Определитель лишайников СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1974. С. 1-284.

Определитель лишайников СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1971. 412 с. – Т. 2. Л.: Наука, 1974. 284 с. – Т. 3. Л.: Наука, 1975. 275 с. – Т. 4. Л.: Наука, 1977. 344 с. – Т. 5. Л.: Наука, 1978. 305 с.

Определитель лишайников России. Т. 6. СПб.: Наука, 1996. 203 с. – Т. 7. СПб.: Наука, 1998. 166 с. – Т. 8. СПб.: Наука, 2003. 277 с. – Т. 9. СПб.: Наука, 2004. 339 с. – Т. 10. СПб.: Наука, 2008. 515 с.

Попова Н.Н. Бриофлора Среднерусской возвышенности. I // *Arctoa*. 2002. Т. 11. С. 101–168.

Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет (Атлас-монография). М.: Наука, 1982. 156 с.

Палеогеография СССР. Т. 4: Палеогеновый, неогеновый и четвертичный периоды. М.: Недра, 1975. 202 с.

Последний европейский ледниковый покров. М.: Наука, 1965. 219 с.

Потемкин А.Д., Софронова Е.В. Печеночники и антоцеротовые России. Т. 1. СПб.; Якутск: Бостон-Спектр, 2009. 368 с.

Раменская М.Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1983. 216 с.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1. Л.: Наука, 1985. 398 с. – Т. 2. Л.: Наука, 1987. 446 с. – Т. 3. Л.: Наука, 1988. 421 с. – Т. 4. Л.: Наука, 1989. 380 с. – Т. 5. СПб.: Наука, 1991. 390 с. – Т. 6. СПб.: Наука, 1992. 428 с. – Т. 7. СПб.: Наука, 1995. 395 с. – Т. 8. СПб.: Наука, 1996. 383 с.

Список лишенофлоры России / Урбанавичюс Г.П., сост.; Андреев М.П., отв. ред./ СПб.: Наука, 2010. 194 с.

- Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.
- Тимонин А.К., Озерова Л.В. Основы географии растений. М.: МГОПУ, 2002. 136 с.
- Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с.
- Урбанавичюс Г.П. Биогеографические закономерности формирования флоры лишайников Южного Прибайкалья: Дис. ... канд. геогр. наук. М.: ИГ РАН, 1999. 244 с. (Рукопись в лаб. лихенологии и бриологии БИН РАН.)
- Федосов В.Э. Основные закономерности дифференциации бриофлоры Гипоарктики на примере юго-восточного Таймыра: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, 2014. 51 с.
- Флора Восточной Европы. Т. 9. СПб.: «Мир и семья-95», 1996. 456 с. – Т. 10. СПб.: Мир и семья, Изд-во СПФХА, 2001. 670 с. – Т. 11. М.; СПб.: КМК, 2004. 536 с.
- Флора европейской части СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1974. 404 с. – Т. 2. Л.: Наука, 1976. 236 с. – Т. 3. Л.: Наука, 1978. 259 с. – Т. 4. Л.: Наука, 1979. 355 с. – Т. 5. Л.: Наука, 1981. 380 с. – Т. 6. Л.: Наука, 1987. 254 с. – Т. 8. Л.: Наука, 1989. 412 с. – Т. 7. СПб.: Наука, 1994. 317 с.
- Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. Т. 26: Asteraceae (Compositae). 940 с.
- Цвелёв Н.Н. Флора Хоперского государственного заповедника. Л.: Наука, 1988. 191 с.
- Цвелёв Н.Н. Определитель сосудистых растений северо-западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: Изд-во СПФХА, 2000. 781 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: «Мир и семья-95», 1995. 991 с.
- Чиненко С.В. Сравнение локальных флор восточной части северного побережья Кольского полуострова с локальными флорами соседних регионов // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 1. С. 60-81.
- Чиненко С.В. Сравнение локальных флор восточной части мурманского побережья Кольского полуострова и соседних регионов: состав таксонов и жизненных форм // Бот. журн. 2013 а. Т. 98. № 1. С. 10-24.
- Чиненко С.В. Сравнительный анализ ценофлор восточной части мурманского побережья Кольского полуострова // Бот. журн. 2013 б. Т. 98. № 2. С. 134-166.
- Шафер В. Основы общей географии растений. Пер. с польск. М.: Изд-во ИЛ, 1956. 380 с.
- Ширяев А.Г. Пространственная структура арктических комплексов клавариоидных грибов // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2011. № 11. С. 39-49.
- Шляков Р.Н. Печеночные мхи Севера СССР. Вып. 1. Л.: Наука, 1976. 92 с. – Вып. 2. Л.: Наука, 1979. 191 с. – Вып. 3. Л.: Наука, 1980. 188 с. – Вып. 4. Л.: Наука, 1981. 221 с. – Вып. 5. Л.: Наука, 1982. 196 с.

- Юрцев Б.А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.; Л.: Наука, 1966. 94 с.
- Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята: Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л.: Наука, 1968. 236 с.
- Юрцев Б.А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 160 с.
- Юрцев Б.А. Реликтовые степные комплексы северо-восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1981. 168 с.
- Юрцев Б.А. Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987 а. С. 13-28.
- Юрцев Б.А. Элементарные естественные флоры и опорные единицы сравнительной флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987 б. С. 47-66.
- Юрцев Б.А. Некоторые перспективы развития сравнительной флористики на рубеже XXI века // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы: Материалы V Рабочего совещания по сравнительной флористике. СПб.: БИН РАН, 2000. С. 12-19.
- Юрцев Б.А., Зверев А.А., Катенин А.Е., Королева Т.М., Кучеров И.Б., Петровский В.В., Ребристая О.В. Секретарева Н.А., Хитун О.В., Ходачек Е.А. Градиенты таксономических параметров локальных и региональных флор Азиатской Арктики (в сети пунктов мониторинга биоразнообразия) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 6. С. 1-28.
- Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Программы флористических исследований разной степени детальности // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987. С. 219-242.
- Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Основные понятия и термины флористики. Пермь: Изд-во ПермГУ, 1991. 80 с.
- Юрцев Б.А., Катенин А.Е., Королева Т.М., Кучеров И.Б., Петровский В.В., Ребристая О.В., Секретарева Н.А., Хитун О.В., Ходачек Е.А. Опыт создания сети пунктов мониторинга биоразнообразия Азиатской Арктики на уровне локальных флор: зональные тренды // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 9. С. 1-27.
- Ячевский А.А. Основы микологии. М.; Л.: ОГИЗ, 1933. 1037 с.
- Bezerra J.L., Batista A.C., Poroca D.J.M., Cavalcante W. de A.; Santos W.F. Líquens e algas foliícolas de essências florestais do noroeste do Maranhão // Atas do Instituto de Micologia. Recife: Universidade Federal de Pernambuco, 1967. Vol. 5. P. 375-422.
- Dahl E. Plant migrations across the North Atlantic Ocean and their importance for palaeogeography of the region // North Atlantic biota and their history. Oxford: Pergamon Press, 1963. P. 173-188.
- Dahl E. The phytogeography of Northern Europe (British Isles, Fennoscandia and adjacent areas). Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1998. 297 p.

- Dansereau P. Biogeography: An ecological perspective. N. Y.: Ronald Press, 1957. 394 p.
- Donoghue M.J. Bipolar biogeography // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2011. Vol. 108. N 16. P. 6341-6342.
- Escudero M., Valcárcel V., Vargas P., Luceño M. Bipolar disjunctions in *Carex*: long-distance dispersal, vicariance, or parallel evolution? // Flora. 2010. Vol. 205. P. 118-127.
- Especies del reino Fungi (Hongos) presentes en Cuba. Consultado 04 de marzo de 2013. Disponible en: www.cybertruffle.org.uk; вход от 15.03.2016.
- Feurerer T. & Hawksworth D.L. Biodiversity of lichens, including a world-wide analysis of checklist data based on Takhtajan floristic regions // Biodiv. Conserv. 2007. Vol. 16. N 1. P. 85-98.
- Good R. A theory of plant geography // New Phytol. 1931. Vol. 30. N 3. P. 149-171.
- Good R. The geography of the flowering plants. 2nd ed. L.; N.Y., Toronto: Longmans, Green & Co, 1953. 452 p.
- Hultén E. Outline of the history of arctic and boreal biota during the quaternary period: their evolution during and after the glacial period as indicated by the equiformal progressive areas of present plant species. Stockholm, Thule: Lund Univ., 1937. 168 p. (PhD Thesis.).
- Hultén E. & Fries M. Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer: In 3 t. Königstein: Koeltz Sci. Publ., 1986. 1172 p.
- Ignatov M.S. Moss diversity patterns on the territory of the former USSR // Arctoa: Бриологический журнал. 1993. Vol. 2. P. 13-47.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa: Бриологический журнал. 2006. Vol. 15. P. 1-130.
- Ignatov M.S., Milyutina I.A. On *Sciuro-hypnum oedipodium* and *S. curtum* (Brachytheciaceae, Bryophyta) // Arctoa: Бриологический журнал. 2007. Vol. 16. P. 47-61.
- Kalamees K. A chorological review of the agarics occurring in Estonia // Scripta mycologica. 1978. Vol. 8. P. 83-134.
- Kucherov I. B. Recognition of chorionomic elements within the bryoflora multiregional fraction, based upon the A.L. Takhtajan floristic subdivision of the World, as a platform for the adjoint floristic analysis // Мат. международн. бриол. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения А.Л. Абрамовой (Санкт-Петербург, 12-16 сент. 2015 г.). СПб: БИН РАН, 2015. P. 92-95.
- Meusel H., Jäger E., Weinert R. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena: Gustav Fischer Verlag. Bd 1. 1965. 258 S. – Bd 2. 1978. 419 S. – Bd 3. 1992. 333 S.
- Moore D. M. & Chater A. O. Studies on bipolar disjunct species. I. *Carex* // Bot. Notiser. 1971. Vol. 124. N 3. P. 317-334.
- Müller-Schneider P. Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. 2 Aufl. // Veröff. Geobot. Inst. der ETH, Stift. Rübel in Zürich. 1977. Hf 61. S. 1-226.

Norris D.H, Koponen T., Piippo S. Bryophyte flora of the Huon Peninsula, Papua New Guinea. LXVI. Meesiaceae (Musci), with lists of boreal to temperal disjunct, bipolar and widely spread species in New Guinea // *Ann. Bot. Fennici*. 1999. Vol. 36. P. 257-263.

Piippo S. & Koponen T. Review of the bryofloristic connections of New Guinea island // *Telopea*. 2003. Vol. 10. N 1. P. 467-476.

Popp M., Mirré V., Brochmann C. A single Mid-Pleistocene long-distance dispersal by a bird can explain extreme bipolar disjunction in crowberries (*Empetrum*) // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 2011. Vol. 108. P. 6520–6525.

Prentice I.C., Jolly D., BIOME 6000 participants. Mid-Holocene and glacial-maximum vegetation geography of the northern continents and Africa // *J. Biogeogr.* 2000. Vol. 27. N 3. P. 507-519.

Raven P.H. Amphitropical relationships in the floras of North and South America // *Quart. Rev. Biol.* 1963. Vol. 38. N 2. P. 151-177.

Raven P.H. Plant species disjunctions: A summary // *Ann. Missouri Bot. Gard.* 1972. Vol. 59. P. 234-246.

Thompson J.W., Brehmer B. American Arctic Lichens. T. 1: The Macrolichens. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1984. 504 p.

Wallace A.R. Island life, or The phenomena and causes of insular faunas and floras, including a revision and attempted solution of the problem of geological climates. L.: Macmillan & Co., 1880. XVIII+526 p.

Walter H. Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Bd I: Die tropischen und subtropischen Zonen. 2 Aufl. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1964. 592 S. – Bd II: Die gemäßigten und arktischen Zonen. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1968. 1001 S.

Willis J.C. Age and area: A study in geographical distribution and origin of species. Cambridge: Cambr. Univ. Press, 1922. X+260 p.