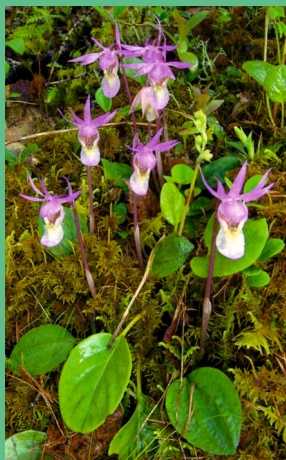




ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ БЕЛОМОРСКО-КУЛОЙСКОГО ПЛАТО



Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное государственное автономное образовательное
учреждение высшего образования
«Северный (Арктический) федеральный университет
имени М.В. Ломоносова»

**ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ
БЕЛОМОРСКО-КУЛОЙСКОГО ПЛАТО**

Монография

Архангельск
САФУ
2017

УДК 581.5+581.9+582.3/99
ББК 28.58+28.59
Л83

*Печатается по решению учебно-методического совета
Северного (Арктического) федерального университета имени
М.В. Ломоносова, ученого совета Федерального исследовательского
центра комплексного изучения Арктики РАН*

**Авторы: Т.Ю. Браславская, С.В. Горячкин, С.А. Кутенков, В.Н. Мамон-
тов, С.Ю. Попов, Л.В. Пучнина, О.В. Сидорова, С.В. Торхов,
И.А. Федченко, Е.Ю. Чуракова**

Рецензенты:

доктор сельскохозяйственных наук, профессор **В.В. Беляев**,
кандидат сельскохозяйственных наук **Д.Н. Торбик**

Браславская, Т.Ю.

Л83

Флора и растительность Беломорско-Кулойского плато: моно-
графия / Т.Ю. Браславская, С.В. Горячкин, С.А. Кутенков [и др.];
Сев. (Арктич.) федер. ун-т им. М.В. Ломоносова. – Архангельск:
САФУ, 2017. – 302 с. + вкл.: ил.

ISBN 978-5-261-01223-8

Рассмотрено разнообразие флоры и растительности Беломорско-
Кулойского плато. Приведены данные о лесном фонде, результаты
геоботанических, флористических и популяционных исследований.
Дана оценка разнообразия лесных, болотных и луговых сообществ
на четырех ключевых участках. Обобщены сведения о разнообразии
и структуре флоры сосудистых растений и листостебельных мхов.

Издание адресовано геоботаникам, природопользователям, био-
логам, экологам и практическим работникам в области охраны при-
роды, занимающимся вопросами изучения и мониторинга популяций
редких видов растений, флоры и растительности.

УДК 581.5+581.9+582.3/99
ББК 28.58+28.59

ISBN 978-5-261-01223-8

© Северный (Арктический)
федеральный университет
им. М.В. Ломоносова, 2017

Оглавление

Введение	5
Глава 1. Физико-географические условия Беломорско-Кулойского плато	7
1.1. Географическое положение и климат	7
1.2. Рельеф и гидрология	8
1.3. Геологическое строение и почвы	10
1.4. Общая характеристика лесного фонда	14
Глава 2. Характеристика основных типов экосистем на ключевых участках	31
2.1. Материалы и методы исследований	31
2.2. Растительность Кепинского ключевого участка (западная часть Беломорско-Кулойского плато)	36
2.2.1. Леса.....	36
2.2.2. Болота	66
2.2.3. Луга и пустоши	69
2.3. Растительность Котужского ключевого участка (центральная часть Беломорско-Кулойского плато)	72
2.3.1. Леса.....	72
2.3.2. Болота	88
2.4. Растительность Летопальского ключевого участка (восточная часть Беломорско-Кулойского плато)	116
2.4.1. Леса.....	116
2.4.2. Болота	127
2.4.3. Луга и пустоши карстовых логов.....	129
2.5. Растительность Пинежского заповедника (юго-восточная часть Беломорско-Кулойского плато)	131
2.5.1. Леса.....	131

Глава 3. Флора Беломорско-Кулойского плато	185
3.1. Сосудистые растения.....	185
3.2. Листостебельные мхи	240
3.3. Особенности биологии и экологии редких видов флоры в карстовых ландшафтах Беломорско-Кулойского плато	261
3.3.1. Калипсо луковичная – <i>Calypso bulbosa</i> (L.) Oakes (Orchidaceae)	261
3.3.2. Башмачок настоящий – <i>Cypripedium calceolus</i> L. (Orchidaceae)	270
3.3.3. Прострел раскрытый – <i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill. (Ranunculaceae).....	277
Заключение	285
Список использованной литературы	288

Введение

Беломорско-Кулойское плато относится к числу наиболее труднодоступных таежных территорий Архангельской области. Здесь, у границы лесной и лесотундровой растительно-климатических зон пока еще сохраняется один из крупнейших в Европе массивов северотаежных лесов, слабо затронутый хозяйственным освоением и не потерявший своей целостности. На территории плато широко распространены карстовые процессы и связанный с ними специфический рельеф. В этих условиях сформировалась и до настоящего времени существует, благодаря низкой антропогенной нагрузке, богатая и разнообразная по своим историческим и географическим связям флора, включающая реликтовые для Европейского Севера России виды.

Специфика природной среды и уникальность растительного мира Беломорско-Кулойского плато давно уже привлекали внимание ботаников. Например, в прошлом веке здесь работали такие известные флористы и геоботаники, как Р.Р. Поле, Ал.А. и Ан.А. Федоровы, И.Н. Юдин, А.Н. Толмачев, А.М. Леонтьев, А.А. Дедов, Д.Н. Сабуров, сотрудники Ленинградского (ныне Санкт-Петербургского) государственного университета под руководством П.М. Добрякова. Однако из-за обширности и большой гетерогенности территории, труднодоступности многих участков, у этих исследователей не было возможности всеобъемлюще изучить флору и растительность плато. Усилиями различных научно-исследовательских и природоохранных учреждений исследования были продолжены и охватили некоторые районы, не посещавшиеся ранее, но по-прежнему нельзя считать ботаническую изученность Беломорско-Кулойского плато достаточной.

Принимая во внимание уникальность природной среды плато, в его пределах был создан целый ряд особо охраняемых природных территорий. Это заказники регионального значения: Соянский биологический, природный геологический «Железные ворота», природный ландшафтный Приморский, а также государственный природный заповедник «Пинежский» и государственный памятник природы «Голубинский карстовый массив».

В последние десятилетия интенсивность хозяйственного освоения территории плато значительно возросла. Начата и развивается промышленная добыча алмазов открытым способом, ведется поиск новых месторождений, сопровождающийся изменениями границ охраняемых территорий и их природоохранного режима, строятся дороги, расширяется территория, охваченная лесозаготовками, увеличивается посещаемость рыбаками, охотниками, туристами. В связи с этим существует реальная угроза, что какие-то из компонентов разнообразия растительного покрова будут утрачены еще до того, как станет что-либо известно об их существовании. Возникла необходимость обобщить и опубликовать недавно появившиеся ботанические данные, которые вместе со всеми накопленными ранее могут послужить научной основой для принятия решений о дальнейшей деятельности в сфере природопользования.

В настоящей монографии использованы оригинальные полевые материалы, собранные в процессе работы ряда научных экспедиций разных направлений, в ходе мониторинговых исследований флоры, растительности и почвенного покрова Солянского биологического заказника и Пинежского государственного заповедника. Обобщены материалы по состоянию лесного фонда, данные более ранних исследований, литературных источников и архивов.

Авторы разделов выражают свою благодарность всем, кто оказывал содействие в проведении исследований и обработке материалов, в том числе старшему научному сотруднику лаборатории растительности лесной зоны Ботанического института имени В.Л. Комарова РАН, кандидату биологических наук И.Б. Кучерову и заведующему лабораторией болотоведения Института биологии Карельского научного центра РАН, доктору биологических наук О.Л. Кузнецову за консультации и ценные замечания, высказанные при подготовке рукописи, сотруднику ФИЦКИА РАН М.Ю. Гофорову за подготовку цифровой модели рельефа плато и нашему постоянному проводнику – знатоку солянской природы, рыбаку и охотнику Г.Г. Рочеву.

Работа поддержана государственным заданием (тема ЦЭПЛ РАН 0110-2014 0003 «Экосистемные функции природного и антропогенно преобразованного лесного покрова»).

Глава 1

ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ БЕЛОМОРСКО-КУЛОЙСКОГО ПЛАТО

1.1. Географическое положение и климат

Беломорско-Кулойское плато располагается на севере Восточно-Европейской равнины, площадь его составляет около 20 тыс. км² [1]. На севере оно постепенно переходит в плоскую, низменную приморскую равнину, занятую редколесьями, тундрами и бугристыми болотами. На северо-западе границей является берег Белого моря. Покрытые лесом холмы и гряды, тянущиеся вдоль побережья, получили название «Зимние горы». Западные склоны этих «гор» обрываются к морю с высоты 40–100 м, обнажая пласты одних из самых древних на нашей планете осадочных пород [2, 3]. На востоке переход от дренированных возвышенностей плато к сильнозаболоченным низменностям долины р. Кулоя очень резок и хорошо заметен в рельефе. Эта структура носит название Беломорско-Кулойский уступ, имеет протяженность около 150 км и проходит от Койдозера на юг почти до р. Пинеги. С юга четко выраженной границы плато не имеет. Возвышенные участки здесь сильно выположены [4].

Территория района исследований относится к зоне притундровых лесов и расположена на стыке природных зон тайги и лесотундры. Климат умеренно-континентальный. Среднегодовая температура воздуха составляет +1,2 °С. Период положительных температур – 148 дней, вегетационный период (с температурами выше +5 °С) – 125 дней, с конца мая по конец сентября. Активная вегетация начинается с превышением среднесуточной температуры +10 °С в середине июня и заканчивается в конце августа (продолжительность – 73 дня). Количество пасмурных дней в году от 250 до 280. В летний период не редки заморозки, преобладают ветры северо-западного направления, которые приносят большое количество осадков (2/3 годовой нормы осадков). Зимой более часты

южные ветры, довольно обычны оттепели. В течение года выпадает от 600 до 650 мм осадков. Снежный покров устанавливается в начале октября и держится до конца мая.

Климатические показатели меняются при движении с запада на восток. Западная часть плато чаще находится под влиянием западных воздушных масс, что определяет высокий показатель годового количества осадков – до 800 мм/год и среднюю глубину снега (около 70 см). При движении на восток возрастает континентальность климата. При этом температура января (самого холодного месяца года) снижается от -10 до -14 °С, июля (самого теплого месяца в году) возрастает от $+11$ до $+15$ °С. Годовое количество осадков уменьшается до 550 мм/год, высота снежного покрова до 40–50 см.

Годовой радиационный баланс в южной части плато 30 ккал/см², а в северной около 25 ккал/см² [1, 5, 6].

Локальное воздействие на климат оказывают геофизические аномалии, обусловленные спецификой процессов глубинной тектоники. Конвективный вынос эндогенного тепла в зонах тектонических нарушений влияет на тепловое состояние приповерхностной части земной коры, увеличивает теплообеспеченность почв. Повышенные значения конвективного теплового потока характерны для северо-запада плато и нескольких небольших по площади участков на севере, северо-востоке и юго-востоке [7].

1.2. Рельеф и гидрология

Беломорско-Кулойское плато представляет собой одну из крупных возвышенностей на севере материковой части Архангельской области. Абсолютные отметки высот достигают здесь 228 м. При этом высота плато уменьшается в направлении с юго-запада на северо-восток. На рассматриваемой территории представлены структурно-денудационный и денудационный (скульптурный) генетические типы рельефа [1, 3].

Структурно-денудационный рельеф характерен для центральной части и юго-востока территории пластовой повышенной плоской волнистой и полого всхолмленной равнины на горизонтально лежащих осадочных породах карбона и перми с маломощным четвертичным покровом. На ней широко развиты многочисленные проявления карста – просадки, блюдца, воронки глубиной от 2 до

20 м, обрывистые склоны речных долин, пещеры, карстовые лога, поноры, пропадающие участки рек.

Денудационный рельеф имеет широкое распространение по территории плато и включает ледниковый моренно-равнинный и моренно-холмистый аккумулятивный, водно-ледниковый аккумулятивный и речной эрозионно-аккумулятивный типы.

Моренно-равнинный и моренно-холмистый ледниковый рельеф свойственен выступам дочетвертичной поверхности. Он образуется в результате экзарации, транспортировки и отложения материала. Всклопленная поверхность моренных равнин имеет слабый уклон к долинам главных рек, наибольшая всклопленность приурочена к речным долинам и озерам [3, 8].

Водно-ледниковый рельеф образован отложениями ледниковых потоков и водоемов. Он представлен ложбинами стока ледниковых вод, озами, зандрами и камами, имеющими незначительное распространение.

Эрозионно-аккумулятивный рельеф представлен озерно-ледниковыми и речными террасами верхневалдайского и голоценового возраста. Долины современных рек характеризуются большой шириной и глубиной вреза долин, высокой террасированностью [3, 8].

Многочисленными речными долинами Беломорско-Кулойское плато расчленено на отдельные массивы. Речная сеть плато насчитывает более 250 рек, бассейнов Белого моря и р. Кулой. Наибольшая плотность речной сети (3–4 км русла на 1 км²) характерна для бассейна Кулоя, наименьшая (1,2–1,4 км/км²) – для бассейнов рек Мегры и Большие Козлы [4]. Продольные профили рек хорошо выработаны, течение спокойное, длинные плесы чередуются с песчаными или гравелисто-галечными перекатами, пороги небольшие, образованы выходами известняков, доломитов или скоплением в руслах валунов, вымытых из ледниковых моренных отложений. Русла рек, протекающих по карстовым массивам, преимущественно немеандрирующие. На низменных равнинах и в депрессиях, наоборот, преобладают реки со свободно меандрирующим руслом, что связано с наличием в их долинах относительно низкорасположенных и широких пойм с преобладанием боковой эрозии над глубинной [9].

Наиболее крупными реками являются: Зимняя Золотица (протяженность 177 км), Полта (168), Лака, (157), Сояна (140), Мегра (119), Сотка (115), Куя (108), Келда (104) [2]. Скорость течения

не превышает 0,2 км/ч, на перекатах до 1,5 км/ч. Ширина рек изменяется от 10 м в верховьях, 10–60 м в среднем течении до нескольких сотен метров в устьевой части [4].

Озерность междуречных территорий составляет около 1,7%. Большинство озер ледникового происхождения, наиболее крупные расположены в тектонических впадинах. Озера небольшие, площадью до 3 км². Средняя глубина варьирует в пределах от 3,0 до 15,9 м, лишь в бассейне Мегры на Волчьих озерах отмечены впадины до 32 м и на оз. Большом Восточном до 40 м [4]. Наиболее крупные озера плато: Келдозеро (21,4 км²), Полтозеро (10,1 км²), Козельское (7,2 км²), Лодьозеро (4,4 км²), Койдозеро (4,1 км²), Суксома (4,0 км²) [2].

Общая заболоченность территории Беломорско-Кулойского плато около 17%. Болота распространены неравномерно. Они неоднородны по генезису, геоморфологическим характеристикам, растительному покрову, а также по выполняемой роли в ландшафте.

Одними из наиболее распространенных на территории плато являются болота, относящиеся к группе типов северо-восточно-европейских сфагновых верховых. В ней выделяют: 1) кассандрово-морозково-сфагновые со сфагновыми мочажинами на склонах и с заболоченным лесом по краю печорско-онежские верховые болота, 2) сосново-пушицево-кустарничково-сфагновые северо-восточно-европейские болота [10].

1.3. Геологическое строение и почвы

Беломорско-Кулойское плато сложено осадочными породами разного происхождения и возраста. С запада на восток возраст дочетвертичного чехла уменьшается, с севера на юг характер отложений практически не меняется.

Западная часть сложена преимущественно туфогенно-терригенными прибрежно-морскими, флювиально-морскими и аллювиальными образованиями поздневендско-кембрийского возраста, то есть граница протерозоя и палеозоя – >500 млн лет назад [11, 12]. Максимальная их мощность достигает 1000 м. На дневную поверхность верхневендские отложения выходят в береговых обрывах Белого моря и вдоль рек, прорезающих глубокие долины на Беломорско-Кулойском плато, – Золотицы, Падуна и др. Они представляют собой в разной степени сцементированные коричневые,

зеленоцветные, красноцветные аргиллиты (глинистые цементированные породы), алевроиты (пылеватые) и песчаники (песчаные цементированные породы).

Далее к востоку следует большой перерыв в осадконакоплении. Следующие отложения относятся к среднему и верхнему карбону (каменноугольному периоду ~ 350 млн лет назад). Это морские и лагунно-морские отложения, представленные толщей переслаивания известняков и доломитов светло-серого и желто-белого цвета с редкими прослоями и линзами песчаников, глин, гипсов и ангидритов. Обнажения этих пород встречаются в низовьях р. Пинеги и по ее притокам ниже устья р. Угзеньги. Отложения формации тянутся полосой в северном направлении через оз. Келдозеро (Телдозеро), выходят в долинах рек Кепины, Падуна, Ерны, Мегры и др. Мощность отложений составляет 40–120 м [13].

Карбонатная формация нижней перми (300 млн лет назад) включает морские и лагунно-морские отложения. В ее составе преобладают доломиты с подчиненными прослоями известняков. Отложения сформировались в прибрежно-морских условиях. Мощность варьирует от 40 до 110 м. Под четвертичным покровом карбонатные отложения распространены в виде полосы шириной 15–25 км от низовьев р. Пинеги на север в верховья рек Сотки, Келды, Полты. Обнажения пород встречаются в верховьях рек Сотки, Полты, Вели, Точиличи, Чуплеги.

Еще восточнее располагается нижнепермская карбонатно-сульфатная формация, которая подразделяется на сульфатную и сульфатно-карбонатную толщу. Севернее р. Келды они фациально переходят в сульфатно-терригенную толщу. Сульфатная субформация представлена толщей гипсов и ангидритов с редкими прослоями доломитов, алевролитов, глин и песчаников. Выходы гипсовой толщи в виде полосы шириной от 6 до 30 км охватывают нижнее течение рек Гбач, Белой, Сотки, Келды, Полты. Большинство долин рек, ручьев и карстовых логов глубоко (до 30–40 м) врезано в эту толщу. Сульфатно-терригенная субформация представлена слабосцементированными с прослоями гипса песчаниками, которые встречаются в среднем течении рек Полты и Келды. Сульфатно-карбонатная субформация нижней перми, залегающая над сульфатной, представлена толщей переслаивания доломитов, гипсов, иногда с прослоями известняков. Они встречаются на водоразделах рек Келды, Сотки и Пинеги, например в северном борту Тараканьего лога [13].

Верхнепермские отложения (~270 млн лет назад) представлены красноцветными песчаниками, алевролитами, с прослоями песков, алевроитов, мергелей, выше которых располагаются известняки, мергели, карбонатные глины. Эти отложения широко представлены в долинах рек Лаки, Сояны, а также в междуречье Сотки, Келды и Пинеги в восточной, наиболее высокой части плато [13].

Покров четвертичных отложений развит повсеместно. Мощность его не выдержана. Преобладает покров рыхлых отложений мощностью от 2 до 10 м, представленный преимущественно ледниковыми и озерно-ледниковыми суглинками, глинами, песками. Ледниковые моренные суглинки обычно содержат до 10–15% гальки и щебня. На водоразделах довольно часто встречаются водно-ледниковые песчаные отложения с галькой и гравием до 20%, мощностью от 4 до 6 м, участками до 10–15 м. На Беломорско-Кулойском плато встречаются понижения коренного рельефа, выполненные озерными и озерно-ледниковыми глинами, суглинками, песками мощностью до 34 м. Довольно часто встречаются участки с мощностью четвертичного покрова менее 2 м. В долинах рек залегают аллювиальные пески, супеси и галечники мощностью до 2–7 м. В озерных котловинах – современные суглинки, супеси, пески, илы, иногда встречается гажа и сапропели. Болотные массивы сложены торфами мощностью до 2–5 м. В карстовых логах и котловинах залегают обвальные и элювиально-делювиальные отложения в виде глыб и щебня коренных пород, мощность которых достигает 5–10 м, участками до 20 м [13].

Большинство типов и подтипов почв Беломорско-Кулойского плато хорошо известны, и их характеристики имеются не только в работах исследователей почв Пинежья, но и в обобщающих монографиях и учебниках по почвоведению. Поэтому ограничимся некоторыми пояснениями, преимущественно по специфическим разновидностям почв. Названия почв даны по Классификации и диагностике почв [14]. Подробные описания и данные анализов по почвам различных районов плато приведены в монографии С.В. Горячкина [15].

На территории Беломорско-Кулойского плато преобладают двучленные моренные отложения (легкий суглинок, супесь, подстилаемая на 20–40 см суглинком), поэтому в качестве подтипа подзолистых почв под лесами здесь преобладают подзолистые почвы с микропрофилем подзола контактно-осветленные (ил. 1А, цв. вкл.), а при переувлажнении – торфянисто-подзолисто-глее-

вые почвы. На песках распространены подзолы гумусово-железистые (ил. 1Б, цв. вкл.), а при переувлажнении – торфяно-подзолы глеевые. Некогда считавшиеся «зональными» для северной тайги глее-подзолистые почвы формируются на плато только на озерно-ледниковых глинах. Встречающиеся обычно во многих сотнях километров к югу от Пинеги дерново-подзолы иллювиально-железистые на песках и дерново-подзолистые почвы на двучленных отложениях есть и в северотаежных лесах Беломорско-Кулойского плато. Они встречаются на освещенных и прогреваемых участках карстового рельефа под травянистым напочвенным покровом (южные склоны, днища широких карстовых логов). В случае активных склоновых процессов в почвенном покрове появляются, в зависимости от их интенсивности, абраземы (эродированные почвы) или более развитые серо-гумусовые (дерновые) типичные и даже серо-гумусовые (дерновые) иллювиально-глинистые почвы. С дальнейшим развитием эрозии почвообразование происходит на дочетвертичных породах. В условиях близкого залегания известняков и доломитов, на тонком (<10–15 см) слое суглинка формируются карболитоземы с темным гумусовым горизонтом. Если же почва непосредственно развивается на сильнокарбонатных породах (известняк или озерная гажка), то образуются перегнойные остаточно-карбонатные почвы с темным перегнойным мажущимся горизонтом (ил. 1В, цв. вкл.).

На плотных гипсах формируются уникальные почвы [16], которые мы называли сульфурендзинами (ил. 1Г, цв. вкл.), а по Классификации почв России они, в зависимости от мощности органо-генных горизонтов, относятся к гипсопетроземам и литоземам торфяным или грубогумусовым. На красноцветных породах формируются буроземы грубогумусированные (ил. 1Д, цв. вкл.).

Активная эрозия приводит и к аккумуляции материала различной природы в понижениях рельефа. При периодическом намыве суглинистых и супесчаных субстратов образуются делювиальные почвы, которые по современной классификации ближе всего к стратоземам светлым.

Если же почвы формируются под отшелушивающимися стенками гипсовых останцов в условиях «гипсового дождя», то мощные профили с чередованием гипсовой дресвы и щебня с разлагающимися растительными остатками можно отнести к не имеющим аналогов в классификации почв России органо-гипсово-щебнистым латерально-аккумулятивным почвам. При нако-

плении в холодных условиях днищ узких и глубоких карстовых воронок принесенных сверху органических остатков (древесина, листья, хвоя) формируются сухоторфяные органо-латеральные почвы с мощными торфяно-перегнойными горизонтами, под которыми встречаются иллювиально-гумусовые. В карстовых логах на территории Беломорско-Кулойского плато имеет место высокое лито-, топо-, хроно- и биогенное педоразнообразие. Особого внимания заслуживают почвы на небольших по площади автоморфных повышениях и выположенных участках днища логов. Эти почвы, очень разнообразны по строению профиля и свойствам: серогумусовые, дерново-палево-подзолистые (ил. 1Е, цв. вкл.), дерново-подбуры, буроземы и карбо-литоземы [17]. В верхних частях склонов лога доминируют различные варианты абраземов – эродированных почв.

В условиях болот Беломорско-Кулойского плато преобладают торфяные олиготрофные почвы, но в условиях проточного увлажнения ложбин под лесными болотами встречаются и торфяные эутрофные. На периферии болот и при переходе к лесной растительности обычны торфяно-глееземы. В поймах рек формируются различные по увлажнению аллювиальные почвы дерновые, перегнойно-глеевые или торфяные.

Таким образом, разнообразие почв плато существенно выше, чем на окружающих коренных равнинах. Это связано как со сложным геологическим строением территории, так и с развитием карста и глубоким эрозионным расчленением.

1.4. Общая характеристика лесного фонда

В основу описания лесов положены действующие и архивные материалы лесоустройства и лесозономического обследования Архангельского, Холмогорского, Пинежского и Мезенского лесничеств Архангельской области, государственного природного заповедника «Пинежский», публикации ученых Пинежского заповедника, Северного (Арктического) федерального университета, Северного научно-исследовательского института лесного хозяйства.

В чем заключается уникальность лесов на Беломорско-Кулойском плато? Прежде всего, это один из немногих сохранившихся в малонарушенном виде обширный массив лесов площадью

свыше 1 млн га. Кроме того, произрастающие здесь леса, с одной стороны, типичны для северотаежных и притундровых лесов, с другой стороны, значительно отличаются от окружающих лесных массивов. Леса плато входят в зону притундровых лесов. По климатическим показателям это действительно так. Но, благодаря повышенному местоположению и геологическим особенностям, определяющим почвенные условия, леса на плато по продуктивности значительно превосходят типично притундровые.

Лесистость плато составляет 70%, и это более чем в 1,5 раза превышает лесистость притундровой подзоны тайги.

Практически все насаждения на плато имеют естественное происхождение. Площадь лесных культур всех возрастов составляет немногим более 10 тыс. га, или 0,8% от площади всех насаждений. Большая часть их создана на вырубках в юго-восточной части плато, небольшая часть – на гарях в верховьях р. Сояны.

«Портрет» среднестатистического древостоя на плато выглядит следующим образом: породный состав 5Е1С1ЛЗБ ед.Ос; возраст – 154 года; тип леса – черничник свежий; класс бонитета – IV,9; относительная полнота – 0,60; запас стволовой древесины в спелом возрасте на 1 га – 134 м³; текущее изменение запаса (прирост с исключением отпада) за один год – 0,2 м³/га; среднегодовое изменение запаса (средний прирост) – 0,9 м³/га. Видовой состав древостоев на плато типичен для малонарушенных северных лесов (табл. 1, 2).

Таблица 1

Характеристика лесов Беломорско-Кулойского плато

Насаждения	Удельный вес формаций, %	Средний возраст, лет	Средний класс бонитета	Относительная полнота	Средний запас спелости м ³ /га	Состав
Сосняки	14	142	IV,9	0,55	119	7С1Л1Е1Б+ед.Ос
Ельники	67	173	V	0,59	136	8Е2Б+Л,С ед.Ос
Лиственничники	3	222	III,8	0,57	181	5Л2Е1С2Б
Березняки	16	57	IV,4	0,70	101	8Б2Е+С,Л,Ос
Осинники		61	III,7	0,66	152	6Ос2Б2Е+С,Ол(с)
По всем формациям	70	154	IV,9	0,60	134	5Е1С1ЛЗБ ед.Ос

Таблица 2

Лесотипологическая структура лесов Беломорско-Кулойского плато

Насаждения	Лесотипологическая структура (%)			
	Лишайни- ковые	Зелено- мошные	Долгомош- ные	Сфагновые и травяно- болотные
Ельники		62	29	9
Сосняки	17	53	6	24
Лиственничники		98	2	
Березняки		79	16	5
Осинники	20	80		
По всем формациям	3	64	23	10

Благодаря обширным нетронутым массивам в северной и центральной части плато, еловые леса занимают 67%, или 2 из 3 га лесопокрытой площади.

Ельники. Еловые древостои на плато характеризуются выраженной разновозрастностью (ил. 2, цв. вкл.). По нормативам таксации в таких насаждениях средний возраст древостоя не что иное, как возраст преобладающего числа деревьев древостоя. Средний возраст еловых лесов на плато 173 года, но в большинстве еловых древостоев можно встретить и патриарха в возрасте свыше 300 лет, и совсем юные деревца, только что взошедшие из семян.

На 74% покрытой ельниками площади возраст древостоев превышает 160 лет, на 5% – старше 200 лет, среди них есть древостои в возрасте 260–280 лет. Древостои моложе 100 лет произрастают только на 3% площади.

Ель не просто доминирует среди современных лесов на плато: ее позиции усиливаются со временем. На суглинистых и даже супесчаных почвах ель нередко замещает сосну. Надо отметить, что это естественный процесс. В материалах лесоустройства зафиксировано преобладание ели на отдельных участках в сосняках черничниках свежих и влажных, долгомошниках и брусничниках. Даже после пожаров, когда еловый подрост погибает полностью, ель способна заселить территорию за счет обсеменения от сохранившихся в логах древостоев.

Большинство еловых древостоев характеризуется относительно простым породным составом, при котором доля сопутствующих пород не превышает трех единиц. Усредненный состав ель-

ников выглядит следующим образом: 7Е1Л2Б+С ед.Ос. Примесь лиственницы в составе ельников встречается преимущественно по краям карстовых воронок, на склонах логов и по берегам рек.

Продуктивность еловых лесов невысока – средний запас спелых и перестойных древостоев равен 136 м³/га. Однако, если в северной части плато на границе с тундрой он едва достигает 100 м³/га, то на юге в районе лесозаготовок он поднимается до 150–170 м³/га.

Средний класс бонитета еловых насаждений равен V,0. Для сравнения отметим, что для ельников северной подзоны тайги он равен IV,9. Ельники III класса бонитета для плато уникальны. На одну тысячу гектар приходится не более 5 га таких насаждений. Столь же редки насаждения и самого низкого класса Vб бонитета. На большей, всхолмленной, части плато обычны ельники V класса бонитета и только на водоразделах преобладают ельники Va класса бонитета.

В отличие от большей части северных лесов на плато преобладают ельники зеленомошной группы типов леса (62%). Удельный вес долгомошников вдвое меньше – 29%, и на долю заболоченных травяно-болотной и сфагновой групп приходится 9%. В западной части плато доля черничников снижается до 53%. Соответственно, более представлены долгомошные, травяно-болотные и сфагновые ельники.

Лесотипологическая структура ельников изменяется соответственно рельефу местности. При продвижении с севера на юг ландшафт приобретает более равнинный характер. Явное (65%) преобладание черничников свежих на севере снижается до едва заметного (51%) на юге. Соответственно, при следовании в том же направлении доля долгомошников увеличивается с 26 до 41%. Травяно-болотные и сфагновые ельники на плато встречаются редко.

Слабым поступлением к земной поверхности солнечной радиации объясняется невысокая полнота насаждений, ее средний уровень равняется 0,62. Соответственно, средний запас древесины в спелых насаждениях на 1 га невелик – 139 м³. Породный состав ельников 8Е2Б ед.С,Ос. Средний класс бонитета равен V.

Сосняки. Значительно уступая ели (14% лесопокрытой площади), второй по распространенности хвойной породой на плато является сосна. В отличие от еловых лесов, сосняки локализованы большей частью на песчаных террасах вдоль рек Кепины, Котуги, Сояны, Мегры, Охтомы, Ерны, Ручьи, Черной. На водоразде-

лах сосняки встречаются гораздо реже – в основном на периферии верховых болот. Средний возраст сосновых древостоев – 142 года.

Среди всех формаций преобладающих пород возрастной ряд сосняков отличается размахом от 5-летних до 300-летних насаждений и менее выраженным, чем у ели и лиственницы, пиком преобладания спелых и перестойных насаждений (ил. 2, цв. вкл.). В сосняках плато удельный вес спелых насаждений составляет 63%. Заметим: у ели 93%, у лиственницы – 94%. К тому же, в отличие от ельников, в сосняках (за исключением заболоченных), как правило, четко выделяются отдельные поколения сосен. Такое возрастное строение объясняется периодическими пожарами.

Благодаря биологическим особенностям (глубоко уходящей в землю корневой системе, толстой коре, высоко поднятой кроне и способности активным смоловыделением противостоять проникновению инфекции в раны), сосна сравнительно легко переживает низовые пожары. Даже 40–50-летние сосенки способны уцелеть при беглом пожаре. Тонкокорые ель и береза в большинстве своем погибают после повреждения огнем.

На свежих почвах и при неглубоком повреждении почвы на горях часто поселяется береза. На сухих почвах, особенно после сильного пожара, возобновление происходит сосной, но нередко с эффектом запаздывания из-за редких у сосны семенных годов и сильного, вплоть до «стерилизации», повреждения почвы [18].

В таежной зоне площади сосновых лесов неуклонно уменьшаются, и виной этому не только вырубки. Ель, как более молодая и пластичная порода, постепенно отвоевывает у сосны жизненное пространство. Только на горях и только при наличии достаточного количества созревших семян сосны можно ожидать успешного восстановления сосновых насаждений. Экологическая ниша сосны сокращается в сторону экстремальных, мало приемлемых для других пород условий произрастания. Если доля сосняков в лесах плато составляет 14%, то на сухих почвах в лишайниковых типах леса сосна господствует на 96% площади, а на другом полюсе – в бедных зольными элементами сфагновых типах леса – на 66%. Но все-таки на плато более половины сосновых древостоев произрастают в зеленомошной группе типов леса. Для сосняков ее составляют черничники (58%), брусничники – (41%) и кисличники (1%).

Широкий интервал лесорастительных условий и сложная возрастная структура должны учитываться при анализе средних

таксационных показателей. Для сосняков плато характерна полярность. С одной стороны, преобладают средневозрастные высокополнотные (0,8–0,9) сосняки черничные IV класса бонитета, с другой – также широко распространены спелые и перестойные низкополнотные (0,3–0,4) сфагновые сосняки Va класса бонитета.

Средний класс бонитета всех сосновых древостоев равен IV,9. Однако в преобладающей группе типов леса – зеленомошной он равен IV,2. Причем в кисличниках бонитет поднимается до III класса. Напротив, в сосняках сфагновых средний класс бонитета опускается до Va,1. Продуктивность сосняков лишайниковых оценивается IV,9 классом бонитета, сосняков долгомошных – V,1. Также и средний запас спелых насаждений (на 1 га – 119 м³) не соответствует наиболее распространенным древостоям. Средний запас спелых насаждений на 1 га в сосняках кисличных достигает 277 м³, в сосняках черничных – 169 м³, брусничных – 161 м³, в лишайниковых – 133 м³, а в сосняках сфагновых – только 50 м³.

Средний состав соснового древостоя на плато 7С1ПЕ1В+ед.Ос. На первый взгляд, небольшим, но на самом деле очень существенным отличием от смежных территорий является присутствие в составе лиственницы. Конечно, встречается она только в черничных и кисличных типах леса. На плато довольно редки чистые по составу сосновые насаждения. Даже в сосняках лишайниковых обычна примесь ели и березы до 10% по запасу. В сфагновых сосняках, как правило, присутствует ель (до 20%), а нередко и береза (до 10%).

С одной стороны, сложность состава отражает особенности всхолмленного рельефа, сложную мозаику условий произрастания, а с другой – обычное присутствие ели в лишайниковых и сфагновых местообитаниях соответствует климату притундровых лесов. Благодаря такому противоречивому сочетанию сосняки на плато непохожи на сосняки окружающих территорий. Их средняя характеристика не соответствует ни средней подзоне тайги, ни притундровой. И, конечно, главное их отличие и достоинство в сравнении с окружающими лесами то, что длительное время они развиваются естественным путем. Приисковые рубки в корабельных рощах, местное поморское кораблестроение, рубка леса на дрова для солеварения не привели к непоправимому нарушению природных сообществ.

Среди сосняков преобладают насаждения моложе 100 лет. Более половины (57%) их возникло на гарях конца 1930-х годов. Пре-

обладание средневозрастных древостоев наблюдается во всех группах типов леса, за исключением травяно-болотной и сфагну-вой. Однако и в сфагну-вой группе типов леса, и в травяно-болот-ной также высок удельный вес средневозрастных древостоев, со-ответственно 27 и 32%. Пирогенное омоложение сосняков в общем природный процесс, так как лес восстанавливается без участия человека. Поэтому и молодняки, и средневозрастные сосняки на плато, наряду с высоковозрастными насаждениями, относятся к малонарушенным лесам. На 66% площади лишайниковых со-сняков преобладают спелые и перестойные насаждения, точнее, в этих насаждениях преобладают высоковозрастные деревья, пе-ренесшие пожары.

В долине р. Сояны сосна является основной лесообразующей породой. Легкий механический состав почвообразующих пород обусловил формирование здесь продуктивных почв, на которых формируются насаждения IV–V классов бонитета. На песчаных террасах вдоль реки обычны сосняки брусничные (42%), лишай-никовые (22%) и черничные (31%). На долю заболоченных типов леса приходится всего 1,5%. Только в долине на склонах холмов можно встретить сосняки-кисличники. Класс бонитета насажде-ний колеблется от III в кисличниках, до Va в сфагновых древосто-ях. По сравнению с окружающими лесами продуктивность сосня-ков в долине р. Сояны наиболее высокая, средний класс бонитета сосновых насаждений равен IV,5. Отличительной чертой сосновых лесов в долине является относительно равномерное присутствие всех возрастных групп: молодняков, средневозрастных и спелых насаждений. Омоложение древостоев не является следствием руб-бок, которые велись в очень ограниченном объеме. Другое дело – пожары, и, вероятно, причиной их возникновения послужили не только природные условия, но и неосторожность людей. Река Соя-на служит транспортной артерией для охотников и рыбаков. В це-лом можно отметить, что сосновые леса в долине Сояны разноо-бразны по лесотипологической и возрастной структуре, у них бо-лее сложный состав с включением лиственницы и осины.

Территория к югу от долины отличается от северной части при-поднятым, но более ровным характером. Она в меньшей степени изрезана долинами рек. Здесь преобладают сосняки-черничники. Крайние условия произрастания по сравнению с северной частью выражены гораздо слабее, доля сфагновых сосняков снижена с 45 до 35%, а лишайниковых с 13 до 3%. Соответственно здесь более

распространены сосняки зеленомошной и долгомошной групп типов леса. Продуктивность сосновых насаждений в этой местности несколько выше, чем на низменной северной равнине.

На южной окраине плато естественная возрастная и лесотипологическая структура сосновых насаждений нарушена сплошными рубками. Преобладание сфагновых сосняков объясняется не только природными условиями, но и тем, что продуктивные сосновые насаждения большей частью вырублены и сменились производными мягколиственными лесами. Соответственно, снижены и показатели средней продуктивности.

Сосняков практически нет (всего 4%) на Беломорско-Кулойском уступе. Зато южнее вдоль рек Келды и Сотки они встречаются в 5 раз чаще. Сосновые насаждения, как правило, приурочены к песчаным отложениям речных долин. Не удивительно, что среди сосняков широко распространены лишайниковые и брусничные типы леса. В западной части ландшафта преобладающим (37%) типом леса является сосняк лишайниковый. Это тем более примечательно, что в сосновых лесах Архангельской области лишайниковый тип леса представлен всего 3%.

Вообще характеристика сосновых насаждений рассматриваемого ландшафта контрастно отличается от характеристики сосняков как в других ландшафтах плато, так и на окружающей плато равнине. В лесотипологической структуре доля заболоченных и избыточно увлажненных типов леса составляет всего 10%. Зато удельный вес сосняков зеленомошной группы типов леса составляет 65%. Наиболее полон лесотипологический ряд типов леса в восточной части ландшафта.

Лиственничники. Площадь древостоев с преобладанием лиственницы на плато составляет 34,4 тыс. га, или 2,6% от всей лесопокрытой площади. Столь малая величина рассматривается иначе, если вспомнить, что удельный вес лиственничников в лесах Архангельской области составляет всего 0,25%. На плато сосредоточены 65% лиственничных древостоев, и это, бесспорно, является его достопримечательностью.

Возрастная структура лиственничников плато характеризуется полным отсутствием молодых древостоев, редким участием средневозрастных и преобладанием высоковозрастных древостоев (ил. 2, цв. вкл.). Столь слабая представленность молодых лиственничников при постоянном снижении площади лиственничников как в Архангельском, так и Мезенском лесхозах свидетельству-

ет, что естественный потенциал восстановления лиственничников не компенсирует процесс естественного отпада. Неудовлетворительное естественное возобновление притундровых лиственничников европейской части России неоднократно подчеркивалось [19, 20]. Исследователи отмечали почти полное отсутствие лиственничного подроста под пологом, низкую всхожесть семян и редкие семенные годы.

Лиственница – одна из самых долгоживущих пород, но она практически не возобновляется под пологом леса. Исключительно светлюбивая и требовательная к почвенному плодородию, лиственница не выдерживает конкуренции с растущей елью. Формирование лиственничников естественным путем наиболее вероятно лишь после уничтожения пожаром подроста и напочвенного покрова, а также минерализации почвы. При этом сохранившиеся лиственницы сохраняют роль семенников [20].

Материалы лесоустройства подтверждают послепожарное происхождение средневозрастных лиственничников на плато. Они отличаются высокой для притундровых лесов полнотой – 0,8–0,9 и сложным составом, в котором доля лиственницы составляет не более 4–5 единиц. За лидерство в составе борется береза: доля в составе не уступает лиственнице. Кроме того, в качестве примеси (не более 10%) выступает сосна. Наиболее уверенно себя лиственница чувствует на выходах карбонатных пород, особенно на склонах карстовых образований – сухих логов, котловин и воронок. Возрастной ряд лиственничников имеет пилообразную форму. Однако с учетом точности глазомерной таксации (20 лет) возрастная структура лиственничников становится более упорядоченной. Большинство лиственничников (77%) имеет возраст в интервале от 180 до 280 лет. Моложе этой группы только 10% насаждений, старше – 13%.

Средние таксационные показатели дают представление о лиственничниках как о сложных по составу, достаточно производительных и долгоживущих насаждениях. Бонитет лиственничников (3,8) более чем на класс превышает бонитет ельников и сосняков, а запас спелой древесины на одном гектаре (181 м³/га) превосходит этот показатель для всех древостоев плато.

Насаждения лиственницы приурочены к районам с неглубоким залеганием карбонатных пород. На плато лиственница распространена обычно в долинах рек Сояны, Лаки, Кепины и Пачу-

ги. Здесь нередко можно встретить деревья высотой 25 м и более. В северной и западной части плато лиственница крайне редка.

В отличие от других пород лиственница крайне редко образует чистые насаждения. В подавляющем большинстве случаев преобладание лиственницы в составе выражается очень слабо. Средний состав лиственничных древостоев на плато выражается формулой 5Л2Е1С2Б.

Лиственничников с долей лиственницы в составе 8 единиц и более насчитывается не более 5% от их общей площади. В большинстве случаев это двухъярусные древостои с выраженным преобладанием лиственницы в первом низкополотном ярусе и довольно густым вторым ярусом из ели и березы.

Лиственница чаще всего встречается как составляющая порода в смешанных по составу и сложных по строению древостоях (табл. 3).

Таблица 3

Участие лиственницы в составе древостоев

Общая площадь насаждений с наличием лиственницы, тыс. га	В том числе с долей участия в составе, единиц										
	+	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
450	90	115	120	70	25	20	5	4	0,5	0,5	0

Березняки. Береза широко распространена в лесах плато. Березовые леса разнообразны по своему происхождению. На севере плато вдоль берега Белого моря протянулись узкие рощи березовых криволесий. В центральной части плато березняки всех возрастов, как правило, послепожарного происхождения. В южной части плато березовые молодняки возникли на месте сплошных рубок. Также по всему плато встречаются сфагновые и травяно-болотные березняки по окрайкам болот.

Общая площадь березовых насаждений на плато составляет 210 тыс. га. Из них 52 тыс. га, или 25%, выросли на сплошных вырубках, 148 тыс. га облесили гари разных лет, 9 тыс. га – заболоченные березняки и менее 1 тыс. га – березовые криволесья.

Спектр лесорастительных условий, освоенных березняками, велик. Они встречаются во всех типах леса, даже в лишайниковых и сфагновых. Интересно, что на гаях 1935–1938 гг. восточнее р. Золотицы встречаются березняки, выросшие на прогоревших до минерального горизонта болотах или на месте сфагновых сосня-

ков. Однако большая часть березняков произрастает в зеленомошной группе типов леса (79%), значительно реже они встречаются среди долгомошников (16%) и совсем редко – среди сфагновых насаждений.

Лесорастительные условия гарей и вырубок более подходят листовым породам, нежели хвойным. Сукцессионные процессы на севере проходят медленно, и лидирующая роль березы сохраняется длительное время. Среди березняков на плато встречаются насаждения в возрасте 180 лет, но все же 75% березовых древостоев имеют возраст менее 80 лет.

В отличие от более южных районов, вызревание семян здесь происходит не каждый год. По данным лесоустройства 1990 года, средний возраст березняков, выросших на гарях конца 30-х годов, составлял 39 лет, то есть на 20 лет меньше календарного периода, прошедшего после пожара. Формирование молодняков продолжалось долго. Почти полная гибель древостоя исключила вегетативное размножение, а занос семян был нерегулярный и не обильный. На пожарищах сформировались разновозрастные березняки, в которых рядом с первопоселенцами 60–70 лет растут 30–50-летние деревья.

Однако у хвойных пород семенные годы наблюдаются еще реже. Поэтому послепожарные березняки обычно содержат не более 20% примеси ели и сосны. На побережье березняки имеют формулу 10Б. Среднестатистический состав березняков богаче – 7Б2Е1Ос+С ед.Ол(с). В заболоченных травяно-болотных березняках обычно значительное участие в составе ели.

В целом можно отметить, что березняки на плато по своей природе больше соответствуют притундровым березнякам, нежели северотаежным, об этом свидетельствует и возрастная структура и наличие березняков в лишайниковой группе типов леса, низкий класс бонитета и низкие относительные полноты (0,5–0,6) в спелом возрасте. Довольно низкий класс бонитета объясняется тем, что после пожара береза заселила даже малоподходящие для нее места. Крайние проявления: береза в лишайниковых (0,7%) и сфагновых (2,7%) типах леса. По сравнению с другими ландшафтами, велик удельный вес березняков долгомошников – 28%. Соответственно, удельный вес сравнительно продуктивных черничников меньше, чем в других типах лесов Беломорско-Кулойского плато, – 61%.

Среди сфагновых березняков выделяются насаждения, сформировавшиеся, по всей видимости, на прогоревших слоях торфа небольших болот. Их внешний вид неказист, продуктивность на уровне Va класса бонитета, но полнота древостоя 0,5–0,6 уже не позволяет отнести их к нелесным землям.

Возрастная структура березняков интересна отражением пожаров 1935–1938, 1960, 1972–1973 годов. Лесотипологическая структура березняков отличается стабильностью. Самым распространенным типом леса является черничник свежий.

Березовые леса в основном выросли на месте сильных пожаров, возникающих не только от антропогенных, но и от природных причин. На Беломорско-Кулойском плато обычны сухие грозы. В наиболее удаленной от населенных пунктов северо-восточной части плато средний возраст березняков составляет 101 год. В этом районе около 4,5 тыс. га березняков перешагнули 150-летний рубеж, избежав восстановления коренной породы – обычно ели, реже сосны. Для таких насаждений характерна низкая полнота первого яруса 0,5–0,6. Второй же ярус в условиях дефицита солнечной радиации развивается далеко не всегда. На юго-востоке плато преобладают березняки в возрасте 35–50 лет. Часть из них возникла на гарях 1960–1961 гг., часть на послевоенных вырубках.

Вследствие обильного плодоношения береза первой заселяет самые разнообразные условия произрастания. Так, на юго-западе береза произрастает даже в лишайниковых типах леса. Однако к коренным березнякам можно отнести только березняки в травяно-болотных типах леса. Во всех остальных условиях произрастания это длительно производные леса. По изменению средней полноты с возрастом можно проследить формирование высокополнотного лиственного насаждения и его распад.

В орографическом смысле приморская низменность не относится к плато. Однако, если под Беломорско-Кулойским плато понимать не возвышенность, а доминанту обширной территории, простирающейся от долины реки Кулой на востоке до морского побережья на севере и западе, то описание приморской низменности становится необходимым. Березняки на приморской низменности отличаются не только от березовых лесов в других типах ландшафтов. По крайней мере, половина из 12 тыс. га березняков относится не к производным, а к коренным типам леса. Это березняки сфагновые и травяно-болотные по заболоченным

долинам рек и окрайкам болот, а также березовые криволесья вдоль берега моря. Самым распространенным типом леса является черничник (45%), но общая доля заболоченных и избыточно увлажненных типов леса составляет 52%. Большая часть спелых березняков сосредоточена именно в заболоченных типах леса, и, соответственно, средние показатели продуктивности насаждений очень низкие: класс бонитета – 5,3, а средний запас спелых и перестойных насаждений – 48 м³/га.

При площади контура в 213 тыс. га покрытые лесом земли составляют 102 тыс. га, то есть лесистость территории составляет 48%. Большая часть ландшафта представлена нелесными землями – болотами (49%) и водами (3%).

Осинники. Осинники очень редки на Беломорско-Кулойском плато. В среднем, на 1 тыс. га покрытой лесом площади можно встретить только 1,4 га осинников. В составе древостоев осина не столь редка, но доля ее редко превышает 2%. Общая площадь осинников составляет 1340 га. Подобно березнякам, большинство осинников выросло на гарях. Только в южной части плато можно встретить осину, выросшую на вырубках. Осинники обычны на месте заброшенных поселений, но их площадь также невелика. Интересно, что осинники часто являются индикатором давней антропогенной нарушенности лесов. Требовательная к почвенному плодородию осина в притундровых лесах находит для себя приемлемые условия только на улучшенных человеком почвах – на старых пашнях, сенокосах и пастбищах. Средний класс бонитета осинников III,6.

Самым старым осинникам 110 лет, а средний возраст осиновых насаждений – 93 года. Осиновые насаждения выделяются самой высокой продуктивностью из всех древесных пород. Средний запас спелых и перестойных насаждений составляет 186 м³/га.

Осина любит плодородные почвы, 80% древостоев с ее преобладанием относятся к черничникам свежим, кисличникам и логам. Но из всякого правила бывают исключения. Так, обладая колоссальными способностями к семенному и вегетативному происхождению, осина заселила в районе Кепино (верховья р. Сояны) гари, где на протяжении двадцати лет в полностью прогоревшей почве, в лишенном органике песке не могла восстановиться ни одна из древесных пород. Конечно появление осины в лишайниковых и мохово-лишайниковых типах леса носит временный характер, но отраднo и то, что создаются предпосылки формирования лесной среды и восстановления коренной породы.

Возрастной ряд осиновых древостоев характеризуется двумя выраженными пиками. Один из них сформирован осинниками, выросшими на гарях 100-летней давности, второй – упомянутым выше осиновым молодняком на кепинских гарях. Старовозрастные осинники на плато характеризуются сложным составом – 4ОсЗБЗЕ, низкой полнотой (0,5) и, соответственно, невысоким запасом – 152 м³/га. Притундровые осинники практически не изучены, но надо полагать, что они представляют немалый интерес в плане оценки биоразнообразия.

Антропогенная нарушенность лесов. Труднодоступность и малообжитость предохранили леса на севере Беломорско-Кулойского плато от масштабных рубок. Рубки леса велись для обеспечения повседневных нужд в дровах и деловой древесине.

Известно, что в 1491 году в д. Куя были устроены солеварни Соловецкого монастыря. Соль добывали выпариванием из морской воды. На один полный цикл варки расходовалось около 80 м³ древесины. В XVII в. солеварня закрылась, но топор застучал по берегам больших и малых рек для удовлетворения потребностей судостроительных верфей в древесине лиственницы и сосны.

Приисковые рубки к началу XIX в. истощили леса по берегам рек Кулоя и Сояны, и рубщикам леса пришлось постепенно осваивать удаленные массивы. Судя по следам рубок – поросших мхом пням, полосам молодняка и разросшихся кустарников среди спелого леса (это бывшие волока, по которым заготовленные сортаменты доставлялись на берег реки), артели лесозаготовителей поднимались вверх по рекам более чем на 100 км. Подневольно-выборочный характер рубки сохранялся до середины XX в.: вырубались не те деревья, которые в силу старости или болезни теряли экономическую ценность и препятствовали формированию высокопродуктивного древостоя, а те, которые можно было использовать.

Некоторые сведения об объемах заготовок в Кулойском лесничестве приведены в лесостроительном отчете 1929 года. Здесь надо пояснить, что в то время Кулойское лесничество состояло из четырех дач: Кепинской, Соянской, Немнюжской и Кулойской.

В отчете 1929 года содержится описание этих рубок: «Бревна пиловочные заготавливаются исключительно из хвойных пород. Минимальный размер пиловочного бревна по толщине определяется в 18 см в верхнем отрубе. Длинной бревна заготавливаются от

4,3 м до 8,5 м». По данным годовых отчетов лесничества в период с 1924 по 1926 годы заготовленные бревна, за редким исключением, имели длину 7,1 м, диаметр в верхнем отрубе у сосны и лиственницы 22–27 см, ели 24–29 см. Для заготовки сортиментов таких размеров подбирались деревья с диаметром на высоте груди 32–44 см, высотой 20–25 м. Как правило, с одного дерева заготавливалось одно бревно длиной 7,3 м (так называемый припуск на оторцовку составлял около 16 см). Вершинная и нижняя закомелистая часть ствола не использовались. Объем «отходов» составлял 40–60% от запаса срубленного дерева. Очень небольшая его часть (1–2%) шла на сплочный материал, остальное же оставлялось на перегнивание.

В среднем за год в довоенное время (1912–1914 гг.) в лесах лесничества заготавливалось 29,5 тыс. бревен сосны, 2 тыс. бревен ели и 2,4 тыс. бревен лиственницы. Средний диаметр заготавливаемых бревен составил 27,5 см. Примечательно, что удельный вес лиственницы в общем количестве бревен в 1914 году составил 10%. Ни фаутовых, ни вершинных бревен не допускалось. Рубка на прииск, при которой вырубались лучшие деревья, закономерно привела к ухудшению состояния лесов. Среди заготовленных в 1927–1928 гг. бревен насчитывалось уже 18% фаутовых. При этом средний диаметр заготовленных бревен снизился до 25–26 см, а лиственничные сортименты стали редкостью (табл. 4).

Таблица 4

Заготовка древесины в Кулойском лесничестве

Годы заготовки	Количество бревен, тыс. шт.				Средний объем бревна	Количество шпал
	Сосна	Лиственница	Ель	Итого		
1912	28,5	1,7	3,2	33,4	0,525	
1913	34,9	2,3	1,6	38,8	0,570	2,0
1914	25,0	3,0	1,2	29,2	0,574	1,2
1924–1925	12,7	0,8	0,2	13,7	0,515	0,6
1925–1926	42,5	1,1	1,7	45,3	0,480	17,3
1926–1927	30,5	0,6	0,1	31,2	0,472	39,1
1927–1928	62,4	3,4	10,3	76,1	0,510	9,0
1928–1929	Нет данных			105,0	0,460	10,1

Интересно привести из того же отчета историческое описание лесозаготовок: «Период лесных заготовок начинается примерно с конца ноября или с декабря месяца, в зависимости от времени наступления осенних заморозков; рубка леса производится одновременно с вывозкой его на катища, в силу чего и заготовки начинаются лишь когда установится санный путь. Заканчивается лесозаготовительный сезон в марте, в начале апреля, когда прекращается и возка леса вследствие наступающей распутицы, так что общая продолжительность работ по заготовке колеблется от 3,5 до 4-х месяцев <...> Места лесоразработок в лесничестве отстоят в значительных расстояниях от населенных пунктов, в силу чего рабочие на лесозаготовках бывают принуждены жить в лесу в течение всего сезона. Постройка изб возложена на лесозаготовителя... Заготовка лесоматериалов производится обычным способом при помощи топора и поперечной пилы. Механические способы разработки леса на заготовках не применялись... При том соотношении сортиментов и древесных пород, которые намечены к отпуску по Кулойскому лесничеству, дневную нагрузку лесоруба, в среднем можно считать 2,6 кбм».

В начале прошлого века запас заготовленных бревен в Кулойском лесничестве составлял 30–40 тыс. м³ и вырубалось для этого около 50 тыс. м³ леса. В 1928 году объем лесозаготовок вырос почти в два раза, и тем не менее, в переводе на всю лесную площадь интенсивность лесозаготовок оценивалась всего в 0,07 м³/га, при расчетах лесоустройства 1912 года – 0,12 м³/га. Планами лесоустройства 1929 году предусматривалось поднять его до 0,84 м³/га. При этом сохранялся выборочный, с повторением через 40 лет, характер рубок.

Однако, по установкам комиссии Крайкома ВКП (б), объем заготовок должен был увеличиться в Северном крае до 65 млн м³ и, соответственно, в Кулойском лесничестве следовало поднять интенсивность лесопользования до 1,4 м³/га. Правда, при этом, и авторы лесоустроительного отчета подчеркивают это, никакого нормального (неистощительного) лесопользования быть не может. Серьезным препятствием для этого служили, как мы уже об этом говорили, отсутствие дорог и малообжитость. В 1929 году в пределах лесничества «находилось всего 14 населенных пунктов, из них 6 селений, 5 выселков и 3 колхоза. Последние образованы в 1929 году переселенцами из других мест. Общее число жителей во всех селениях составляло 1747 человек. С учетом расположенных вблизи границ лесничества населенных пунктов с общим числом жи-

телей 1813 человек плотность населения в районе лесничества составляет 0,4 чел. на 1 км²) (л.у. отчет, 1929 год). В начале 30-х годов предпринимались попытки колонизации края созданием поселений из вынужденных переселенцев на реках Кулое, Сояне и Лаке. Однако высокая смертность и несоизмеримость затрат на создание инфраструктуры с мостами, дорогами, обустройством не дали осуществиться планам «полного освоения лесных массивов Кулойского лесничества». От поселений остались руины барачных, а гужевые дороги заросли лесом. Подразделения Кулойского исправительно-трудового лагеря в д. Красный Бор в командировках по рекам Сотке, Келде, Полте заготавливали лес с 1937 по 1942 годы.

Интерес к мезенским лесам, как источнику древесины, возобновился в 50-е годы прошлого века. ГУЛЛП МВД СССР в 1951–1952 гг. провел изыскания лесосырьевых массивов на территории Мезенского лесхоза, и в частности в Кулойском лесничестве, однако, так и не решился приступить к их освоению. А в 1959 году все леса Мезенского района Постановлением СМ РСФСР были отнесены к климатозащитным и вошли в I группу лесов. Рубки леса интенсифицировались в 1960–1980-х гг. Условно-сплошными и сплошными рубками вырублены леса в южной части плато. Со строительством горно-обогачительных комбинатов на месторождениях алмазов в Архангельском и Мезенском лесничествах у лесозаготовителей появился доступ на северо-восток плато. Круглогодичная автомобильная дорога Архангельск–Мезень подняла интерес лесопользователей к заготовке леса в Мезенском лесничестве.

В настоящее время в Архангельском лесничестве в северной части плато рубки в объеме 7 тыс. м³ ведет ООО «Тайга-3», в Мезенском лесничестве – семь мелких лесопользователей с суммарным объемом ежегодной заготовки 22 тыс. м³ в год.

Глава 2 ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНЫХ ТИПОВ ЭКОСИСТЕМ НА КЛЮЧЕВЫХ УЧАСТКАХ

2.1. Материалы и методы исследований

Геоботаническое обследование было проведено на территории четырех ключевых участков (ил. 3, цв. вкл.). Три из них – Кепинский, Котужский, Летопальский – расположены в центральной части Беломорско-Кулойского плато. Четвертым ключевым участком была территория Пинежского государственного заповедника, который находится на юго-востоке плато.

Кепинский ключевой участок включает в себя бассейны рек Падуна, Ерны, Кепины и Пачуги, а также окрестности озер Верхнего Ернозера, Нижнего Ернозера, Суксомы и Нижнего Пачозера. Он характеризуется возвышенным расположением (преобладают абсолютные высоты 100–180 м) и относительно малой мощностью четвертичных отложений, перекрывающих известняки и гипсы. Рельеф сильно расчленен, долины рек глубоко врезаны (минимальные абсолютные высотные отметки рельефа 55–60 м), часто встречаются карстовые лога и воронки. Заболоченность низкая, болота приурочены к днищам карстовых логов и расширениям речных долин (ил. 4, цв. вкл.). В растительном покрове преобладают еловые и сосновые леса с участием лиственницы.

К территории Котужского ключевого участка отнесены верхнее и среднее течение р. Сояны, бассейн р. Котуги, район слияния рек Большой и Малой Турьи, окрестности озер Турецкого, Шепетовского, Боровского и Оленного. Участок характеризуется небольшими абсолютными высотами (не более 100 м), значительной мощностью четвертичных песчаных отложений, относительно слабой дренированностью и, в связи с этим, широким распространением массивов заболоченных лесов и болот, которые формируют крупные системы (ил. 5, цв. вкл.), а также сосновых лесов.

Летопальский участок включает в себя бассейны рек Ерюги, Большой и Малой Летопалы, а также междуречье в крутом изгибе

русла р. Сояны (ниже станции Кучема). Этот участок, примыкает к восточному уступу Беломорско-Кулойского плато, характеризуется возвышенным расположением (преобладающие абсолютные высоты 100–150 м), значительной дренированностью территории и широким распространением карстовых форм рельефа. Между-речья заняты преимущественно елово-березовыми зеленомошными лесами с разреженным древостоем (ил. 6, цв. вкл.).

В Пинежском заповеднике абсолютные отметки рельефа варьируют от 20 до 180 м. Такая амплитуда обусловлена карстовыми процессами, происходящими в подстилающих палеозойских породах – гипсах, ангидритах и доломитах. Сверху эти породы на значительной части территории перекрыты двучленными четвертичными отложениями – суглинистой мореной последней стадии Валдайского оледенения мощностью до нескольких десятков метров и маломощным (до 50 см) слоем супеси, реже песка, поверх нее. На аккумулятивных участках рельефа морена перекрыта сверху делювием. Вследствие такого строения почвообразующих пород, почвы на большинстве водораздельных поверхностей заповедника представляют собой двучлен [15]. Изредка встречаются песчаные гривы, по всей видимости, флювиогляциального происхождения (озы). Растительный покров водораздельных поверхностей включает еловые и елово-сосновые леса, верховые болота. На террасах речных долин произрастают елово-сосновые леса с участием лиственницы.

На трех участках в центральной части плато полевые исследования проводили в 2008–2014 гг. В работах принимали участие Е.Ю. Чуракова, О.В. Сидорова, В.Н. Мамонтов, Т.Ю. Браславская, С.А. Кутенков, Е.В. Кочерина, студенты САФУ К.А. Гармаш, А.А. Пантелеев, А.В. Цедилин. Были обследованы лесные и болотные сообщества, а также луга и пустоши в карстовых логах.

В пределах Пинежского заповедника основной объем работ был выполнен С.Ю. Поповым и Л.В. Пучниной в 2006–2014 гг. при участии студентов И.В. Ланчикова (МПГУ), А.В. Лопатина (МГУЛ), Н.Г. Беляевой (ЦЭПЛ). В настоящую монографию включены только материалы исследований лесных сообществ.

Методы изучения лесной растительности. Геоботанические описания лесных сообществ выполняли с использованием стандартных методов [21], описание на площади 100 м² включало общие характеристики всех ярусов сообщества (древостоя, под-

роста с подлеском, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового) и списки их видового состава с оценками участия видов, а также списки видового состава внеярусной растительности (эпифитной и эпиксильной). Участие видов в сообществах оценивали по балловой шкале Браун-Бланке: балл + – проективное покрытие менее 1%, 1 – от 1 до 5%, 2 – от 6 до 25%, 3 – от 26 до 50%, 4 – от 51 до 75%, 5 – более 75%. В ходе исследований Кепинского, Котужского и Летопальского ключевых участков для древостоя указывали формулу состава по числу стволов, ярусную структуру, средние (из нескольких измерений) значения высоты и диаметра ствола у всех лесообразующих видов. Для выяснения строения почвенного профиля в сообществах фоновых типов описывали почвенные разрезы или (на Котужском участке) использовали почвенный бур. На территории Пинежского заповедника в большинстве случаев вместе с геоботаническим описанием выполняли почвенный разрез глубиной до 1 м, а для характеристики древостоя дополнительно оценивали таксационные показатели [22]: формулу состава по запасу, возраст и высоту древостоя (определенные инструментально для модельного дерева при помощи оптического высотомера и возрастного бура).

Сосудистые растения и наиболее распространенные виды мхов и лишайников были определены авторами геоботанических описаний с использованием стандартных определителей [23–26]. Сборы мхов из Пинежского заповедника были определены С.Ю. Поповым с консультациями В.Э. Федосова и М.С. Игнатова, а с ключевых участков вне заповедника – Е.Ю. Чураковой; при определении пользовались стандартными руководствами [27, 28]. Названия таксонов в тексте даны по сводкам [29–31]. Определение почв и типов гумуса производилось по соответствующим руководствам [32, 33]. Для хранения и анализа геоботанических описаний, сделанных вне заповедника, использовались таблицы Excel, а для описаний с территории заповедника – базу данных FORDIV [34].

Классификационная обработка геоботанических описаний лесов была проведена на основе флористических и эколого-ценотических принципов, использованных Д.Н. Сабуровым [35] и Л.Б. Заугольной [36]. Выделенные синтаксоны низших уровней (ассоциации, группы типов леса – см. ниже) тщательно сопоставлены с различными ранее опубликованными классификациями северотаежных лесов.

Классификация лесов Пинежского заповедника (364 описания) проведена С.Ю. Поповым с применением методов многомерной статистики и ординации [37]. Ординация сообществ проводилась методом неметрического шкалирования (NMS) в пакете PC-ORD 4.0 [38]. По ее результатам описания были распределены по классам ассоциаций (выделены по доминирующей биоэкологической группе видов и аналогичны циклам лесов у Д.Н. Сабурова [35]), группам ассоциаций (выделены по доминирующей экологической группе видов и аналогичны сериям ассоциаций – там же) и ассоциациям (выделены по доминантам древостоя). Проверка достоверности выделения ассоциаций и групп ассоциаций проводилась с помощью дискриминантного анализа [37]. В характеристику ассоциаций были включены константность и среднее покрытие видов, а также рассчитанный с использованием шкал Д.Н. Цыганова [39] диапазон оценок сообществ в пространстве экологических факторов и спектр эколого-ценотических групп (с учетом видов всех ярусов) [40]. Ассоциации из разных групп и классов, сходные между собой по доминантам древостоя, рассматривались как относящиеся к одной лесной формации.

Классификация лесов Кепинского, Котужского и Летоपालского участков (всего 202 описания) проведена Т.Ю. Браславской методами табличной обработки описаний. На первом этапе описания были сгруппированы в секции и подсекции, предложенные Л.Б. Заугольной [36]; критериями для группирования служили наличие/отсутствие дифференцирующих видов преимущественно в травяно-кустарничковом и мохово-лишайниковом ярусах и сходство/различие спектров эколого-ценотических групп [36, 40] в составе этих же ярусов. Выделенные подсекции сопоставимы по эколого-ценотической структуре и флористическому составу нижних ярусов сообществ с циклами лесов Д.Н. Сабурова [35] (классами – см. в разделе 2.5) или же с отдельными сериями ассоциаций в составе циклов. На втором этапе обработки внутри подсекций были выделены по признакам видового состава и доминантной структуры древостоев категории более низкого уровня – группы типов леса [36]. При их выделении был принят широкий объем и допускалась неоднородность по составу древостоя, что было обусловлено небольшим числом анализируемых описаний и наблюдаемым континуальным варьированием доминантной структуры древостоев (вследствие дигрессий и демутиаций). Группы типов леса, описанные в центре Беломорско-Кулойского плато (см. раз-

дела 2.2.1, 2.3.1 и 2.4.1), в ряде случаев соответствуют выделенным для Пинежского заповедника (см. раздел 2.5) группам ассоциаций из разных формаций, а в ряде случаев имеют еще больший объем. Такая система единиц лесной растительности имеет предварительный характер и нуждается в ревизии по мере появления новых данных, но обладает и преимуществом, поскольку позволяет обсудить соотношение флористического разнообразия лесных сообществ не только с их экотопической приуроченностью, но и с сукцессионной динамикой.

Изучение растительности болот. На этапе планирования работ использовали цветные аэрофотоснимки и космоснимки Landsat 8 разрешением 30 метров на пиксель. Дешифрирование снимков проводили в программе ArcGIS10 и предварительно намечали по ним маршруты и места закладки временных пробных площадей. В ходе полевых исследований геоботанические описания выполняли на однородных участках по стандартной методике [41]. Размер пробных площадей составлял 400 м² в случае ровного микрорельефа, в случае неровного – описания составляли на его отдельных элементах в пределах однородных контуров растительности. Исследования в Кепинском и Летопальском ключевых участках были проведены маршрутным методом и носили преимущественно рекогносцировочный характер. Всего выполнено 270 геоботанических описаний растительности. Их обработка проведена С.А. Кутенковым.

На Котужском участке при обследовании маршрутным методом крупной болотной системы Котуга проводили детальное описание растительных сообществ и строения торфяной залежи под ними; всего на территории этой болотной системы было выполнено 220 геоботанических описаний. Для исследования строения залежи в 11 пунктах в пределах болотной системы Котуга был проведен послыйный отбор образцов торфа при помощи торфяного бура Инсторфа. В большинстве случаев он проводился методом параллельного бурения мочажины и гряды в пределах одного и того же грядово-мочажинного комплекса: на одном из элементов охватывали всю глубину залежи до достижения минерального дна болота, а на другом – верхние слои залежи до достижения гомологичных с соседней скважиной слоев. Отобрано 252 образца торфа из 18 скважин. Исследование ботанического состава торфа было проведено Н.В. Стойкиной, сотрудницей лаборатории болотоведения Института биологии Карельского НЦ РАН. 4 образца (ЛУ-7123 – ЛУ-7126) продатированы радиоуглеродным методом

в лаборатории палеогеографии и геохронологии четвертичного периода факультета географии и геоэкологии СПбГУ (руководитель проф. Х. А. Арсланов), значения календарного возраста получены с использованием калибровочной программы «CalPal» (авторы В. Weninger, О. Joris, U. Danzeglocke, Кельнский университет, 2006 г., www.calpal.de).

Изучение растительности луговых сообществ и лишайниковых пустошей. Исследования растительности карстовых логов имели в основном рекогносцировочный характер. В общей сложности в период с 2010 по 2015 годы в пределах Кепинского ключевого участка было сделано 37, а Летопальского – 15 описаний сообществ лугов и пустошей. На территории Котужского участка лога заболочены, поэтому описаний лугов и пустошей очень мало, в анализ их не включали. Описания выполняли по стандартной методике [41] на пробных площадях 400 м², регистрируя высоту ярусов растительных сообществ, их общее проективное покрытие, а также покрытие отдельных видов. Анализ описаний проведен О.В. Сидоровой. Названия сообществам давали по доминирующим видам или группам видов.

2.2. Растительность Кепинского ключевого участка (западная часть Беломорско-Кулойского плато)

2.2.1. Леса

Кепинский ключевой участок – это крайний запад Западно-Кулойского геоботанического района, выделенного А.М. Леонтьевым [41]. В цитируемой публикации растительность данной территории охарактеризована менее подробно, чем граничащих с ней на западе Двинско-Золотицкого района или на востоке Западно-Кулойского района. Наши исследования восполняют этот многолетний пробел в геоботанической изученности Беломорско-Кулойского плато (БКП).

Кепинский ключевой участок по ландшафтным условиям типичен для БКП: он характеризуется возвышенным расположением, малой мощностью осадочных четвертичных отложений над известняками и гипсами, глубоким эрозионным расчленением мезорельефа и очень широким распространением карстовых процессов. В литературе описано, что на таежных территориях с таким

сочетанием ландшафтных условий большие площади покрыты лиственничными лесами [35, 41, 42, 43, 45]; показана положительная связь *Larix sibirica* с почвами, сформировавшимися на породах, обогащенных кальцием [46]. В лесах Кепинского участка лиственница часто присутствует, но обычно не господствует, эту территорию обозначают на картах растительности как область распространения северотаежных еловых лесов [47, 48].

При обсуждении позиций лиственницы в лесном покрове необходимо учитывать, что этот лесообразователь не только кальцефил, но и пионерный светолюбивый эрозиофил [45], и леса с его участием формируются на месте обширных открытых пространств с обнаженным грунтом. Для *Pinus sylvestris* – другого пионерного светлохвойного лесообразователя (индифферентного к содержанию кальция в почвах [46]) – господство в таежных лесах это во многих случаях следствие пожаров, как раз и создающих такие пространства и/или вытесняющих из лесов ель [41, 42, 49, 50]. Сведения о связи между пожарами и формированием лесов с участием *Larix sibirica* тоже приводятся в литературе [42, 43, 51]. На территории БКП на протяжении последних столетий пожары неоднократно случались и сильно повлияли на лесной покров [41]. Его современное флористическое и ценотическое разнообразие необходимо оценивать под этим углом зрения.

Выделенные в Кепинском участке группы типов леса охарактеризованы ниже в тексте; изложение построено с учетом распределения лесов в ландшафте: сначала о лесах, произрастающих на междуречьях на разных местоположениях, затем в речных долинах, далее в поймах рек и на берегах озер. Наиболее подробно изученные (на большом числе описаний) группы типов леса представлены в табл. 5. В нее были включены только константные (не менее II класса хотя бы в одной группе описаний) виды растений и лишайников, а также наиболее экологически и фитоценотически информативные. К числу последних отнесены диагностические виды описанных в литературе синтаксонов лесной растительности, стенотопные виды – индикаторы специфических условий (в том числе обсуждаемых в литературе стадий постпирогенных сукцессий), а также охраняемые в Архангельской области виды (названия выделены жирным шрифтом).

Чтобы отобразить эколого-ценотическую структуру лесной растительности, отобранные для включения в табл. 5, виды

кустарничков, трав, мхов и лишайников ранжированы в ней в соответствии с их распределением по биоэкогруппам, описанным в монографии Д.Н. Сабурова [35]. Эти группы были разработаны специально для карстовых территорий северной тайги, поэтому мы считаем их наиболее подходящими для иллюстрации экологических закономерностей, свойственных району исследований.

В центральных (приводораздельных) частях междуречий БКП достаточно велика мощность толщи суглинистых четвертичных отложений, которые замедляют дренаж и предотвращают карстовые процессы; эрозионные процессы тоже слабо выражены на таких ландшафтных местоположениях. В этих условиях на небольших местных поднятиях (моренных грядах) произрастают березово-еловые кустарничково-зеленомошные леса. Их подробная характеристика приведена в разделе 2.2.2, поскольку они были описаны преимущественно в Котужском ключевом участке, где занимают наибольшие площади. В межгрядовых ложбинах на центральных частях междуречий произрастают заболоченные леса, отнесенные к группе типов кустарничково-сфагновых березово-еловых с участием в древостое светлохвойных лесообразователей (в Кепинском участке это – сосна и лиственница).

Таблица 5

Дифференциация групп типов леса Кепинского ключевого участка по флористическому составу и эколого-ценотической структуре

Номер группы типов	1	2	3	4	5	6	7	8	
Число описаний	14	12	12	10	5	7	6	21	
Сомкнутость яруса А	0,5	0,4	0,5	0,1–0,3**	0,3	0,1	0,1	0,4	
Сомкнутость яруса В	0,1	0,1	0,2	0,1–0,2**	0,2	0,4	0,3	0,4	
Проективное покрытие яруса С*	55	60	55	40–45**	55	50	75	80	
Проективное покрытие яруса D*	50	50	55	65–90**	65	30	30	25	
Лесообразующие виды									
<i>Larix sibirica</i>	А	V.2	V.1	V.2	III.1	r.2	V.1	IV.1	II.1
<i>Larix sibirica</i>	В	r.+	r.+	r.+	r.+		III.+	r.+	r.+
<i>Pinus sylvestris</i>	А	II.2	II.2	III.2	V.3	V.3	III.1	r.1	
<i>Pinus sylvestris</i>	В	r.+	II.1		V.2	r.+	III.+		

Продолжение табл. 5

Номер группы типов	1	2	3	4	5	6	7	8	
<i>Picea obovata</i>	A	V.2	V.2	V.2	r.+		III.1	r.1	V.2
<i>Picea obovata</i>	B	IV.1	V.1	V.2	V.1	V.1	IV.2	III.+	III.1
<i>Betula pubescens</i>	A	V.2	IV.1	V.2	III.+	IV.+	V.1	r.2	V.2
<i>Betula pubescens</i>	B	V.1	V.1	V.1	II.1	IV.+	IV.+	r.+	IV.2
<i>Betula czerepanovii</i>	B	II.1	III.1		V.1	V.2	V.3	V.3	
<i>Populus tremula</i>	A	r.1		r.1		r.1			r.2
<i>Populus tremula</i>	B	r.+	r.+	r.+	II.+	r.+		r.+	r.+
<i>Alnus incana</i>	B				r.1				IV.3
<i>Betula pendula</i>	A	II.+			r.+	IV.+			I.+
<i>Betula pendula</i>	B	r.+			IV.+				
Виды подлеска									
<i>Juniperus communis</i>	B, C	IV.1	IV.+	V.1	I.+	V.+	V.1	V.1	I.+
<i>Rosa acicularis</i>	B, C	IV.+	r.+	V.1	r.+	r.+	r.+	I.+	IV.+
<i>Sorbus aucuparia</i>	B	III.+	II.1	III.+	r.+	r.1			III.+
<i>Salix phylicifolia</i>	B	r.+				r.+	r.+	IV.+	r.1
<i>Lonicera pallasii</i>	B, C	r.+		III.1	r.+				V.1
<i>Daphne mezereum</i>	B, C			V.+					II.+
<i>Padus avium</i>	B, C			r.+					III.1
<i>Ribes hispidulum</i>	B, C	r.+		r.+					III.1
<i>Ribes nigrum</i>	B, C			r.+					IV.1
<i>Salix myrsinifolia</i>	B		II.+						II.1
<i>Salix pyrolifolia</i>	B								I.2
<i>Salix arbuscula</i>	B			r.+					
Группа "Vaccinium vitis-idaea – Vaccinium myrtillus"***									
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	C	V.2	V.2	V.2	V.2	V.2	V.2	V.2	III.1
<i>Vaccinium myrtillus</i>	C	V.2	V.2	IV.+	V.2	V.2	V.2	V.2	I.1
<i>Linnaea borealis</i>	C	IV.1	II.+	IV.1	III.+	V.+	r.+	r.1	II.+
<i>Lycopodium annotinum</i>	C	IV.+	II.+	III.+	r.+	r.+	r.+	r.+	I.+
<i>Pyrola rotundifolia</i>	C	II.1		III.1			r.+	r.+	IV.+
<i>Orthilia secunda</i>	C	r.+		IV.+			r.+	r.+	IV.+
<i>Moneses uniflora</i>	C								II.+

Продолжение табл. 5

Номер группы типов	1	2	3	4	5	6	7	8	
Группа "Gymnocarpium dryopteris – Maianthemum bifolium"									
<i>Maianthemum bifolium</i>	C	IV.1	II.+	V.1		r.+	r.+	r.+	II.+
<i>Trientalis europaea</i>	C	V.+	II.+	V.+			r.+	IV.1	IV.1
<i>Rubus saxatilis</i>	C	r.+	r.1	V.2	r.1		r.+		V.1
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	C	IV.2	r.+	III.2				r.+	IV.1
<i>Oxalis acetosella</i>	C	III.1		III.1					IV.1
<i>Rubus arcticus</i>	C	r.+	r.+	IV.+				r.1	V.+
<i>Rubus humulifolius</i>	C								II.+
Группа "Avenella flexuosa – Chamaenerion angustifolium"									
<i>Avenella flexuosa</i>	C	V.1	V.1	III.1	V.1	V.1	V.2	V.2	II.+
<i>Solidago virgaurea</i>	C	IV.+	r.+	V.+	r.+	r.+	III.+	IV.1	II.+
<i>Luzula pilosa</i>	C	IV.+	II.+	IV.+	II.+	III.+	IV.+	V.+	I.+
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	C	II.+	r.+	V.1	r.+			IV.+	IV.1
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	C	r.+		III.+	r.+			r.+	r.+
Группа "Vaccinium uliginosum – Ledum palustre"									
<i>Vaccinium uliginosum</i>	C	III.1	V.2	r.+	r.+	V.1	V.2	V.2	II.+
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	C	II.1	IV.1		V.1	V.1	r.+	r.+	
<i>Betula nana</i>	C				r.+		r.+	r.+	
<i>Ledum palustre</i>	C		r.2		r.+				
<i>Carex globularis</i>	C	r.+	II.+						
Группа "Polytrichum commune – Sphagnum girgensohnii"									
<i>Polytrichum commune</i>	D	IV.1	III.2	II.+	r.+	IV.2	V.2	V.2	II.+
Группа "Hylocomium splendens – Pleurozium schreberi"									
<i>Hylocomium splendens</i>	D	V.3	V.2	V.3	II.2	V.2	V.2	V.1	II.1
<i>Dicranum majus</i>	D	III.1	III.1	III.1	r.+	r.+	III.1	III.1	r.+
<i>Pleurozium schreberi</i>	D	V.2	V.2	IV.2	V.4	V.3	V.2	V.2	I.1
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	D	II.+	r.1	r.+			r.+		

Продолжение табл.5

Номер группы типов	1	2	3	4	5	6	7	8
Группа "Cladonia arbuscula – Cladonia rangiferina"								
<i>Cladonia arbuscula</i>	D	II.+	V.+	r.+	V.2	IV.+	III.1	III.+
<i>Cladonia rangiferina</i>	D	II.+	V.1	r.+	V.2	IV.+	IV.1	III.+
<i>Cladonia stellaris</i>	D	II.+	II.+		V.1	r.+	r.+	r.1
Группа "Cladonia cornuta"								
<i>Polytrichum piliferum</i>	D					r.+		
Группа "Calluna vulgaris – Antennaria dioica"								
<i>Calluna vulgaris</i>	C		r.+		V.1	IV.+	r.1	III.2
<i>Festuca ovina</i>	C		r.+	II.+	r.+		r.+	r.1
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	C			r.1	r.1			r.1
<i>Calamagrostis epigeios</i>	C			II.1	r.+			r.+
<i>Antennaria dioica</i>	C			r.+	r.+			
<i>Equisetum hyemale</i>	C			r.1				
Группа "Pulsatilla patens"								
<i>Pulsatilla patens</i>	C			r.1	r.1			r.+
<i>Koeleria grandis</i>	C			r.+				r.+
Группа "Arctous alpina"								
<i>Equisetum scirpoides</i>	C			r.+	IV.+	III.+		II.+
<i>Saussurea alpina</i>	C	r.+		IV.+				r.+ III.1
Группа "Geranium sylvaticum – Lathyrus vernus"								
<i>Geranium sylvaticum</i>	C	III.1		V.1			r.1	V.1 V.1
<i>Ranunculus monophyllus</i>	C	II.+		III.+			r.+	r.+ IV.1
<i>Viola epipsila</i>	C	r.+						IV.1
<i>Melica nutans</i>	C	III.+		V.1				r.+ I.1
<i>Lathyrus vernus</i>	C	II.+		V.1				r.+ III.+
<i>Galium boreale</i>	C			III.+	r.+			II.+
<i>Fragaria vesca</i>	C			III.+				r.+
<i>Carex digitata</i>	C			II.+				I.+
<i>Vicia sylvatica</i>	C	r.+		II.+				

Продолжение табл. 5

Номер группы типов	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Poa nemoralis</i>	C		II.+					I.+
Группа "Atragene sibirica – Cypripedium calceolus"								
<i>Atragene sibirica</i>	C	r.1	V.1	r.1			r.+	V.+
<i>Crepis sibirica</i>	C		III.1				r.+	I.+
<i>Cypripedium calceolus</i>	C		r.1					
Группа "Aconitum septentrionale – Cirsium heterophyllum"								
<i>Aconitum septentrionale</i>	C	r.+	V.2			r.+	III.1	IV.1
<i>Angelica sylvestris</i>	C	II.+	r.+	III.+		r.+	V.+	
<i>Cirsium heterophyllum</i>	C	II.+	III.+			r.+	r.+	III.1
<i>Milium effusum</i>	C	III.+	III.1				r.+	III.1
<i>Angelica archangelica</i>	C		r.+					II.+
Группа "Delphinium elatum – Thalictrum minus"								
<i>Thalictrum minus</i>	C		IV.+					III.+
<i>Paeonia anomala</i>	C		r.1					r.1
<i>Ligularia sibirica</i>	C					r.+		II.1
Группа "Aegopodium podagraria – Paris quadrifolia"								
<i>Paris quadrifolia</i>	C	r.+	III.+					IV.+
<i>Stellaria nemorum</i>	C		r.+					II.+
<i>Adoxa moschatellina</i>	C		r.+					IV.+
Группа "Filipendula ulmaria"								
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	C		r.+					III.1
<i>Filipendula ulmaria</i>	C		II.1					V.2
Группа "Trollius europaeus – Equisetum sylvaticum"								
<i>Trollius europaeus</i>	C	II.+	IV.+			r.1	V.1	V.+
<i>Geum rivale</i>	C							V.1
<i>Equisetum pratense</i>	C	r.+	III.1	r.+				IV.1
<i>Equisetum sylvaticum</i>	C	III.+	II.+	r.1				III.1
<i>Veronica longifolia</i>	C		r.+					IV.+
<i>Carex vaginata</i>	C		II.+				r.1	II.+

Продолжение табл. 5

Номер группы типов	1	2	3	4	5	6	7	8	
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	C	r.+	r.+					II.1	
<i>Carex cespitosa</i>	C							II.1	
<i>Ranunculus repens</i>	C							II.+	
<i>Galium palustre</i>	C							II.+	
<i>Myosotis palustris</i>	C							II.+	
<i>Naumburgia thyrsoiflora</i>	C							II.+	
<i>Bistorta major</i>	C			r.+				I.+	
Группа "Rhytidiadelphus triquetrus"									
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	D	II.2		V.2				IV.2	
<i>Climacium dendroides</i>	D			r.+				V.1	
Группа "Equisetum palustre – Menyanthes trifoliata"									
<i>Comarum palustre</i>	C							III.+	
<i>Caltha palustris</i>	C							II.+	
<i>Equisetum palustre</i>	C							II.1	
Группа "Sphagnum warnstorffii"									
<i>Sphagnum warnstorffii</i>	D	r.+						II.+	
<i>Aulacomnium palustre</i>	D							I.+	
Группа "Chamaedaphne calyculata – Rubus chamaemorus"									
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	C		r.+						
Прочие виды									
<i>Melampyrum pratense</i>	C	IV.+	IV.+	II.+	III.+	V.+	V.+	V.+	II.+
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	C		II.+	r.1					
<i>Elymus caninus</i>	C			III.+					III.+
<i>Veratrum lobelianum</i>	C			II.+					V.1
<i>Cardamine pratensis</i>	C			.					IV.1
<i>Vicia sepium</i>	C	r.+		III.+					III.+
<i>Lathyrus pratensis</i>	C	r.+		II.+				r.+	II.+

Продолжение табл. 5

Номер группы типов	1	2	3	4	5	6	7	8	
<i>Senecio nemorensis</i>	C							II.+	
<i>Conioselinum tataricum</i>	C		r.+					II.+	
<i>Rubus idaeus</i>	C		r.+					II.1	
<i>Diplazium sibiricum</i>	C							r.+	
<i>Polygala amarella</i>	C		r.+						
<i>Epipactis atrorubens</i>	C		r.1						
<i>Poa remota</i>	C							r.+	
Мхи									
<i>Dicranum polysetum</i>	D	II.1	r.1	II.+	V.2	V.1	III.1	III.+	
<i>Dicranum scoparium</i>	D	II.+	V.+	II.+	III.+	V.+	r.+	III.+	I.+
<i>Polytrichum strictum</i>	D	II.+	r.+		II.+		r.+	r.+	
<i>Sphagnum angustifolium</i>	D		r.+						
<i>Sphagnum capillifolium</i>	D		II.+		r.+	IV.+			
<i>Dicranum fuscescens</i>	D	r.+	II.+	r.+					r.+
<i>Sciuro-hypnum starkei</i>	D	r.+		II.+			r.+		r.+
<i>Cirriphyllum piliferum</i>	D			II.1					V.1
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	D			r.+					IV.1
<i>Calliergon cordifolium</i>	D								IV.1
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	D								III.+
<i>Pseudobryum cinclidioides</i>	D								II.1
<i>Brachythecium rivulare</i>	D								II.+
<i>Calliergonella lindbergii</i>	D								II.+
<i>Saelania glaucescens</i>	D								r.+
<i>Tetraplodon angustatus</i>	D	r.+							

Номер группы типов	1	2	3	4	5	6	7	8
Эпифитные лишайники								
<i>Bryoria capillaris</i>	II.+	г.+	г.+	н/д	н/д	н/д	н/д	г.+
<i>Hypogymnia physodes</i>	II.+	II.+	г.+	н/д	н/д	н/д	н/д	г.+

Примечания: 1. Группы типов: 1 – Лиственнично-березово-еловые кустарничково-зеленомошные леса; 2 – Лиственнично-еловые кустарничково-зеленомошные леса, 3 – Лиственнично-еловые с сосной и березой высокотравно-зеленомошные леса, 4 – Сосняки лишайниково-зеленомошные и Сосновые редколесья лишайниковые, 5 – Сосняки с *Betula pubescens* subsp. *czerepanovii* кустарничково-зеленомошные, 6 – Лиственнично-березовые редколесья кустарничково-зеленомошные, 7 – Лиственнично-березовые редколесья разнотравно-кустарничково-зеленомошные, 8 – Березово-еловые леса высокотравные и высокотравно-зеленомошные.

2. Ярусы в лесных сообществах: А – древостой, В – подрост и подлесок, С – травяно-кустарничковый, D – мохово-лишайниковый. Для ярусов указаны средние значения в фитоценозе.

3. Для видов указаны: до разделителя (точки) – класс константности, после разделителя – балл среднего проективного покрытия. Шкала классов константности: г – в 1–2 описаниях, I – не более 20%, II – 21–40%, III – 41–60%, IV – 61–80%, V – 81–100%.

4. Шкала проективного покрытия: + – менее 1%, 1 – 1–5%, 2 – 6–25%, 3 – 26–50%, 4 – 51–75%, 5 – 76–100%.

5. Жирным шрифтом выделены охраняемые виды [52]. Остальные пояснения см. в тексте.

* Проценты.

** Минимум – среднее в редколесьях, максимум – среднее в лесах.

Березово-еловые леса и редколесья с лиственницей и сосной кустарничково-сфагновые – *Betuleto-Piceeta fruticuloso-sphagnosa* (3 описания; при составлении характеристики учтены еще 3 описания из Котужского и Летопальского ключевых участков). Эти сообщества произрастают на болотных низинных обедненных торфяно-глеевых почвах. Формулы древостоя варьируют от 8Е2Б+Лс до 5Б3Е2Лс+С; высоты деревьев: *Picea obovata* – 14–18 м, *Betula pubescens* – 12–14 м, *Larix sibirica* – 20–21 м, *Pinus sylvestris* – 14 м. Общая сомкнутость полога древостоя от 0,3 до 0,5 (в редколесьях – меньше 0,3). Сомкнутость яруса подроста и подлеска в большинстве сообществ менее 0,1; но может достигать 0,15–0,25 в сообществах с большим количеством подроста

Picea obovata. В составе подроста в небольшом количестве часто (III класс константности) присутствует *Betula pubescens* и редко (I класс) *Pinus sylvestris*. В подлеске, тоже в небольшом количестве, произрастают *Salix glauca* и *S. phylicifolia* (I), *Juniperus communis* (II). В нескольких сообществах отмечена *Betula pubescens* subsp. *czerepanovii* (III, сомкнутость +–1; высота до 4 м). Общее проективное покрытие (III) травяно-кустарничкового яруса – 40–95%. В нем господствуют кустарнички: *Vaccinium uliginosum* (V, покрытие обычно 1–2 балла, а в некоторых сообществах – до 4), *V. vitis-idaea* (V, обычно 1–2, иногда – до 3), *V. myrtillus* (V, 1–2), *Ledum palustre* (III, +–1), *Empetrum hermaphroditum* (IV, +–2); однократно отмечены: *Chamaedaphne calyculata* (1) и *Betula nana* (4). Травы: гигрофильные олиготрофные – *Carex globularis* (V, +–1), *Rubus chamaemorus* (III, +–2), *Eriophorum vaginatum* (II, +); из таежного мелкотравья – *Avenella flexuosa* (V, +–2) и ассектаторы (балл +) – *Luzula pilosa*, *Trientalis europaea* и *Orthilia secunda* (каждый – однократно). III мохово-лишайникового яруса – 60–95%.

В нем содоминируют мхи рода *Sphagnum*: *S. capillifolium* (IV, 2–4), *S. angustifolium* (II, 3–4) и *S. russovii* (II, 2–3). Постоянно присутствует и в некоторых сообществах тоже выступает как содоминант *Polytrichum commune* (V, 1–3), отмечен ассектатор *Aulacomnium palustre* (II). К пристволовым повышениям и валежу приурочены *Pleurozium schreberi* (V, +–2), *Hylocomium splendens* (III, +–1), ассектаторы *Dicranum polysetum* (I) и лишайник *Cladonia stellaris* (I). В классификационных системах других исследователей описаны аналогичные заболоченные леса, но полное сходство не прослеживается (вследствие особенностей классификационных подходов и ограниченного материала, положенного в основу всех классификаций). Например, близки к этой группе типы: ельник сфагновый [53] и ельник багульниково-сфагновый [54], в характеристике которых не указано участие *Larix sibirica*. Одно из отнесенных к этой группе сообществ сходно с синтаксонами, описанными в лесотундровой зоне: ассоциацией (далее – асс.) ***Betulo nanae-Piceetum obovatae*** [54] (без светлохвойных в древостое) или же типом ельник ерниковый [53] (без лиственницы). Несомненно сходство этой группы типов с лесами кустарничково-сфагнового цикла в системе Д. Н. Сабурова [35] (участие светлохвойных в них отмечено), но у асс. ельника чернично-вороничного (***Piceetum myrtilloso-empetrosum***, долгомошная серия) и ельника голубично-сфагнового (***Piceetum uliginosum***, багульниковая серия) есть ряд

флористических отличий от описанных нами сообществ. В.Н. Андреев [42] упоминал о произрастании лиственницы в заболоченных водораздельных ельниках Южного Тимана, но не приводил их подробного описания.

По краям междуречий, а также в сформированных долинах рек и ручьев больше поверхностей с уклоном, чем в центре междуречий. Склоны здесь крутые, покатые или террасированные пологие, они подвергаются регулярному воздействию склоновых и эрозионных процессов, вследствие чего мощность толщи суглинистых четвертичных отложений на поверхности склонов обычно невелика. В таких местоположениях интенсивны карстовые процессы, в рельефе выражены воронки разного диаметра и глубины или вытянутые карстовые лога. Если пожары уничтожают растительность, закрепляющую делювий (слой рыхлых отложений) на склонах, то склоновые процессы усиливаются, и участки обнаженного грунта возникают особенно часто. Такие ландшафтные условия создают возможности для возобновления лиственницы. В крайних частях междуречий и в долинах рек и ручьев было выявлено ее высокое постоянство в древостое лесов кустарничково-зеленомошной, мелкотравно-зеленомошной и высокотравной подсекций.

Лиственнично-березово-еловые кустарничково-зеленомошные леса – *Lariceto-Betuleto-Piceeta fruticoso-hylocomiosa* (табл. 5: 1, 14 описаний). Такие леса произрастают на иллювиально-железистых мелких подзолах; во многих случаях при исследовании почвы были обнаружены следы прошлых пожаров: угли в верхних горизонтах почвенного профиля. В древостое обычно выражены два яруса. 1-й ярус формируют редкостойные деревья *Larix sibirica* (высота 23–26 м) и *Picea obovata* (22–25 м), изредка вместе с *Betula pubescens* (22 м) и/или *Pinus sylvestris* (23 м); общая сомкнутость 1-го яруса 0,1–0,2. 2-й ярус древостоя достигает сомкнутости 0,2–0,4; высота деревьев в нем варьирует в разных сообществах от 14 до 18–20 м, доминантами могут быть *Picea obovata* (в таких случаях общая формула древостоя в сообществе варьирует от 8Е2Б+Лс до 4Е3С2Лс1Б, а если 2-й ярус тоже редкостойный – до 4Лс3Е1С1Б) или *Betula pubescens* (общая формула древостоя в таких сообществах – от 9Б1Лс+Е до 6Б2Е1Лс1С). Ярус подроста и подлеска обычно редкий: сомкнутость 0,1 и менее; он сформирован преимущественно подростом *Picea obovata* и *Betula pubescens*. Реже и с малым обилием в подросте могут быть встречены *Salix caprea*, *Populus tremula*; изредка – *Pinus sylvestris* или

Larix sibirica. Все виды подлеска необильны; наиболее константны *Rosa acicularis* и *Juniperus communis*, отмечена *Sorbus aucuparia*, изредка *Betula pubescens* subsp. *czerepanovii* и *Salix phylicifolia*. ПП травяно-кустарничкового яруса варьирует от 30 до 75%, почти во всех сообществах в нем доминирует кустарничек *Vaccinium vitis-idaea*, с которым обычно содоминирует *V. myrtillus*; также присутствуют с малым покрытием ксерофильные олиготрофные кустарнички *V. uliginosum* и *Empetrum hermaphroditum*. Травянистые виды – преимущественно таежное мелкотравье, причем чаще всего это олиготрофные и мезоолиготрофные виды: *Avenella flexuosa* (самый обильный) и *Melampyrum pratense*, реже – *Linnaea borealis*, *Luzula pilosa*, *Trientalis europaea*, *Lycopodium annotinum*, *Equisetum sylvaticum*, *Solidago virgaurea*. Также довольно константны мезотрофные виды: *Gymnocarpium dryopteris*, *Geranium sylvaticum*, *Oxalis acetosella* и *Maianthemum bifolium*, ассектаторы *Pyrola rotundifolia*, *Lathyrus vernus*, *Melica nutans*, стелющаяся форма *Atragene sibirica*. В некоторых сообществах произрастают те или иные ассектаторы из синузии высокотравья: *Chamaenerion angustifolium*, *Cirsium heterophyllum*, *Milium effusum*, *Angelica sylvestris*, *Trollius europaeus*. ПП мохово-лишайникового яруса варьирует в широком диапазоне – от 20 до 90%. В сообществах, где он развит мощно, в нем обычно доминирует *Hylocomium splendens*, с которым может содоминировать *Pleurozium schreberi*, довольно константны также *Polytrichum commune*, виды-ассектаторы из рода *Dicranum* и лишайники из рода *Cladonia*. В нескольких сообществах (с преобладанием ели в древостое и произрастающих на почвах, подстилаемых близко залегающим суглинком) мохово-лишайниковый ярус развит слабо; в таких случаях доминирующий мох – *Rhytidiadelphus triquetrus*, а набор травянистых растений, требовательных к богатству почвы, наиболее разнообразен. По эколого-ценотической структуре такие сообщества не имеют резких отличий от всей группы типов (хотя могут рассматриваться как промежуточные между ней и группой типов высокотравных лиственнично-березово-еловых лесов). В целом очевиден сборный характер этой группы, выделенной по присутствию/отсутствию дифференцирующих видов нижних ярусов. По их набору все еловые леса в этой группе типов соответствуют черничной серии ассоциаций [35] (в цикле кустарничково-зеленомошных лесов) и относящейся к ней асс. мелкотравно-кустарничкового ельника *Piceetum trientaloso-myrtilosum*, которую

в системе эколого-флористической классификации предложено включать в асс. *Linnaeo borealis-Piceetum* (Caj. 1921) K.-Lund 1962 *myrtilletosum* K.-Lund 1962 [56]. Последняя более типична для средней тайги, но в северной тайге может быть встречена на дренированных местоположениях с кальцийсодержащими почвообразующими породами, что и было проиллюстрировано материалами Д. Н. Сабурова [35]. Еловые леса из обсуждаемой группы соответствуют также типу ельник кисличный [53]. От описанных в качестве фоновых для северо-востока европейской части России асс. ельника чернично-зеленомошного и ельника бруснично-зеленомошного [57] они отличаются более разнообразным видовым составом травяно-кустарничкового яруса. Леса с большой долей участия *Larix sibirica*, отнесенные к этой группе, больше похожи по составу и структуре древостоев, общему флористическому составу на синтаксоны лиственничников со 2-м ярусом ели. Например, на выделенную ранее для БКП асс. лиственничника брусничного *Laricetum myrtilloso-vacciniosum* [57], а также на более широко распространенные на северо-востоке европейской России асс. лиственничник чернично-зеленомошный [51] и л. зеленомошный *Hylocomio-Vaccinio-Laricetum* [58] (субасс. *typicum* и *myrtilletosum*). Они отличаются от чистых лиственничников асс. *Hedysaro alpini-Laricetum sibiricae* Saburov 1972 [59] высокой константностью ели, отсутствием гипоарктических и кальцефильных видов. Известно, что многие лиственничные леса формировались в результате или под влиянием пожаров [41–43, 51, 58]. Д. Н. Сабуров [35] рассматривал кустарничковые и мелкотравно-кустарничковые лиственничники асс. *Laricetum myrtillosum* и *L. trientaloso-myrtillosum* как длительнопроизводные (в силу большой продолжительности жизни лиственницы) на характерных местоположениях мелкотравно-кустарничковых ельников *Piceetum trientaloso-myrtillosum*. Наблюдая отсутствие в таких лиственничниках подроста лиственницы, Д. Н. Сабуров делал заключение о постепенном вытеснении этого пионерного лесообразователя более теневыносливым – елью – из сообществ в ходе долговременной лесовосстановительной сукцессии; он поместил все три вышеперечисленные ассоциации в одну и ту же серию (черничную). Выделение крупных классификационных категорий лесов с учетом сукцессионных закономерностей – один из давно существующих подходов лесной типологии [60, 61]. Поэтому можно рассматривать объединение в составе обсуждаемой группы типов

мелкотравно-черничных лиственничников и ельников как отражение континуума переходных состояний, возникающих в ходе сукцессионного преобразования первых во вторые. На основе анализа разнообразия сообществ в этой группе можно сделать следующие предположения о динамике смешанных лесов с участием лиственницы на территории Кепинского и других ключевых участков в центре БКП: 1) после случившихся в прошлом пожаров внедрение лиственницы и сосны на гари не было массовым, из-за чего эти виды обычно не могли сформировать сомкнутый верхний ярус древостоя; 2) в период, когда в послепожарных редколесьях светлохвойные деревья уже были взрослыми, стало возможным активное внедрение ели и березы, и в настоящее время оно, как правило, уже находится на более поздней стадии, чем наблюдали другие исследователи; 3) при отсутствии пожаров, в перспективе – в период выпадения из древостоя ели и березы – видовое богатство хвойных лесов в таких местоположениях может возрасти в результате усложнения микрорельефа и горизонтальной структуры полога, то есть появления новых экологических ниш для лишайников, мохообразных и сосудистых растений [62].

Лиственнично-еловые кустарничково-зеленомошные леса – *Lariceto-Piceeta fruticulosohylocomiosa* (табл. 5: 2, 12 описаний). Эта группа типов дифференцирована от предыдущей более бедным видовым составом: в сообществах очень ограничен набор травянистых видов (особенно кальцефильных и мезотрофных), хотя в эколого-ценотической структуре эти флористические отличия не проявляются на фоне господства кустарничков в сообществах обеих групп. Такие леса тоже приурочены к краевым частям междуречий, к долинам рек и ручьев; чаще всего они произрастают на иллювиально-гумусово-железистых мелких подзолах (некоторые были описаны на глееподзолистых супесчаных почвах); в ряде случаев в них выявлены следы пожаров на стволах деревьев или в верхних горизонтах почвенного профиля. Обычно в древостое преобладает *Picea obovata* (высота 18–20 м) и присутствуют *Betula pubescens* (высота 14–18 м) и *Larix sibirica* (высота варьирует в разных сообществах от 19–21 м до 24 м); дифференциация древостоя на ярусы часто не выражена; общая сомкнутость полога – 0,3–0,6. Формула состава древостоя чаще всего – 8Е2Б+Лс, в некоторых случаях состав более разнообразный и участие ели меньше: 4Е3С2Лс1Б или 5Е4Б1С. Ярус подроста и подлеска обычно редкий: сомкнутость не более 0,1; он

сформирован преимущественно подростом *Picea obovata* и *Betula pubescens* (иногда подростов много и сомкнутость яруса достигает 0,2), изредка и с малым обилием в подросте могут быть встречены *Pinus sylvestris*, *Salix caprea*. У всех видов подлеска обилие мало; самый константный из них – *Juniperus communis*, также отмечены *Betula pubescens* subsp. *czerepanovii*, *Sorbus aucuparia*, *Rosa acicularis*, *Salix myrsinifolia*. ПП травяно-кустарничкового яруса варьирует от 25 до 80% (обычно – 60–65%). В нем чаще всего доминирует *Vaccinium myrtillus*, иногда – *V. vitis-idaea*. Кроме того, из кустарничков константны олиготрофные виды *V. uliginosum* и *Empetrum hermaphroditum*; дважды отмечены с малым покрытием *Calluna vulgaris* и *Ledum palustre*. Наиболее константные травянистые виды – *Avenella flexuosa* и *Melampyrum pratense*; реже встречаются: *Linnaea borealis*, *Luzula pilosa*, *Maianthemum bifolium*, *Lycopodium annotinum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Equisetum sylvaticum*, гигрофильный *Carex globularis*; только в 1–2 сообществах отмечены *Gymnocarpium dryopteris*, *Trientalis europaea*, *Solidago virgaurea*. Мохово-лишайниковый ярус обычно развит достаточно хорошо (ПП 30–50%), в нем содоминируют *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*; в некоторых сообществах общее покрытие этого яруса достигает 80–90% в результате повышения покрытия первого вида (до 3 баллов) и/или участия *Polytrichum commune* (до 4). Обычны мхи из рода *Dicranum* и лишайники из рода *Cladonia*. В сообществах с высоким покрытием *Polytrichum commune* отмечены также некоторые сфагновые мхи (+): *Sphagnum capillifolium*, *S. angustifolium*. Аналогичные леса с преобладанием ели и небольшим участием лиственницы были описаны в сходных физико-географических условиях как асс. ельников, например: ельника чернично-зеленомошного (*Piceetum hylocomioso-myrtillosum*), чернично-долгомошного (*Piceetum polytrichoso-myrtillosum*) и голубично-долгомошного (*Piceetum polytrichoso-uliginosum*) на Южном Тимане [42]. На БКП подобные еловые леса с участием лиственницы были описаны в составе асс. ельника черничного *Piceetum myrtillosum* [35], включающей также и сообщества с большим обилием *Polytrichum commune*. В системе эколого-флористической классификации эту ассоциацию Д.Н. Сабурова было предварительно предложено обозначать как *Empetro-Piceetum obovatae sphagnetosum girgensohnii* (Sambuk 1932) Morozova et al. 2008 [56]; но такое синтаксономическое решение все же преувеличивает индикаторное значение небольшой примеси сфагновых

мхов в этих сообществах. Широко распространенные по всему северо-востоку европейской части России асс. ельник чернично-зеленомошный и ельник бруснично-зеленомошный похожи на сообщества этой группы по составу древостоя и травяно-кустарничкового яруса, но для них не считается характерным высокое обилие *Polytrichum commune* с примесью сфагновых мхов; для долгомошных же ельников северо-востока характерны травянистые виды олиготрофных болот [57]. Сходны с этой группой типов по структуре и небогатому видовому составу травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов синтаксоны северотаежных ельников без лиственницы: асс. *Piceetum polytricho-empetroso-ericinosum* [41] и тип ельник черничный [53, 63], а также синтаксон северотаежных зеленомошных лиственничников со 2-м ярусом ели: асс. *Hylocomio-Vaccinio-Laricetum emporetosum*, [58]. В целом эта группа типов, как и предыдущая, охватывает набор переходных состояний, возникающих на более олиготрофных (и, возможно, несколько менее сухих) местоположениях в ходе демуляции темнохвойных лесов после пожаров.

Лиственнично-еловые с сосной и березой высокотравно-зеленомошные леса – *Lariceto-Betuleto-Piceeta magnoherboso-hylocomiosa* (табл. 5: 3, 12 описаний). Сообщества этой группы типов отличаются от кустарничково-зеленомошных лесов не только присутствием различных видов мезофильного высокотравья, но и более высоким видовым разнообразием синузиды мелкотравья. Нередко суммарное покрытие видов мелкотравья больше, чем видов высокотравья, но формальное название группы типов выбрано на основе самого легко диагностируемого физиономического признака (с учетом того, что можно подразумевать тесно связанное с ним видовое богатство мелкотравья). Такие леса встречаются на склонах (с различными уклонами и экспозициями, часто – на крутых) карстовых логов или в долинах рек и ручьев, на иллювиально-гумусовых и иллювиально-гумусово-железистых подзолах. Общая сомкнутость полога древостоя в этих сообществах достаточно большая: от 0,5 до 0,8. Нередко древостой подразделен на 2 яруса. У 1-го из них (или же единственного) высота варьирует в разных сообществах в диапазоне от 20 до 32 м, сомкнутость – в диапазоне 0,5–0,6; состав – от 6Лс4Е до 5Е2Лс3Б+Ос. При наличии 2-го яруса древостоя его состав – от 6Е4Б до 8Б2Е; высота варьирует от 14 до 18 м (максимальные значения – в сообществах с высотой 1-го яруса более 25 м); сомкнутость 2-го яруса: 0,3–0,4. Сомкнутость яру-

са подроста и подлеска варьирует в диапазоне 0,05–0,4. Подрост *Picea obovata* (сомкнутость до 0,2) и *Betula pubescens* (сомкнутость не более 0,7) присутствует всегда. Подрост *Larix sibirica* и *Pinus sylvestris* присутствует редко и в единичном количестве. Видовой состав подлеска довольно разнообразен: часты *Juniperus communis* (лишь у этого вида сомкнутость в некоторых сообществах достигает 0,2), а также *Sorbus aucuparia*, *Rosa acicularis* и кальцефилы – *Daphne mezereum* и *Lonicera pallasii*; реже встречаются еще некоторые кальцефилы – виды рода *Cotoneaster*, однократно отмечен охраняемый вид *Salix arbuscula*. Иногда в эти сообщества (на склоне террасы) из примыкающей поймы внедряются в небольшом количестве гигрофильные кустарники: *Padus avium* и виды рода *Ribes*. ПП травяно-кустарничкового яруса варьирует от 30 до 85%. Из кустарничков присутствуют только *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus*. Из видов высокотравья бывает обилён только *Aconitum septentrionale*. Остальные виды этой синузии – обычно ассектаторы; из них наиболее константны *Chamaenerion angustifolium*, *Cirsium heterophyllum*, *Thalictrum minus* s.l. и *Trollius europaeus*, *Milium effusum*, *Elymus caninus* и *Angelica sylvestris*; реже встречаются *Crepis sibirica*, *Calamagrostis langsdorfii*, *Conioselinum tataricum*; однократно отмечен охраняемый вид *Paeonia anomala*. Иногда из соседних пойменных сообществ внедряются гигрофильные и гигромезофильные виды: из высокотравья – *Filipendula ulmaria*, *Veronica longifolia* и *Angelica archangelica*; из мелкотравья – *Paris quadrifolia*. В синузии мелкотравья наиболее обильны *Rubus saxatilis* и *Gymnocarpium dryopteris*. Из видов таежного мелкотравья довольно высокого покрытия могут иногда достигать *Geranium sylvaticum*, *Maianthemum bifolium*, *Avenella flexuosa*, *Linnaea borealis*. Разнообразны ассектаторы из этой группы: *Trientalis europaea*, *Solidago virgaurea*, *Luzula pilosa*, *Rubus arcticus*, *Orthilia secunda*, *Oxalis acetosella*, *Pyrola rotundifolia*, *Ranunculus monophyllos*, *Melampyrum sylvaticum*, *Lycopodium annotinum*, *Carex vaginata*, *Melampyrum pratense*, *Vicia sylvatica*, *Fragaria vesca*, *Hieracium murorum*, *Moehringia lateriflora*, *Saussurea alpina* и *Equisetum pratense*. Дополняют общее видовое богатство: кальцефилы – *Equisetum scirpoides*, *E. hyemale*, *Galium boreale* [46]; мезотрофные виды – *Melica nutans*, *Lathyrus vernus*, стелющаяся форма *Atragene sibirica*, *Adoxa moschatellina*, *Carex digitata*; эрозиофилы (там же) – *Calamagrostis epigeios* и охраняемый вид

Pulsatilla patens. ПП мохово-лишайникового яруса варьирует от 20 до 90%. Обычно в нем доминируют *Hylocomium splendens* и/или *Rhytidiadelphus triquetrus*; олиготрофные таежные мхи также присутствуют: *Pleurozium schreberi*, ассектаторы – *Dicranum majus* и другие виды рода *Dicranum*, *Polytrichum commune*. Отличают бриофлору этих лесов *Cirriphyllum piliferum* и еще мезотрофные ассектаторы – *Sciuro-hypnum starkei*, виды рода *Brachythecium*. Напочвенные лишайники практически отсутствуют. Обсуждаемой группе типов соответствуют синтаксоны не только еловых, но и лиственничных разнотравно-зеленомошных лесов, описанных в сходных физико-географических условиях: в центре БКП – *Laricetum fruticoso-herbosum* [41]; на юго-востоке плато – ельник разнотравный *Piceetum gymnocarposum* и лиственничник разнотравный *Laricetum geranosum* Д.Н. Сабурова [35] (оба в разнотравной серии травяно-кустарничкового цикла) и асс. *Aconito-Laricetum typicum* [58]; на Южном Тимане – крупнотравный лиственничник *Laricetum magnoherbosum* [42, 51]. В низкогорьях Норвегии описаны еловые леса с похожей эколого-ценотической структурой, но с участием сосны в древостое вместо лиственницы – ельники асс. *Melico-Piceetum aconitetosum* К.-Lund 1967 [64] (в некоторых локалитетах). Объединение еловых и лиственничных лесов в эту группу отражает разнообразие стадий в ходе сукцессии разнотравных лесов. В большинстве сообществ отсутствует подрост лиственницы и в древостой внедряется ель (это отмечал и А.М. Леонтьев). Тем не менее, Д.Н. Сабуров [35] полагал, что *Larix sibirica* способна удерживать свои позиции в лесах на таких местоположениях, даже без влияния пожаров, благодаря частому вываливанию из древостоя ели и возникновению обнаженных участков грунта в результате склоновых процессов. В настоящее время в лиственничных лесах этой группы произрастает много генеративных деревьев лиственницы в нормальном жизненном состоянии, которые способны в долговременной перспективе служить источниками семян для поддержания популяции этого лесообразователя на исследуемой территории.

На террасах рек и озер, покрытых мощной толщей песчаных или супесчаных четвертичных отложений, описаны сообщества, в древостое которых ель и лиственница уступили господство сосне.

Сосняки лишайниково-зеленомошные – *Pineta cladinoso-hylocomiosa* (8 описаний) и сосновые редколесья лишайниковые – *Pineta cladinoso* (2 описания); в таблице 5 объединены

и обозначены 4. Такие сообщества встречены преимущественно на поверхностях с пологим уклоном (в том числе на верхушках местных всхолмлений), но иногда – на достаточно крутых склонах. Почвы – обычно иллювиально-гумусово-железистые мелкие подзолы, в некоторых случаях – мелкие глееподзолистые. Все участки, на которых описаны эти сообщества, в прошлом пройдены пожарами, о чем свидетельствуют следы огня на стволах и наличие углей в верхних горизонтах почвенного профиля. В лишайниково-зеленомошных сосняках состав древостоя варьирует от 10С и 9С1Б до 6С2Е1Лс1Б, высота – в диапазоне от 15 до 22 м, сомкнутость крон – от 0,2 до 0,5. В лишайниковых сосновых редколесьях сомкнутость крон – не более 0,1; в древостое, кроме сосны высотой 5–10 м, присутствуют единичные деревья *Larix sibirica* и *Betula pendula* высотой 12–14 м. Сомкнутость яруса подроста и подлеска в большинстве сосняков и редколесий не превышает 0,1. Подрост малочисленный, в нем представлены *Pinus sylvestris* (преобладает), *Picea obovata* и *Betula pendula*, а в сосновых редколесьях – также *Larix sibirica*. Ассектаторы в составе подлеска: часто – *Betula pubescens* subsp. *czerepanovii*, гораздо реже – *Juniperus communis* и *Sorbus aucuparia*. ПП травяно-кустарничкового яруса – 35–45%, его основа – это кустарнички *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus*; также в сообществах этой группы обычно произрастает *Calluna vulgaris* (обилие в сосняках – не более 1 балла, а в редколесьях – 2–3). В большинстве сообществ набор трав очень ограниченный: *Avenella flexuosa*, *Equisetum scirpoides*, реже – *Melampyrum pratense*, *Linnaea borealis*, *Luzula pilosa*, *Lycopodium annotinum*. ПП мохово-лишайникового яруса от 60 до 95%, в нем обычно доминирует *Pleurozium schreberi* (2–4 балла), содоминирует какой-либо из широко распространенных кустистых лишайников рода *Cladonia*: до 3 баллов – *C. rangiferina* и *C. stellaris*, до 2 – *C. arbuscula*. Кроме того, нередко мхи рода *Dicranum*: *D. polysetum* (до 2), *D. scoparium* (+). Значительно реже, чем в других типах лесных сообществ, встречается *Hylocomium splendens* (+).

Синтаксоны лишайниково-зеленомошных сосновых лесов и лишайниковых сосновых редколесий на песчаных почвах были ранее неоднократно описаны в северотаежной подзоне. Во многих случаях отмечено влияние пожаров на их формирование [58, 65, 66]. Многие исследователи относят такие сообщества к бруснич-

ным типам или ассоциациям: сосняк брусничный [53] (в характеристике типа указано присутствие кривоствольной березы), сосняки брусничной серии в кустарничково-зеленомошном цикле [35], сосняк бруснично-лишайниковый и сосняк чернично-лишайниковый [51], сосняк воронично-брусничный лишайниково-зеленомошный *Empetro-Vaccinio-Pinetum* var. *Hylocomium splendens* [67], которые синонимизированы с асс. *Cladonio arbusculae-Pinetum sylvestris* (Kielland-Lund 1967) Ermakov et Morozova 2011 *vaccinietosum myrtilli* Morozova et Korotkov 1999 [59]. Некоторые авторы отнесли сосняки с такой эколого-ценотической структурой к группе лишайниковых: *Pinetum empetro-calluno-cladinosum* и *P. cladino-callunosum* [41], сосняк лишайниковый [68]. Но обычно северотаежные лишайниковые сосняки характеризуются не только господством лишайников, но и более разнообразным флористическим составом за счет присутствия либо аркто-альпийских видов сосудистых растений и лишайников [56, 69, 70], либо кальцефильных и псаммофильных видов сосудистых растений [35, 56, 66].

Отмечено, что видовой состав и структура напочвенного покрова послепожарных сосняков динамичны и зависят от давности пожара и от взаимоотношений между лишайниками, бриевыми мхами, кустарничками и видами древостоя в ходе восстановительной сукцессии [50, 71, 72, 73]. Также исследователи подчеркивают влияние на ход демуляции локальной сохранности деревьев от прежнего древостоя, густоты их расположения на гари и доступности диаспор пионерных видов [65, 72, 74]. В сосняках Кепинского участка константен только один кальцефильный вид – *Equisetum scirpoides*. При этом одно из сообществ выделяется более богатым видовым составом: это лишайниково-зеленомошный сосняк (сомкнутость полога – максимальная для лесов в обсуждаемой группе: 0,5; покрытие кустистых лишайников – 55%, зеленых мхов – 45%), в котором, помимо фоновых видов, были отмечены: в травяно-кустарничковом ярусе – *Rubus saxatilis*, *Chamaenerion angustifolium*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Galium boreale*, *Atragene sibirica*, *Pulsatilla patens*, в подросте – *Alnus incana*, в подлеске – *Lonicera pallasii*, *Rosa acicularis*, *Salix myrtilloides*.

Такие наблюдения позволяют предполагать, что слабое развитие и очень низкое видовое разнообразие подлеска и травяно-кустарничкового яруса в большинстве современных лишайниково-зеленомошных сообществ Кепинского участка могут быть обусловлены не почвенными условиями или смыканием крон дре-

востоя в ходе демутиации, а неравномерным распространением диаспор растений в ландшафте после пожаров [72, 74]. Разнообразный состав современного подроста в большинстве лишайниково-зеленомошных сосняков и лишайниковых сосновых редколесий центра БКП определяет возможность восстановления здесь олигодоминантных древостоев, включающих в том числе и лиственницу.

Нередко в речных долинах и на краевых частях междуречий можно встретить сообщества, которые физиономически выделяются наличием в них хорошо заметного яруса с преобладанием *Betula pubescens* subsp. *czerepanovii*. Чаще всего они произрастают на иллювиально-гумусово-железистых мелких подзолах на дренированных склонах карстовых логов, находящихся в разных стадиях развития. Так, в краевых частях междуречий сообщества с ярусом *Betula pubescens* subsp. *czerepanovii* часто расположены на очень пологих склонах, обрамляющих протяженные (сотни метров) линейные прогибы рельефа глубиной не более 1,5–2 м и шириной до 100 м – начальные стадии формирования логов. В речных долинах, где карстовые лога обычно глубже, такие сообщества могут занимать покатые склоны.

Как правило, на дне лога находится дренированное или заболоченное необлесенное пространство и вокруг него сообщества с ярусом *Betula pubescens* subsp. *czerepanovii* образуют по склонам зону шириной в несколько десятков метров, за пределами которой их сменяют лиственнично-еловые кустарничково-зеленомошные леса, охарактеризованные выше. Видовой состав и структура сообществ с ярусом *Betula pubescens* subsp. *czerepanovii* вариabельны, можно предварительно выделить следующие группы типов.

Сосняки с *Betula pubescens* subsp. *czerepanovii* кустарничково-зеленомошные – *Betuleto-Pineta fruticulosohylocomiosa* (табл. 5: 5, 5 описаний). Такие сообщества описаны на пологих склонах различных экспозиций; при описании отмечены следы прошлых пожаров. Древесный ярус высотой 18–23 м и сомкнутостью 0,3–0,5 формирует *Pinus sylvestris*, иногда вместе с единичными деревьями *Larix sibirica*; формула состава обычно 10С. Сомкнутость яруса подроста и подлеска – 0,15–0,3; его высота – до 5–7 м. В этом ярусе доминирует *Betula pubescens* subsp. *czerepanovii*, в небольшом количестве константны также *Juniperus communis* и подрост *Picea obovata*. Но в одном из сообществ (с *Larix sibirica* в древостое) подрост ели многочислен и повышает сомкнутость яруса до 0,3; здесь же в подлеске были отмечены *Sorbus aucuparia* и *Rosa*

acicularis. ПП травяно-кустарничкового яруса обычно составляет 40–45% (до 70%); в нем во всех сообществах доминируют кустарнички *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*, константны также другие кустарнички – *V. uliginosum*, *Empetrum hermaphroditum*, *Calluna vulgaris*. Набор видов таежного мелкотравья невелик и однообразен практически во всех сообществах, покрытие у этих видов незначительное: *Avenella flexuosa*, *Melampyrum pratense*, *Linnaea borealis*, реже *Luzula pilosa* и *Equisetum scirpoides*; однократно отмечены *Maianthemum bifolium* и *Dryopteris carthusiana* (но не в том сообществе, где обилён подрост ели). ПП мохово-лишайникового яруса обычно составляет около 60% (иногда – 90%); в нем доминируют *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*, а также константны *Polytrichum commune* и широко распространенные лесные кустистые лишайники *Cladonia rangiferina* и *C. arbuscula*. Присутствие кривоствольной березы в лишайниково-зеленомошных сосняках давно отмечено в крайнесеверной тайге [51, 53, 69] и в горно-таежном поясе [64, 75]. Только недавно стали уделять внимание пирогенному характеру таких сосняков [68], что подтверждается и нашими наблюдениями. Описанные нами северо-таежные сообщества, произрастающие в равнинных условиях и на песчаных почвах, отличаются от синтаксонов, ранее установленных для крайнесеверной тайги и горно-таежного пояса [64, 69, 75], полным отсутствием аркто-альпийских видов сосудистых растений и лишайников, которые в северной тайге встречаются только в местообитаниях с экстремально холодным микроклиматом [35, 69, 76]. Наиболее подходящие аналоги – тип сосняк брусничный [53] и указываемые единичные примеры сообществ (без листовенницы в древостое) с господством *Pleurozium schreberi* в мохово-лишайниковом ярусе в составе асс. сосняка воронично-лишайникового *Empetro-Cladino-Pinetum betuletosum czerepanovii* var. *Calluna vulgaris* [69]. Перспективы дальнейшей динамики таких сообществ при отсутствии пожаров не совсем ясны. Если, вопреки впечатлению, создаваемому присутствием кривоствольной березы, микроклимат не препятствует благополучному развитию подроста ели, поселившегося в таких сосняках, то в будущем эти сообщества смогут трансформироваться в кустарничково-зеленомошные елово-сосновые леса (возможно, лишившись при этом яруса кривоствольной березы). Но если все-таки микроклимат карстовых логов слишком экстремален для выхода ели в древостой (как отмечал А. М. Леонтьев [41]), то подобные сосняки могут

длительно сохранять свой современный состав и облик, понемногу обновляя сосновый древостой и ярус березы по мере их постепенного распада.

Лиственнично-березовые редколесья кустарничково-зеленомошные – *Lariceto-Curvobetuleta fruticulosohylocomiosa* (13 описаний; табл. 5: 6 и 7) и березовые криволесья кустарничково-зеленомошные – *Curvobetuleta fruticulosohylocomiosa* (4 описания). Рассматривать вместе редколесья и криволесья целесообразно в связи с тем, что они нередко соседствуют на местности, причем признаки их видового состава и структуры варьируют континуально, не согласованно между собой и без явной связи с изменением условий местообитания. Из этого можно заключить, что наблюдаемые различия этих сообществ обусловлены более или менее случайными причинами: например, локальной сохранностью лесообразователей после пожаров [65] или локальными препятствиями для заноса диаспор некоторых видов [73]. Общая черта всех сообществ в этих группах – ярус высотой до (3)5–9 м и с сомкнутостью полога 0,15–0,5, в котором почти всегда доминирует *Betula pubescens* subsp. *czerepanovii* (сомкнутость 0,15–0,4). Произрастают такие сообщества на подзолах (иллювиально-железистых, иллювиально-гумусово-железистых), иногда – на глееподзолистых почвах. В ряде случаев выявлены следы прошлых пожаров во время обследования сообществ (обычно – угли в верхних горизонтах почвы). В криволесьях самый высокий ярус в сообществе – тот, который формирует *Betula pubescens* subsp. *czerepanovii*. В редколесьях над этим ярусом возвышаются единичные деревья *Larix sibirica* (высота 20–25 м), *Betula pubescens* или *Pinus sylvestris* (высота 10–15 м и 18 м соответственно), иногда *Picea obovata* (высота 16 м). В подлеске произрастают *Juniperus communis* (в большинстве сообществ – единично, но в некоторых – с сомкнутостью 0,2), редко *Rosa acicularis*. Присутствует немногочисленный подрост *Larix sibirica*, *Pinus sylvestris* и *Picea obovata* (для последнего в одном из редколесий отмечена сомкнутость 0,3). ПП травяно-кустарничкового яруса чаще всего 40–75 %. В нем всегда присутствуют кустарнички: *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus* и *V. uliginosum*, иногда также *Calluna vulgaris*, *Empetrum hermaphroditum*. Характерный признак травяно-кустарничкового яруса – выраженный аспект *Avenella flexuosa*, в связи с чем многие сообщества можно классифицировать как промежуточные между кустарничково-зеленомошными и мелкотравно-зелено-

мошными. Но другие виды таежного мелкотравья не достигают покрытия более 1 балла (чаще +), среди них повсеместны только *Melampyrum pratense* и *Luzula pilosa*, гораздо реже встречаются *Trientalis europaea* и *Solidago virgaurea*, *Rubus arcticus*, *Orthilia secunda* и *Linnaea borealis*. ПП мохово-лишайникового яруса варьирует в диапазоне от 20 до 50%. В нем обычно содоминируют олиготрофные таежные мхи – *Pleurozium schreberi* и *Polytrichum commune*; в меньшем количестве участвует *Hylocomium splendens*, возможны кустистые лишайники рода *Cladonia*, иногда создающие примесь с покрытием до 7–8%. Кроме *Polytrichum commune*, в описываемых сообществах нет других гигрофильных или гидрофильных видов трав и мхов – индикаторов переувлажнения; видимо, если эти сообщества и подвергаются переувлажнению, то очень кратковременно и не во время вегетационного периода. Аркто-альпийских видов – индикаторов холодного микроклимата – тоже нет. Березовые криволесья на пологих склонах (4 описания) выделяются высоким (2–3 балла) покрытием *Polytrichum commune* в мохово-лишайниковом ярусе и особенно скудным набором травянистых видов, среди которых наиболее обильна *Avenella flexuosa*. Криволесья с такой доминантной структурой и бедным флористическим составом описывал на склонах карстовых логов в центральной части БКП еще А.М. Леонтьев [41], который отнес их к группе асс. березняков лишайниково-зеленомошных *Betuleta cladinoso-hylocomiosa* (см. также раздел 2.4.1). Похожие по структуре криволесья известны в подгольцовом поясе Скандинавии [77], но их отличает присутствие аркто-альпийских видов. На Кольском полуострове в воронично-зеленомошных березовых криволесьях лесотундры и подгольцового горного пояса более сходный флористический состав, но вместо луговика мощно развита синузия кустарничков, а доминирующий мох – *Pleurozium schreberi*; в злаково-кустарничковых криволесьях лесотундры, сформировавшихся под влиянием перевыпаса, вместе с луговиком присутствуют несколько видов пастбищных злаков, мохово-лишайниковый ярус деградировал [78]. Больше всего сходства у криволесий БКП с асс. березняка луговиково-можжевельново-долгомошного, которая описана как фоновая в северной и крайнесеверной тайге на равнинной территории Республики Коми; однако в ее характеристике нет указаний на присутствие кривоствольных берез [79, 80], и подлесок в ней более густой. Подобные ей криволесья и редколесья с обильным можжевельником нечасты на тер-

ритории Кепинского ключевого участка (выполнено 3 описания). В редколесьях видовое разнообразие травянистых растений обычно бывает несколько больше, чем в криволесьях. По флористическому составу с первыми сходна описанная А.М. Леонтьевым [41] на БКП асс. *Laricetum deschampsioso-polytrichosum* в группе лиственничников долгомошных, но в ее сообществах выше сомкнутость полога лиственницы. О единичных примерах похожих лиственнично-березовых редколесий с большим обилием луговика и *Polytrichum commune* (и с более густым подлеском) упоминается в характеристике асс. березняка луговиково-можжевельново-зеленомошного, описанной в северной и крайнесеверной тайге на равнинной территории Республики Коми [79, 80]. Вероятно, большинство редколесий и криволесий Кепинского участка представляют собой результат наиболее сильной пирогенной деградации кустарничково-зеленомошных лиственнично-еловых лесов и последующей неполноценной демутации. При этом среди них выделяются сообщества на покатых склонах (4 редколесья и 2 криволесья; табл. 5: 7), в которых на фоне такого же высокого покрытия кустарничков (до 80% в сумме) или *Avenella flexuosa* (до 40%) и при ПП мохово-лишайникового яруса 20–50% присутствует заметно больше травянистых видов, в том числе кальцефильных, мезотрофных и эрозиофильных. Так, в этих сообществах растут (балл +) виды высокотравья – *Trollius europaeus*, *Aconitum septentrionale*, *Angelica sylvestris*, *Chamaenerion angustifolium*; однократно отмечены *Lathyrus vernus*, *L. sylvestris* и *Gymnocarpium dryopteris*, а на склонах южной экспозиции: дважды – *Melica nutans* и охраняемый вид *Pulsatilla patens*, однократно – *Koeleria grandis*. В них же в подлеске произрастает *Salix phylicifolia*. Одно из сообществ этой группы отличается высоким покрытием *Calluna vulgaris* (4) и присутствием *Arctostaphylos uva-ursi*. Такие сообщества могут быть результатом умеренной деградации высокотравно-зеленомошных лиственнично-еловых лесов (см. выше). Очевидно, что возможность для восстановления свойственного им более разнообразного флористического состава создается благодаря неглубокому залеганию кальцийсодержащих почвообразующих пород и повышенной интенсивности склоновых процессов.

Все реки в пределах Кепинского ключевого участка – верхнего течения р. Сояны – относятся к категории малых, и в их руслах еще невелико количество мелкозернистого аллювия, поэтому в поймах незначительна площадь намывных отмелей с долгопоем-

ным режимом заливания. Наземная пойменная растительность – лесная и луговая – развита на высокой пойме (0,7–2 м над уровнем воды в межень) с краткوپоемным или среднепоемным режимом весеннего заливания, на супесчаных или суглинистых аллювиальных дерновых насыщенных почвах. Луга обычно расположены на выпуклых мысах берега, которые были специально расчищены от древесной растительности; на всех расчищенных лугах до середины 1980-х годов проводилось сенокосение. На прямолинейных и вогнутых участках берега к самому обрыву берегового склона подступают леса, отдельные деревья могут расти и на склоне. Характерная особенность пойменных лесов, как и вообще в средней и северной тайге, – густой, полидоминантный по структуре травяно-кустарничковый ярус, основу которого создают требовательные к минеральному питанию виды гигрофильного и мезофильного высокотравья.

Березово-еловые леса высокотравные – *Betuleto-Piceeta magnoherbosa* (15 описаний) и березово-еловые леса высокотравно-зеленомошные – *Betuleto-Piceeta magnoherboso-rhytidiadelphosa* (6 описаний). Пойменные леса этих групп типов очень сходны между собой по общему флористическому составу, поэтому они рассматриваются совместно (табл. 5: 8) для экономии места.

Ярусная и горизонтальная структура древостоя бывает довольно сложной. Наиболее распространенная формула древостоя 7ЕЗБ, но есть сообщества с составом 6Б4Е. Высота у *Picea obovata* от 16 до 26 м, у *Betula pubescens* от 10 до 20 м. В тех сообществах, где еще не начались интенсивные ветровальные процессы, сомкнутость крон в ярусе, сформированном этими видами, составляет 0,5–0,7; в результате ветровалов можно наблюдать уменьшение сомкнутости крон до 0,3–0,4. В некоторых пойменных лесах, в результате заноса семян со склонов речных долин в прошлом, на делювиальных отложениях в зоне причленения поймы к склону террасы произрастают единичные деревья *Larix sibirica* высотой от 27 до 30 м. Однако пойменные лиственничники на БКП не были встречены, хотя в похожих физико-географических условиях – на Южном Тимане – описано их широкое распространение [43], и для Архангельской области они тоже были указаны [53]. Обычно в пойменных лесах произрастает *Alnus incana* (высота 8–9 м), она может формировать под разредившимся верхним ярусом 2-й ярус древостоя с сомкнутостью 0,5–0,6. Ярус подроста и подлеска чаще всего редкий (сомкнутость не больше 0,1). В подросте обычны

Betula pubescens и *Picea obovata*; дважды отмечен подрост *Larix sibirica*, однократно – *Populus tremula*. В подлеске наиболее обычна *Lonicera pallasii*, а также часты виды рода *Ribes*, *Sorbus aucuparia*, *Rosa acicularis*; реже были отмечены *Padus avium*, *Daphne mezereum*, *Salix myrsinifolia* и *S. pyrolifolia* (последние 2 вида гигрофильных ив в некоторых сообществах довольно многочисленны и повышают общую сомкнутость яруса до 0,3). III травяно-кустарничкового яруса от 60 до 95%. В нем встречены только 3 вида кустарничков: *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtilloides* и *V. uliginosum*; они произрастают здесь на пристволовых повышениях вокруг крупных деревьев или буреломных пней, остаются и на вывальных буграх. В синузии высокотравья чаще всего доминирует гигрофильный вид *Filipendula ulmaria*, в некоторых сообществах также содоминируют мезофильные виды *Aconitum septentrionale* или *Veratrum lobelianum*. Разнообразен набор других видов высокотравья, не таких обильных, но суммарно создающих высокое покрытие. Это, например, мезофильные виды: *Trollius europaeus*, *Milium effusum*, *Elymus caninus*, *Chamaenerion angustifolium* и *Thalictrum minus* s.l., *Crepis sibirica*, *Diplazium sibiricum*, *Delphinium elatum*, охраняемый вид *Paeonia anomala*, *Pleurospermum uralense* и *Urtica dioica*, гигромезофильные виды *Cirsium heterophyllum*, *Veronica longifolia* и *Calamagrostis langsdorffii*, *Senecio nemorensis*, *Conioselinum tataricum*, *Angelica archangelica*, *Trisetum sibiricum*. Под пологом высокотравья разнообразные (хотя все малообильные) виды мелкотравья тоже создают хорошо развитую синузию. В ней более разнообразный, по сравнению с внепойменными лесами, набор типичных видов таежного мелкотравья, в том числе мезотрофных и евтрофных – *Geranium sylvaticum*, *Rubus arcticus* и *Ranunculus monophyllos*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Oxalis acetosella*, *Pyrola rotundifolia*, *Orthilia secunda*, *Trientalis europaea*, *Equisetum sylvaticum*, *E. pratense*, *Solidago virgaurea*, *Saussurea alpina*, *Linnaea borealis*, *Maianthemum bifolium*, *Carex vaginata*, *Avenella flexuosa*. Дополняют разнообразие мелкотравья ксеромезофильные кальцефильные и мезотрофные виды: *Rubus saxatilis*, *Adoxa moschatellina*, *Lathyrus vernus*, *Galium boreale*, *Equisetum scirpoides*, *Carex digitata* и *Melica nutans*. Мезофильные и ксеромезофильные виды находят для себя местообитания в пойменных лесах на выровненной поверхности почвы с краткочерным режимом, а также на возвышениях микрорельефа – валежинах, пристволовых повышениях,

ветровальных буграх. Набор гигромезофильных и гигрофильных видов мелкотравья тоже разнообразен: *Geum rivale*, *Viola epipsila*, *Paris quadrifolia*, *Cardamine pratensis*, *Rubus humulifolius*, *Ranunculus repens*, *Stellaria nemorum*, *Myosotis palustre*, *Galium palustre*, *Caltha palustris*. Некоторые виды мезотрофных болот (*Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata* и *Naumburgia thyrsoiflora*) могут как ассектаторы произрастать в краткопоемных сообществах в углублениях микрорельефа с замедленным дренажом: в ветровальных ямах, флювиальных ложбинах и др. Кроме того, заносятся течением в половодье и приживаются в разреженных лесах некоторые мезофильные виды лугов: *Vicia sepium*, *Lathyrus pratensis*, *Rumex acetosa* и *Festuca pratensis*. Из сосудистых растений обычен *Atragene sibirica* не только в стелющейся форме, но и как одревесневающая лиана, цепляющаяся за ветви деревьев. Таким образом, в пойменных лесах БКП реализовано еще и наибольшее для северной тайги разнообразие жизненных форм сосудистых растений. Под сомкнутым пологом травостоя ПП мохово-лишайникового яруса в сообществах травяной секции не превышает 20–25%, а в сообществах зеленомошной секции достигает 60%, но во всех случаях видовой состав этого яруса резко отличается от наблюдаемого в лесах вне поймы. Из бриевых мхов в пойменных лесах обычны *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Climacium dendroides*, *Cirriphyllum piliferum*. В сообществах с высоким покрытием этого яруса содоминируют первые два из них, в некоторых сообществах – также *Plagiomnium ellipticum* или *Hylocomium splendens*. Часто присутствуют в небольшом количестве *Calliergon cordifolium* (в обводненных углублениях микрорельефа) и *Bryum pseudotriquetrum*. Очень разнообразен набор бриевых мхов, встречающихся в малом количестве, и редко это виды родов *Mnium*, *Rhizomnium*, *Plagiomnium*, *Brachythecium*, *Plagiothecium*, *Sciurohypnum*, *Dicranum*, *Bryum*, *Timmia* и др. Типичные мхи таежных лесов *Pleurozium schreberi* и *Polytrichum commune* присутствуют в сообществах не часто (балл +), аналогично – мезотрофный лесной сфагновый мох *Sphagnum warnstorffii*. В целом старовозрастные пойменные леса БКП хорошо демонстрируют описанную в литературе [62] связь между значительной сложностью структуры сообщества и высоким видовым богатством растений. Высокое флористическое богатство пойменных ельников описано и другими исследователями; характеристика выделенных ими синтаксонов в общем сходна с нашей. Такие сообщества традиционно обозначали как тип ельник приручейный [53] (в характери-

стике типа не указано присутствие серой ольхи и лиственницы); А. М. Леонтьев [41] различал среди них асс. *Piceeta fontinale* (без ольхи) и *Piceeta inundato-fruticosa* (с ольхой). В. Н. Андреев [42] группу ассоциаций травяных ельников понимал как исключительно пойменные леса; в этой группе он включил в ассоциацию с участием ольхи *Piceetum herboso-fruticae-alnusum* наиболее богатые сообщества, сходные с выделенной нами группой типов. В системе Д. Н. Сабурова [35] краткопоемным ельникам лучше соответствует широколистная (аконитовая) серия травяного цикла (а в ассоциациях таволговой серии указано большое покрытие сфагновых мхов – как и в ассоциации *Piceetum filipendulosum* В. Н. Андреева). В системе эколого-флористической классификации краткопоемные прирусловые ельники и березняки отнесены к асс. *Aconito septentrionalis-Piceetum obovatae filipenduletosum* var. *Alnus incana* [81]. Синоним – ельник аконитово-разнотравный; близкий в экологическом отношении синтаксон – ельник крупнотравно-хвощево-папоротничковый [57]. Видимо, дренированные пойменные сероольшаники таволговые, описанные на северо-востоке европейской части России [82], формируются из подобных лесов в результате захвата территории ольхой после естественного распада или рубок березово-елового древостоя. Несмотря на малое количество подроста ели и березы, отмеченное С. В. Дегтевой и нами, можно предполагать, что после его развития до взрослого состояния (он успешно развивается, если поселяется на пнях и вывальных буграх, не затененных ольхой) сероольшаники вновь сменяются высокоствольными разреженными смешанными лесами.

В целом современный лесной покров в ландшафте возвышенной карстовой равнины Кепинского ключевого участка поддерживает высокое эколого-ценотическое разнообразие флоры, в том числе экстразональные виды (лесные, опушечные, луговые) из более южных климатических зон. Этому способствуют: 1) разнообразие условий гидрологического, гидрохимического и термического режима и способность экотопов в некоторых местоположениях (долинах ручьев, карстовых логах) выполнять функцию рефугиумов флористического разнообразия, 2) широкое распространение сообществ, в которых уже длительное время, не прерываясь, продолжают послепожарные демуляции. При условии низкой регулярности пожаров в будущем, медленные темпы демуляций, обусловленные климатическими условиями территории, вероятно, позволят многим видам открытых местообитаний существовать на этой территории еще длительное время.

2.2.2. Болота

Согласно схеме районирования болотных урочищ и систем [83], большая часть Кепинского ключевого участка входит в район единичных болотных урочищ класса логов и сточных впадин возвышенной плоской дренированной равнины с крайне низкой степенью заболоченности. Заторфованность составляет здесь лишь 0,2% от общей площади территории.

Хороший дренаж поверхности связан с неглубоким залеганием водопроницаемых осадочных пород, в связи с чем многие карстовые лога остаются сухими и не подвергаются заболачиванию. Лишь только в северной части ключевого участка, которая захватывает всхолмленную и волнистую ледниковые равнины, сложенные массивными суглинками, заболоченные территории имеют большую площадь, а заторфованность составляет от 10 до 25%.

Здесь, к западу от Ернозер, развиваются обширные и сложные болотные системы, занимающие по несколько основных смежных логов и поднимающиеся в стороны по боковым логам, из-за чего они обычно имеют разветвленную форму, часто с минеральными островами. Одна из таких систем – «Ерна» – была подробно исследована В. Н. Кирюшкиным [83].

Центральные части болот занимают развитые олиготрофные кочковато-мочажинные и грядово-мочажинные комплексы, иногда с вторичными озерами. Гряды и кочки сложены *Sphagnum fuscum*, на них обильна морощка, обычны болотные кустарнички. Мочажины заняты коврами *Eriophorum vaginatum* – *Sphagnum balticum* и *Scheuchzeria palustris* – *Sphagnum majus*, *S. lindbergii*. По периферии основных логов, а также по второстепенным логам развиваются более выровненные кочковато-ковровые сообщества с доминированием *Sphagnum angustifolium*. По узким наклонным логам надболотных склонов, в местах выклинивания грунтовых вод развиваются мезотрофные фитоценозы с *Betula nana*, осоками (*Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*), *Equisetum fluviatile*, *Menyanthes trifoliata*, *Sphagnum fallax* и *S. obtusum* [83].

Южнее, на основной части Котугского ключевого участка, в условиях дренированных водоразделов обширные болотные системы не формируются. Лишь отдельные крупные болотные массивы приурочены к днищам карстовых логов. Здесь можно встретить широкий спектр болотных сообществ: от олиготрофных кустарничково-сфагновых до евтрофных травяно-сфагново-гипновых.

Олиготрофные болотные сообщества. Древесный ярус либо отсутствует, либо сильно разрежен и представлен отдельными экземплярами *Pinus sylvestris*. Кустарниковый ярус образован *Betula nana*. Травяно-кустарничковый ярус выражен хорошо (проективное покрытие варьирует от 55 до 65%). Ведущую роль в сложении яруса играют *Rubus chamaemorus*, *Empetrum hermaphroditum* и *E. nigrum*, также высоким проективным покрытием отличаются *Eriophorum vaginatum*, *Vaccinium uliginosum*, *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus palustris*, осоки (*Carex pauciflora*, *C. rostrata*, а по окраинам *C. globularis*). Встречаются *Oxycoccus microcarpus*, *Drosera rotundifolia*. Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса варьирует от 75 до 90%, основу яруса составляют сфагновые мхи, из которых преобладают *Sphagnum fuscum* и *S. angustifolium*.

Мезотрофные болотные сообщества. Древесный ярус сильно разрежен, образован *Pinus sylvestris* и *Picea* sp. высотой от 3 до 5 м. Кустарниковый ярус покрытием 10–15% образован преимущественно *Betula nana*. Помимо видов, характерных для болот верхового типа, здесь отмечаются *Eriophorum angustifolium*, *Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*. Покрытие мхов достигает 95%, доминирует *Sphagnum angustifolium*, обычны также *S. capillifolium*, *Polytrichum strictum*, *Aulacomium palustre*.

Евтрофные болотные сообщества. Открытые участки представлены осоковыми и вахтовыми топями, а также разнотравно-сфагново-гипновыми сообществами. Древостой отсутствует или сильно разрежен, состоит из *Betula pubescens*, *Picea* sp., *Larix sibirica*, высотой до 4 м. В напочвенном покрове топей доминируют *Menyanthes trifoliata*, *Carex diandra*, *C. chordorrhiza*, *C. lasiocarpa*, *Equisetum fluviatile*, *Thyselium palustre*, покрытие мхов не превышает 60%, это *Calliergon cordifolium*, *C. giganteum*, *Drepanocladus aduncus*, *Sphagnum subsecundum*. Для разнотравно-сфагново-гипновых сообществ характерны *Menyanthes trifoliata*, *Bistorta major*, *Comarum palustre*, *Andromeda polifolia*, *Saussurea alpina*, *Pedicularis palustris*. Моховой покров достигает 95% покрытия, образован *Sphagnum warnstorffii*, в качестве содоминантов выступают *Tomenthypnum nitens*, *Paludella squarrosa*, *Limprichtia cossonii*, *Cinclidium stigium*.

Особую группу сообществ БКП составляют **редкостойные болотные ельники** более дренированных карстовых логов. Они характеризуются сильно разреженным древесным ярусом, об-

разованным сосной и елью, высотой 3–5 м. Кустарниковый ярус состоит преимущественно из *Betula nana* и *Salix phylicifolia*. Травяно-кустарничковый ярус, имеющий покрытие около 20%, сложен такими видами, как *Eriophorum vaginatum*, *Comarum palustre*, *Andromeda polifolia*, *Bistorta major*, *Bistorta viviparum*, *Ligularia sibirica*, *Saussurea alpina*, *Vaccinium uliginosum*, *Cardamine dentata* и др. Моховой ярус – из *Sphagnum warnstorffii* с участием гипновых мхов *Tomenthypnum nitens*, *Drepanocladus aduncus*, *Rhyzomnium punctatum*.

В глубоко врезуемых речных долинах и на приречьях участках в местах выходов грунтовых вод развиваются *низинные болота*, для которых характерны *Angelica sylvestris*, *Angelica archangelica*, *Comarum palustre*, *Caltha palustris*, *Geum rivale*, *Equisetum palustre*, *Rumex fontano-paludosus*, *Bistorta major*, *Carex juncella*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Epilobium alsinifolium*, а из мхов – *Cratoneuron filicinum*.

В более проточных условиях формируются **ельники травяно-болотные пойменные**. Они занимают незначительные площади. Древесный ярус этих сообществ имеет сомкнутость до 0,7 и образован елью с участием *Betula pubescens*, в виде небольшой примеси в древостоях встречается *Larix sibirica*. Средняя высота елей в древостоях 20–22 м, средний диаметр 25–35 см. При этом отдельные старые деревья ели могут иметь диаметр до 50 см. Подрост еловый, разновозрастный. Подлесок редкий из *Alnus incana*, *Padus avium*, различных видов ив, *Lonicera pallasii*, *Ribes nigrum*, *Sorbus aucuparia*. Общее покрытие подроста и подлеска варьирует, достигая 15%, высота 1,5–2 м. Травяно-кустарничковый ярус развит хорошо (проективное покрытие не менее 70%), он имеет сложную пространственную структуру в связи с выраженным микрорельефом. Основу яруса слагает крупнотравье: *Aconitum septentrionale*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium sylvaticum*, *Geum rivale*. Обычны хвощи (*Equisetum palustre*, *E. sylvaticum*), *Ligularia sibirica*, *Saussurea alpina*, *Carex juncella*, *Ranunculus subborealis*, *R. repens*, *Milium effusum*, *Viola epipsila*, *Rubus saxatilis*, *Angelica sylvestris*. На приствольных повышениях и кочках встречаются *Rubus arcticus*, *Oxalis acetosella*, *Pyrola rotundifolia*, *Moneses uniflora*, *Moehringia lateriflora*, *Equisetum scirpoides*. В моховом покрове доминируют *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Climacium dendroides*, *Hylocomium splendens*. В понижениях встречаются такие гигрофильные

мхи, как *Calliergonella cuspidata*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Calliergon cordifolium*, *Plagiomnium ellipticum*, *P. elatim*, на колодах и выворотах растут *Calliergonella lindbergii*, *Sciuro-hypnum starkei*, *Brachythecium salebrosum*, *Brachythecium rivulare*, *Plagiothecium laetum*, *P. denticulatum*, *Sanionia uncinata*.

2.2.3. Луга и пустоши

Своеобразным элементом карстовых ландшафтов БКП являются сухие безлесные долины – карстовые лога. Это часто довольно широкие (20–70 м, реже 100 м), иногда с крутыми бортами (15–40°), высотой 5–7 (до 10) м долины, обычно разветвленные, протяженностью до нескольких километров, имеющие просадочное происхождение. Их дно плоское или волнообразное, иногда с воронками, водоток отсутствует или имеет прерывистый характер. Рельеф зависит от интенсивности карстовых процессов, глубины залегания кальцийсодержащих пород. Здесь формируются луговые сообщества, пустоши, осоковые кочкарники, олиготрофные болота, реже березовые криволесья и редколесья. Вверх по склонам, сменяя друг друга, распространены ивняковые или можжевельниковые заросли (вересовники), березовые криволесья, леса с участием лиственницы (ил. 7, цв. вкл.).

Значительное влияние на развитие растительности в карстовых логах оказывает температурный режим. По мнению Н.В. Дылиса [84], именно температурный фактор является определяющим в сохранении безлесной растительности долин. Днища логов – наиболее «холодные» местообитания карстовых ландшафтов Беломорско-Кулойского плато. Анализ имеющихся в литературе данных [85] показал, что в них складываются более контрастные температурные условия по сравнению с водораздельными территориями. Это выражается в значительных суточных перепадах температуры (они могут достигать 30 °С). Кроме того, характерен частый переход температур через 0 °С в течение летних месяцев. Часто наблюдаются туманы. Почвы в летние месяцы прогреваются быстрее и сильнее, чем почвы под лесом. Средняя температура почв логов на 3–4 °С выше, чем лесных [85]. Важность температурного фактора для формирования растительных сообществ в карстовых логах демонстрирует контрастность растительности на склонах северной и южной экспозиции (ил. 8, цв. вкл.).

Результаты фитолиитного анализа и радиоуглеродных датировок, а также состава гумуса почв гипсово-карстовых ландшафтов Пинежского заповедника показали [86], что луга возникли в результате пожаров около 2,5 тыс. лет назад и с тех пор лес в них не возобновлялся. Видимо, луга карстовых логов остальной части плато имеют то же происхождение, а невозможность зарастания логов древесной растительностью обусловлена инверсией температуры, влажности (заморозки, туманы) и наличием дернины или мощного мохово-лишайникового покрова.

Луговые сообщества. Луговая растительность карстовых логов неоднородна. В некоторых ответвлениях карстовых долин, по плоским днищам или склонам западной экспозиции преобладают *полидоминантные низкотравные разнотравно-злаковые сообщества* (ил. 9, цв. вкл.). В их составе насчитывается до 40 видов сосудистых растений. Проективное покрытие травостоя 70%, а средняя высота – 35 см. Относительно высокое покрытие характерно для *Avenella flexuosa* и *Festuca ovina* с меньшим покрытием присутствуют *Angelica sylvestris*, *Calamagrostis epigeios*, *Cirsium heterophyllum*, *Galium boreale*, *Geranium sylvaticum*, *Gymnadenia conopsea*, *Pulsatilla patens*, *Rubus saxatilis*, *Thalictrum minus*, *Trollius europaeus*. Встречаются *Botrychium lunaria*, *Gymnadenia conopsea*, *Selaginella selaginoides*, а также охраняемые в регионе виды – *Dracocephalum ruyschiana*, *Epipactis atrorubens*, *Gentiana verna*. ПП мохово-лишайникового яруса 35–50%, он представлен преимущественно зелеными мхами с преобладанием *Pleurozium schreberi* и *Brachythecium salebrosum*, в качестве содоминатов могут выступать лесной мезофитный вид *Hylocomium splendens* и кальцефильный ксерофитный *Ditrichum flexicaule* (прежде всего характерен для склоновых участков). Лишайники образуют вкрапления в моховой покров, отмечены, в частности, такие виды, как *Cladonia rangiferina*, *C. arbuscula*, *Cetraria islandica*, *Nephroma arcticum*.

На влажных участках днищ логов и склонах восточной экспозиции формируются *полидоминантные высокотравные злаково-разнотравные сообщества*. Видовое разнообразие этих фитоценозов составляет более 60 видов. Проективное покрытие растений достигает 80%, высота травостоя варьирует от 50 до 70 см. Облик фитоценозов определяют виды группы высокотравья (*Aconitum septentrionale*, *Bistorta major*, *Crepis sibirica*, *Delphinium elatum*,

Filipendula ulmaria, *Thalictrum flavum*, *Trollius europaeus*) и крупные злаки (*Alopecurus pratensis*, *Calamagrostis canescens*, *Milium effusum*). Также в составе травостоя встречаются *Galium boreale*, *Geum rivale*, *Lathyrus pratensis*, *Saussurea alpina*, *Rumex acetosa*, *Veronica longifolia*, *Vicia sylvatica*, *Viola epipsila*, реже *Astragalus frigidus*. Иногда значительные по площади заросли образует вид, внесенный в Красную книгу Архангельской области, – *Paeonia anomala* [52]. Моховой ярус развит слабо и представлен в основном видами рода брахитециум (*Brachythecium salebrosum*, *B. rivulare*), *Sciuro-hypnum starkei*, *Plagiomnium ellipticum*.

Луговые сообщества карстовых логов БКП являются природными образованиями, длительное время устойчиво сохраняющими признаки лугового типа растительности. Луга формируются на редких для региона почвах – дерново-подзолистых с микропрофилем подбура [85].

Пустоши. Сообщества пустошей отличаются слабым развитием яруса трав и высоким проективным покрытием лишайников и зеленых мхов. Они приурочены к склонам карстовых логов и крупных воронок, а также занимают лишённые древесной растительности плоские и широкие хорошо дренированные участки в «верховьях» крупных карстовых логов («сухие доли»).

На склонах логов южной и юго-западной экспозиции, на сухих почвах с легким гранулометрическим составом, встречаются сообщества *злаково-разнотравных мохово-лишайниковых пустошей*. Видовое разнообразие таких сообществ относительно высокое и составляет около 20 видов сосудистых растений. В качестве доминантов выступают лишайники, мхи и олиготрофные злаки (*Avenella flexuosa* и *Festuca ovina*). Могут встречаться единичные особи кустарников: *Juniperus sibirica*, *Rosa acicularis*, *R. majalis*. ПП травяно-кустарничкового яруса от 30 до 50%, высота около 25 см. Из разнотравья обычны *Angelica sylvestris*, *Antennaria dioica*, *Campanula rotundifolia*, *Carex ornithopoda*, *Dianthus superbus*, *Hieracium pilosella*, *Leucanthemum vulgare*, *Solidago virgaurea*, *Trollius europaeus*; часто встречается кустарничек *Arctostaphylos uva-ursi*. Не редко в этих фитоценозах произрастает *Pulsatilla patens* – вид, внесенный в Красную книгу Архангельской области [52]. Мохово-лишайниковый ярус развит хорошо (ПП до 65%), образован зелеными мхами (преимущественно *Pleurozium schreberi*) и лишайниками. Среди лишайников обычны *Cladonia stellaris*, *C. rangiferina*, *C. arbuscula* и *C. deformis*.

К участкам «сухих долов» приурочены пустошные сообщества с хорошо выраженным кочковатым микрорельефом (ил. 10, цв. вкл.). На некоторых участках здесь произрастает *Betula pubescens subsp. czerepanovii*, имеющая кустовидную форму, встречаются сильно угнетенные ели, регулярно обмерзающие, поэтому не достигающие сколько-нибудь значительной высоты. В травяно-кустарничковом ярусе (ПП низкое – 20–25%, средняя высота около 10 см) преобладает *Avenella flexuosa*. Ей сопутствуют кустарнички *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* (реже *V. uliginosum*). Из травянистых растений встречаются *Cirsium heterophyllum*, *Ranunculus boreale*, *Solidago virgaurea*, *Veronica longifolia*, *Viola rupestris*. Кочки высотой 20–30 см, образованы мхами и лишайниками. Видовое богатство сообществ составляет около 15 видов. В почти сплошном мохово-лишайниковом покрове (ПП до 85%, высота около 10 см) преобладают *Cladonia stellaris*, *C. rangiferina*, *C. arbuscula*, а также зеленые мхи *Polytrichum commune* и *P. juniperinum*. Характерны *Cetraria islandica* и разнообразные палочковидные кладонии.

Растительные сообщества карстовых логов уникальны для таежной зоны Архангельской области, физиономически они близки к сообществам, характерным для высокогорных и лесотундровых территорий. В составе их флоры встречается ряд экстразональных видов, отмечены редкие и находящиеся под угрозой исчезновения растения: *Dracocephalum ruyschiana*, *Epipactis atrorubens*, *Gentiana verna*, *Paeonia anomala*, *Pulsatilla patens*. В условиях активного освоения и разработки месторождений полезных ископаемых в западной части плато изучение и охрана растительных сообществ карстовых логов требуют особого внимания.

2.3. Растительность Котужского ключевого участка (центральная часть Беломорско-Кулойского плато)

2.3.1. Леса

Территория Котужского ключевого участка характеризуется меньшим уровнем абсолютных высот, по сравнению с другими районами БКП, и покрыта более мощной толщей четвертичных песчаных отложений. Здесь ослаблены эрозионные процессы, а проявления карста имеют более локальный характер, вследствие чего меньше распространена *Larix sibirica*. Это понижение в цен-

тре БКП, в том числе и Котужский ключевой участок, обозначают на картах растительности как область сосновых лесов [47, 48]. Их флора небогата, и существенный вклад в формирование ее разнообразия вносят леса других формаций, тоже произрастающие здесь.

Как и в разделе 2.2.1, для Котужского участка, изложение характеристик групп типов леса построено с учетом их приуроченности к позициям ландшафта: сначала леса междуречий, затем речных долин, далее речных пойм и берегов озер. Для некоторых наиболее подробно изученных в Котужском участке групп типов флористический состав и эколого-ценотическая структура представлены в табл. 8 раздела 2.4.1 (вместе с группами типов леса Лептопальского участка – в целях экономии места).

На центральных частях междуречий, занимающих в ландшафтах ограниченные площади, произрастают леса с преобладанием ели: на моренных грядах – кустарничково-зеленомошные, в междуречных ложбинах – кустарничково-сфагновые.

Березово-еловые кустарничково-зеленомошные леса – *Betuleto-Piceeta fruticoso-hylocomiosa* (3 описания). Произрастают на подзолах или глееподзолистых почвах. Формула древостоя обычно 6Е4Б(+С), высота – 15–18 м, сомкнутость полога – 0,5. Ярус подроста и подлеска обычно редкий (сомкнутость не более 0,1), подрост представлен *Picea obovata* и *Betula pubescens*, реже *Salix caprea* (в двух сообществах) и *Populus tremula* (в одном сообществе). В подлеске – *Juniperus communis* и *Sorbus aucuparia*. ПП травяно-кустарничкового яруса обычно составляет 60–65%, в нем со-доминируют *Vaccinium myrtillus* (2–3), *V. vitis-idaea* (2), *V. uliginosum* (2), постоянно присутствует *Empetrum hermaphroditum* (1), реже – *Ledum palustre* +–1). Дополняют этот ярус мезофильные олиготрофные и мезотрофные виды таежного мелко-травья (+): *Avenella flexuosa*, *Melampyrum pratense*, *M. sylvaticum*, *Linnaea borealis*, *Luzula pilosa*, *Trientalis europaea*, *Lycopodium annotinum*, *Equisetum sylvaticum*, *Solidago virgaurea*; однократно отмечен ксеромезофильный мезотрофный вид *Carex digitata*. ПП мохово-лишайникового яруса варьирует от 40 до 90%, в нем содоминируют *Hylocomium splendens* (2–3) и *Polytrichum commune* (2–3), менее обилен *Pleurozium schreberi* (2). В двух сообществах отмечен *Sphagnum capillifolium* (+–1) и ассектаторы *Dicranum scoparium* и *Ptilidium pulcherrimum*. Напочвенные лишайники отсутствуют. Еловые леса с таким характером напочвенного покрова рассматривают в качестве зональных для северной тайги

и обозначают как черничные: *Piceetum hylocomioso-myrtillosum* [42], *Piceetum empetroso-myrtillosum* [41], *Piceetum myrtillosum* в черничной серии кустарничково-зеленомошного цикла [35], тип ельник черничный [53], асс. ельник зеленомошный и чернично-зеленомошный ([57] с очень малым участием *Polytrichum commune* и без сфагновых мхов), асс. *Empetro-Piceetum sphagnetosum* Morozova et al. 2008 [56].

Березово-еловые леса с сосной кустарничково-сфагновые – *Betuleto-Piceeta fruticuloso-sphagnosa* (4 описания; при составлении характеристики учтены еще 2 описания из Кепинского участка). Сообщества произрастают на болотных низинных обедненных торфяно-глеевых почвах. Высота древостоя обычно 12–14 м, сомкнутость 0,3–0,5. Формула древостоя варьирует в пределах группы от 6Е4Б и 6Е4Б+С до 7Б3Е+С и 6С3Е1Б. Участие *Pinus sylvestris* характерно для тех сообществ, которые расположены по краям болот (в Кепинском участке на междуречьях описаны заболоченные леса с преобладанием этого вида, а в Котужском участке – с единичными деревьями). Сомкнутость яруса подроста и подлеска зависит преимущественно от количества подроста *Picea obovata* и *Betula pubescens*: может достигать 0,2, но обычно бывает менее 0,1. В подлеске часто произрастает *Salix glauca* (III класс); однократно отмечена *Betula pubescens* subsp. *czerepanovii*; еще некоторые виды – *Salix myrsinifolia*, *Juniperus communis*, *Rosa acicularis* – отмечены тоже однократно: на экотоне между кустарничково-сфагновыми и кустарничково-зеленомошными лесами, где присутствие этих видов повысило сомкнутость яруса подроста и подлеска до 0,3. ПП травяно-кустарничкового яруса варьирует от 20 до 60%. В нем обычно преобладают олиготрофные кустарнички: *Vaccinium uliginosum* (V класс, +–2), *Empetrum hermaphroditum* (V, +–2) или *Betula nana* (V, +–2); присутствуют *Vaccinium vitis-idaea* (V, +–2) и *V. myrtillus* (V, +–2), реже – *Ledum palustre* (III, +–1). Типичные кустарнички олиготрофных болот встречаются реже (балл +): *Oxycoccus palustris* (II), *Chamaedaphne calyculata* (II), *Andromeda polifolia* (I). Из трав иногда доминирует *Rubus chamaemorus* (V, +–2), а также бывает заметно участие олиготрофных осоковых (+–1) – *Carex globularis* (V), *C. paupercula* (I), *Eriophorum vaginatum* (II). Из видов таежного мелкотравья присутствуют только некоторые, на положении ассектаторов: *Equisetum sylvaticum* и *Melampyrum pratense* (IV), *Lycopodium annotinum*, *Linnaea borealis*

и *Avenella flexuosa* (I). III мохово-лишайникового яруса – 60–95%. В нем господствуют сфагновые мхи: *Sphagnum angustifolium* (IV, 3–4) и/или *S. russovii* (II, 3), *S. balticum* (I, 2), *S. centrale* (I, 2), как примесь отмечен *S. capillifolium* (II, 1). Содоминирует обычно *Polytrichum commune* (IV, 2–3); отмечен *Aulacomnium palustre* (III). К валежу или другим повышениям микрорельефа приурочены мезофильные мхи таежных лесов – *Pleurozium schreberi* (V, +–1), асектаторы: *Hylocomium splendens* (III, +), виды рода *Dicranum* (II, +) и изредка лишайники рода *Cladonia* (+). Отличия этих сообществ от березово-еловых кустарничково-сфагновых лесов с сосной и лиственницей в таких же заболоченных местоположениях на междуречьях (см. раздел 2.2.1) хотя и не выражены резко, но указывают на ухудшение дренажа: здесь отсутствует *Larix sibirica*, меньше покрытие *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus*, более разнообразен набор олиготрофных болотных кустарничков. Из-за ограниченного материала и сборного характера этой группы кустарничково-сфагновых хвойных лесов она только отчасти соотносится с синтаксонами подобных лесов у других авторов [35, 55]. Самые подходящие аналоги для еловых лесов, отнесенных к ней, – типы ельник сфагновый [53], ельник чернично-сфагновый и ельник багульниково-сфагновый [54].

Березово-еловые леса с сосной травяно-сфагновые – *Betuleto-Piceeta herboso-sphagnosa* (3 описания; при составлении характеристики учтено еще 1 описание из Кепинского участка). Эти сообщества приурочены к окраинам открытых водораздельных болот, подножиям пологих склонов невысоких моренных гряд; произрастают на болотных низинных торфяно-глеевых почвах. Они отличаются от отнесенных к предыдущей группе заболоченных лесов с участием *Pinus sylvestris* более высоким видовым разнообразием за счет присутствия травянистых видов, свойственных мезотрофным и евтрофным болотам или влажным лугам. Разнообразие состава древостоя – от 8Е2Б до 7Б2Е1С. Высота древостоя в разных сообществах варьирует от 12 до 17 м; сомкнутость полога древостоя – 0,3–0,5. Сомкнутость яруса подроста и подлеска – 0,1–0,3; его формируют подрост *Picea obovata* и *Betula pubescens* (сомкнутость каждого из видов менее 0,1), *Salix phylicifolia* (до 0,1), *Juniperus communis* (до 0,2); *Salix glauca*, *S. lapponum* или *S. myrsinites*, однократно отмечены *S. myrsinifolia*, *Rosa acicularis*, *Lonicera pallasii*, подрост *Pinus sylvestris*. III травяно-

кустарничкового яруса варьирует в диапазоне 40–90%. В нем может доминировать *Filipendula ulmaria* (1–3), содоминантами (1–2) бывают *Bistorta major*, в некоторых сообществах – *Trollius europaeus*, *Geum rivale*, *Menyanthes trifoliata*. Заметный вклад (обилие 1–2 балла) в структуру яруса вносят: травянистые виды болот – *Rubus chamaemorus* (V), *Comarum palustre* (III), *Equisetum palustre* (IV), *Carex rhynchophylla* (однократно); виды высокотравья – *Aconitum septentrionale* (III), *Calamagrostis langsdorfii* (III), *Chamaenerion angustifolium* (IV), *Cirsium heterophyllum*; некоторые виды таежного мелкотравья – *Geranium sylvaticum* (IV), *Saussurea alpina* (IV). К тем же группам относятся разнообразные травянистые виды-ассектаторы: V класс – *Trientalis europaea*, *Carex loliacea*, IV класс – *Pyrola rotundifolia*, III класс – *Carex cespitosa*, *C. cinerea*, *Viola epipsila*, *Caltha palustris*, *Angelica sylvestris*, *Linnaea borealis*, однократно отмечены *Crepis sibirica*, *Listera ovata* и *Parnassia palustris*. Набор кустарничков разнообразен, но невелико их участие в ярусе: *Vaccinium vitis-idaea* (V, +–1), *V. uliginosum* (однократно, 1), ассектаторы *Empetrum hermaphroditum* (IV), *V. myrtilloides* (III), однократно – *Ledum palustre*, *Betula nana* и *Oxycoccus palustris*. Мезофильные лесные виды трав и кустарничков приурочены к пристволовым повышениям деревьев и к валежу. Чаще всего III мохово-лишайниковый ярус составляет 65–80% с обилием в нем *Sphagnum warnstorffii* 4 балла (при господстве березы в древостое – 25% и 2 балла соответственно). Заметное участие в этом ярусе также могут принимать: IV класс – *Rhytidiadelphus triquetrus* (+–2) и *Climacium dendroides* (+–1), III класс – *Pseudobryum cinclidioides* (+–2), однократно – *Plagiomnium elatum* и *Sphagnum angustifolium* (1). Отмечены ассектаторы *Calliergon cordifolium* (IV), *Aulacomnium palustre* (III) и *Sphagnum centrale* (однократно, +); на валеже – *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi* (IV, +). Не отмечен *Polytrichum commune*. В эту группу типов условно объединены сходные по местоположению сообщества мезотрофных болотных лесов, отнесенные другими авторами к различным синтаксонам. Леса с преобладанием ели – к типу ельник вахтово-сфагновый [53, 54] или же типу ельников таволговых с аконитом [там же]; с преобладанием березы – к асс. березняков вахтово-сфагновых [80, 82] или же типу березняков сфагново-вахтовых [54]. Объединяет еловые и березовые редколесья похожего состава асс. *Pino sylvestris-Sphagnetum warnstorffii* Smagin 1999 [87].

По краям междуречий и на пологих террасах рек и озер произрастают кустарничково-зеленомошные леса с преобладанием сосны или ели, а также распространены сосновые лишайниково-зеленомошные леса. Кроме того, встречаются некоторые более богатые по видовому составу сообщества: мелкотравно-кустарничково-зеленомошные леса с преобладанием ели, высокотравно-зеленомошные леса с различными доминантами древостоя, мелкотравно-зеленомошные и высокотравные осинники.

Лиственнично-еловые кустарничково-зеленомошные леса с березой и сосной – *Lariceto-Betuleto-Piceeta fruticoso-hylocomiosa* (табл. 8: 1, 12 описаний) флористически и по структуре сходны с сообществами этой же группы типов, описанными в Кепинском участке на таких же ландшафтных позициях (см. раздел 2.2.1). В системе Д.Н. Сабурова [35] такие леса, как и водораздельные ельники без лиственницы, отнесены к асс. ельника черничного *Piceetum myrtillosum*. Некоторое отличие от долинных лесов Кепинского участка заключается в том, что в сообществах Котужского участка реже встречается *Larix sibirica* в древостоях (III класс константности), что может быть связано с более глубоким залеганием кальцийсодержащих почвообразующих пород на территории последнего.

Сосняки лишайниково-зеленомошные – *Pineta cladinoso-hylocomiosa* (табл. 8: 2, 6 описаний). Описаны на подзолах, у которых в верхней части профиля обычно присутствуют угли – следы прошлых пожаров. В настоящее время на территории Котужского участка большинство таких лесов замещены еще не заросшими гарями. Формулы древостоя варьируют от 10С до 5СЗЕ2Б; сомкнутость крон – 0,3–0,5; высота деревьев 16 м. Сомкнутость яруса подроста и подлеска – 0,1–0,2. В подросте преобладает *Picea obovata* (сомкнутость до 0,15), единично также представлены *Betula pendula* и *Pinus sylvestris* (IV класс) и *Larix sibirica* (в двух сообществах). Ассектаторы подлеска – *Sorbus aucuparia* (III класс), реже *Juniperus communis* и *Rosa acicularis*. Меньше чем в лишайниковых сосняках Кепинского участка сформирован травяно-кустарничковый ярус: ПП 10–35%. В нем наиболее обильны *Vaccinium vitis-idaea* (2) и *V. myrtillus* (1–2); обычен *Calluna vulgaris* (+–1); наиболее олиготрофные кустарнички отмечены не очень часто: *Empetrum hermaphroditum* (+–1), ассектаторы *Ledum palustre* и *Vaccinium uliginosum*. Исключительно беден набор травянистых видов-ассектаторов: *Avenella flexuosa* (IV класс), а также одно-

кратно встреченные *Linnaea borealis*, *Luzula pilosa*, *Chamaenerion angustifolium*, *Carex globularis*. ПП мохово-лишайникового яруса 80–95%, в нем константны (V класс) и содоминируют в разных соотношениях *Pleurozium schreberi* (2–4) и лишайники: *Cladonia stellaris* (2–4), *C. rangiferina* (2–3). Реже встречены *C. mitis* (III, 2), *C. arbuscula* (1–2), *C. gracilis* (+), из мхов: *Hylocomium splendens* (IV, +–2), *Dicranum majus* (+–1), ассектаторы *D. polysetum* и *D. scoparium*. Наиболее подходящие по флористическому составу и структуре аналоги, описанные другими исследователями: для группы в целом – типы сосняк лишайниковый [68] и (в меньшей степени) сосняк вересковый [53], а для сообществ с преобладанием видов *Cladonia* – асс. ***Pinetum cladinosum*** [42], сосняк воронично-брусничный лишайниково-зеленомошный ***Empetro-Vaccinio-Pinetum*** var. ***Hylocomium splendens*** [67]. По сравнению с низкогорными лишайниково-зеленомошными сосняками Лапландского заповедника [66, 69], сосняки Котужского участка БКП беднее псаммофильными и аркто-альпийскими видами сосудистых растений и лишайников. В связи с отсутствием целого ряда видов сосудистых растений (кальцефильных, мезотрофных таежных и боровых) они мало соответствуют соснякам лишайниковой и брусничной серии у Д. Н. Сабурова [35], то есть не демонстрируют специфику закарстованных территорий. Постоянство подроста ели и ее присутствие в древостое некоторых сообществ позволяет предполагать, что бедные видами кустарничково-зеленомошные елово-сосновые леса способны восстановиться в таких местоположениях при длительном отсутствии пожаров.

Сосняки кустарничково-зеленомошные – ***Pineta fruticoso-hylocomiosa*** (таблица 8: 3, 7 описаний). Тоже описаны на подзолах со следами пожаров. Древостой сформирован *Pinus sylvestris*: формула состава 10С (единичные деревья *Picea obovata*, *Betula pubescens* или *Larix sibirica* редки), высота древостоя в разных сообществах – 18–22 м, сомкнутость полога обычно 0,3–0,4 (до 0,6). В подросте – *Picea obovata* (сомкнутость крон до 0,25), *Pinus sylvestris* (менее 0,1), *Betula pubescens* (аналогично). Необильны и виды подлеска – *Juniperus communis*, *Rosa acicularis*, *Sorbus aucuparia*. Общая сомкнутость яруса подроста и подлеска – 0,2–0,4. ПП травяно-кустарничкового яруса варьирует в диапазоне 20–70%. Его основу создают доминирующие константные кустарнички: *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и *Empetrum hermaphroditum*; из других кустарничков обычен *Calluna vulgaris*,

более редок – *Ledum palustre*. Набор ассектаторов из синузии таежного мелкотравья очень ограниченный: *Avenella flexuosa*, *Linnaea borealis*, *Lycopodium annotinum*, *Solidago virgaurea*, *Melampyrum pratense*. ПП мохово-лишайникового яруса – 60–95%. В большинстве сообществ в нем доминирует *Pleurozium schreberi*, также вносят заметный вклад в структуру яруса *Hylocomium splendens*, лишайники *Cladonia rangiferina*, *C. stellaris*. Нередко присутствуют *Dicranum polysetum* и *D. majus*. Такие бедные видами сообщества можно отнести к асс. сосняков чернично-зеленомошных ***Pinetum hylocomioso-myrtillosum*** В.Н. Андреева [42], выделенной исключительно по доминантному принципу. Прослеживается определенное сходство с видовым составом асс. ***Pinetum empetroso-myrtillosum*** Zinserling 1932 [66]. С точки зрения других классификационных систем, использующих группы дифференцирующих видов, кустарничково-зеленомошные сосняки Котужского участка занимают промежуточное положение между брусничными и черничными ассоциациями и типами [53, 55, 68, 69], поскольку не включают видов, необходимых для более точной диагностики. В системе эколого-флористической классификации с этой группой типов более всего сходны производные от зональных северотаежных ельников сосняки из асс. ***Empetro-Piceetum typicum*** (Sambuk 1932) Morozova 2008 var. ***Pinus sylvestris*** [56]. Выявленное в сосняках Котужского участка низкое флористическое богатство обусловлено, возможно, не только почвенными условиями, но и ограниченным поступлением диаспор в ходе послепожарной демутиации [71, 74]. Можно предполагать для них, как и для предыдущей группы типов, постепенное повышение участия ели в древостое в ходе дальнейшей демутиации при отсутствии пожаров.

Березово-еловые леса с лиственницей и сосной кустарничково-зеленомошные – *Betuleto-Piceeta fruticoso-hylocomiosa* (3 описания; также учтено 1 описание из Летопальского ключевого участка). Произрастают на подзолах. Формулы древостоя – от 8Е2Б2 до 6Е2Б1Лс1С. Высота – 22 м у *Picea obovata*, 18 м у *Betula pubescens*, 24 м у *Larix sibirica* и *Pinus sylvestris*; сомкнутость крон 0,5–0,6. В ярусе подроста и подлеска (общая сомкнутость 0,1–0,2) доминирует подрост *Picea obovata*, есть подрост *Betula pubescens*, а также в некоторых сообществах – *Salix caprea* или *Populus tremula*. В подлеске отмечены *Juniperus communis*, *Rosa acicularis*, *Sorbus aucuparia*. ПП травяно-кустарничкового яру-

са варьирует от 40 до 70%. Кустарнички представлены *Vaccinium myrtillus* (1–3), *V. vitis-idaea* (2), однократно были отмечены ассектаторы *V. uliginosum* и *Arctostaphylos uva-ursi*. Кроме *Vaccinium myrtillus*, бывает доминантом *Gymnocarpium dryopteris* (1–3). Относительно разнообразен набор мезотрофных видов таежного мелкотравья: *Geranium sylvaticum* (+–2), *Maianthemum bifolium* (1), ассектаторы – *Melampyrum sylvaticum*, *Equisetum pratense*, *Solidago virgaurea*, *Vicia sylvatica*, дважды – *Chamaepericlymenum suecicum* и однократно – *Oxalis acetosella*. Олиготрофные виды таежного мелкотравья – *Avenella flexuosa* (+–2), *Trientalis europaea* (1), ассектаторы *Linnaea borealis*, *Orthilia secunda*, *Equisetum sylvaticum*, *Luzula pilosa*, *Lycopodium annotinum*. Дополнительно повышают видовое разнообразие еще некоторые травянистые ассектаторы: мезотрофные из мелкотравья – *Lathyrus vernus*, *Carex digitata*; виды высокотравья *Cirsium heterophyllum*, *Chamaenerion angustifolium*, изредка *Trollius europaeus* или *Milium effusum*. ПП мохово-лишайникового яруса варьирует от 30 до 70%. Доминирует *Hylocomium splendens* (2–3), содоминантами могут быть *Pleurozium schreberi* (1–3) и *Polytrichum commune* (2); иногда присутствует *Rhytidiadelphus triquetrus* (1), в некоторых сообществах – ассектаторы *Ptilium crista-castrensis*, виды родов *Dicranum* и *Plagiothecium*. Напочвенных лишайников нет. Наиболее подходящие аналоги – тип ельник кисличный [53] и асс. ельник мелкотравно-черничный ***Piceetum trientaloso-myrtillosum*** (в составе черничной серии) [35], которая синонимизирована с асс. ***Linnaeo borealis–Piceetum*** (Caj. 1921) К.-Lund 1962 ***myrtilletosum*** К.-Lund 1962 [56]. Ельники без лиственницы соответствуют асс. ***Piceetum dryopteridetosum*** из группы ***Piceeta hylocomiosa*** [41], а также асс. ***Piceetum linnaeo-hylocomiosum*** и ***P. equiseto-hylocomiosum*** [42]. В условиях слабого проявления карстовых и эрозионных процессов в ландшафтах Котужского участка вытеснение елью лиственницы из лесов этой группы, видимо, неотвратимо.

Вместе с предыдущей группой типов интересно упомянуть о присутствии в Котужском ключевом участке березовых лесов, сходных по видовому составу и эколого-ценотической структуре с произрастающими на северо-западе Европы березняками с высоким обилием кустарничков и дерена шведского *Chamaepericlymenum suecicum* [75]. Несмотря на то, что в настоящее время имеется только одно описание, особенности такого березняка позволяют охарактеризовать на его примере группу типов Бере-

зовые леса мелкотравно-кустарничково-зеленомошные – *Betuleta parviherboso-fruticuloso-hylocomiosa*. Сообщество описано Е.Ю. Чураковой 20.07.2014 в приозерной котловине оз. Боровского (65°38'07,1" с.ш.; 42°25'23,0" в.ш.), в нижней части склона озерной террасы, на подзоле. Формула древостоя – 10Б, высота – 16 м, сомкнутость крон 0,6. Характеристики яруса подроста и подлеска очень сходны с описанными в предыдущей группе: общая сомкнутость 0,2, доминирует подрост *Picea obovata*, есть подрост *Betula pubescens*, в подлеске отмечены *Juniperus communis*, *Rosa acicularis*, *Sorbus aucuparia*. ПП травяно-кустарничкового яруса – 60%. Кустарнички представлены только *Vaccinium myrtillus* (2) и *V. vitis-idaea* (2), с которыми содоминирует *Chamaepericlymenum suecicum* (2). Довольно обильны *Geranium sylvaticum* (2) *Solidago virgaurea* (1) и *Trientalis europaea* (1). Травянистые ассектаторы: вид высокоотравья *Chamaenerion angustifolium*, кальцефильные и мезотрофные виды мелкотравья *Lathyrus vernus*, *Rubus saxatilis*, *Carex digitata*, *Melampyrum sylvaticum*, *Equisetum pratense*; олиготрофные виды таежного мелкотравья – *Melampyrum pratense*, *Linnaea borealis*, *Orthilia secunda*, *Lycopodium annotinum*, *Luzula pilosa*. ПП мохово-лишайникового яруса 25%, в нем содоминируют *Hylocomium splendens* (2) и *Polytrichum commune* (2), как примесь (+) отмечены *Pleurozium schreberi*, *Dicranum majus* и *D. scoparium*. Это сообщество можно соотнести с черничной серией в цикле кустарничково-зеленомошных лесов Д.Н. Сабурова, хотя березняки в составе этой серии не описаны. Также это сообщество сходно по общему флористическому составу с некоторыми березняками синтаксона *Cornus-Myrtillus* type var. *Lastrea* [75], несколько меньше – с асс. *Corno-Betuletum* [88] и *Geranio-Betuletum* [89]. Но его отличие от всех этих западноевропейских синтаксонов – присутствие подроста ели. Произрастая в подзоне северной тайги, оно должно рассматриваться как производное от ельника и медленно демутирующее. Ранее А.М. Леонтьев [41] отмечал на БКП северо-восточнее (Приморский геоботанический район, бассейн р. Нижи) пойменные разнотравные березняки с господством дерена. Согласно его описанию, они больше похожи на асс. *Geranio-Betuletum*, но тоже отличаются от нее присутствием ели и в подросте, и в древостое (единичные, но самые высокие деревья).

Произрастающие на террасах речных долин высокотравно-зеленомошные леса с древостоем смешанного состава (3 описания) флористически очень сходны с группой типов Лиственнично-

еловые с сосной и березой высокотравно-зеленомошные леса – *Lariceto-Betuleto-Piceeta magnoherboso-hylocomiosa*, описанной для Кепинского участка (см. раздел 2.2.1). Но состав их древостоев отражает ландшафтную специфику Котужского участка и/или историю прошлых нарушений: два из выявленных сообществ – это березово-еловые леса без *Larix sibirica*. В третьем сообществе отсутствует *Picea obovata*, оно представляет собой березово-сосновый лес с *Larix sibirica*, и, возможно, заслуживает выделения в особую группу типов, для описания которой материала пока недостаточно.

На краевых частях междуречий и террасах речных долин также описано несколько лесных сообществ с большим участием *Populus tremula* в древостое; они распространены в Котужском ключевом участке более широко, чем в Кепинском и Летопальском участках. Для Тимана такие леса не описаны [42, 80]. Внимание к их характеристикам и ценотическому разнообразию обусловлено тем, что они могут служить в настоящее время или в будущем местообитаниями для редких и охраняемых видов [90]. Сообщества, выявленные в Котужском ключевом участке БКП, можно отнести к двум группам типов.

Осиново-еловые леса высокотравные – *Populeto-Piceeta magnoherbosa* (1 описание на серогумусовой оподзоленной остаточно-карбонатной почве – классификация по [15]; также учтено одно описание, выполненное в Летопальском ключевом участке на мелкой подзолистой почве). Формулы древостоя 6ОсЗЕ1Б+Лс и 4ОсЗЕЗБ+Лс+С. Высоты древостоев 18–20 м и 20–23 м; сомкнутость полога 0,6–0,7. Общая сомкнутость яруса подроста и подлеска не превышает 0,1. Подрост представлен *Picea obovata* (сомкнутость менее 0,1) и *Populus tremula* (одиночные экземпляры). В подлеске отмечены *Lonicera pallasii*, *Rosa acicularis*, *Juniperus communis*, некоторые кальцефилы – *Daphne mezereum*, виды *Cotoneaster*. Травяно-кустарничковый ярус развит мощно – общее проективное покрытие 80–95%. Доминирует *Aconitum septentrionale* (2–3) или с ним содоминируют (1–2 балла) виды мелкотравья – *Rubus saxatilis*, стелющаяся форма *Atragene sibirica*, а также кустарничек *Vaccinium vitis-idaea*. Менее обильные виды высокотравья – *Thalictrum minus* s.l., *Milium effusum*, *Trollius europaeus*, *Veratrum lobelianum*, *Chamaenerion angustifolium*, охраняемый вид *Paeonia anomala*, *Calamagrostis langsdorfii*, *Angelica sylvestris*, *Conioselinum tataricum*. Присутствует как ас-

сектатор кустарничек *Vaccinium myrtillus* (в обоих сообществах). Виды таежного мелкотравья разнообразны, но не обильны (+–1): *Oxalis acetosella*, *Geranium sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Maianthemum bifolium*, *Pyrola rotundifolia*, *Solidago virgaurea*; асектаторы – *Rubus arcticus*, *Moehringia lateriflora*, *Vicia sylvatica*, *Ranunculus monophyllus*, *Linnaea borealis*, *Saussurea alpina*, *Trientalis europaea*, *Orthilia secunda*, *Carex vaginata*, *Luzula pilosa*, *Avenella flexuosa*. Присутствует набор кальцефильных и мезотрофных видов мелкотравья (+–1): *Melica nutans* и *Lathyrus vernus*, *Fragaria vesca* (однократно), асектаторы – *Galium boreale*, *Carex digitata*, *Equisetum scirpoides*. ПП напочвенных мхов – не более 15%; напочвенных лишайников нет. Из бриевых мхов отмечены *Rhytidiadelphus triquetrus* (+–2), реже *Hylocomium splendens* (+–1) и *Cirriphyllum piliferum* (+). На основе флористического состава эти сообщества должны быть отнесены в разнотравную серию Д.Н. Сабурова [35] (цикл кустарничково-травяных лесов), для которой автор указывает возможность формирования лесов с большим участием осины после нарушений. Аналогом являются некоторые сообщества, упоминаемые в характеристике асс. осинников аконитовых [80] как дренированные, но они, судя по особенностям их флористического состава, видимо, произрастают в более южной подзоне. В системе эколого-флористической классификации такие сообщества, как и еловые леса, относятся к асс. *Aconito septentrionalis-Piceetum obovatae typicum* [81]. В настоящее время восстановление еловых лесов заторможено господством в нижних ярусах высокотравья, препятствующего поселению подроста ели на почве, и недостатком валежа, на котором этот подрост мог бы приживаться вместо почвы. Видимо, до начала выпадения старых деревьев осины из древостоя поступательная динамика ценопопуляций ели будет невозможна, но затем возобновится одновременно с формированием в окнах распада корнеотпрыскового подроста осины. В случае слабой выраженности склоновых и эрозионных процессов светлохвойные лесообразователи, подрост которых обычно не поселяется на валеже, будут утрачивать свои позиции в таких сообществах по мере выпадения современных деревьев (это вероятно в сообществе Летопальского участка на очень пологом склоне озерной террасы). В Котужском участке лес с участием осины был описан в верхней части крутого склона долины р. Большой Турьи, на маломощной почве (индикатор осыпаний). В таких ландшафтных условиях существует вероятность хотя бы

эпизодического поселения подроста лиственницы в окнах распада и ее дальнейшего сохранения в составе сообщества в небольшом количестве.

Осинники кустарничково-зеленомошные – *Populeta fruticoso-hylocomiosa* (2 описания на террасах оз. Боровского). Эти сообщества описаны на иллювиально-гумусово-железистых мелких подзолах. Формула древостоя 70с2Б1Лс+С. Общая сомкнутость полога древостоя – 0,6–0,7; высота – 18–20 м. Ярус подроста и подлеска достаточно развитый: общая сомкнутость 0,2, причем доминирует в нем подрост *Picea obovata*. Также есть немногочисленный подрост *Betula pubescens*, *Populus tremula* и единичные экземпляры подроста *Larix sibirica* (в одном из сообществ). В подлеске отмечены *Juniperus communis*, *Lonicera pallasii*, *Rosa acicularis*, *Sorbus aucuparia*. ПП травяно-кустарничкового яруса варьирует от 30 до 70%. Доминирует кустарничек *Vaccinium myrtillus* (2–3), еще отмечены кустарнички: в одном из сообществ – *V. vitis-idaea* (2), в другом – *V. uliginosum* (1). Остальные виды в этом ярусе малообильны и относятся преимущественно к группе таежного мелкотравья: *Solidago virgaurea* (1), *Lycopodium annotinum* (1), ассектаторы – *Avenella flexuosa*, *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*, *Melampyrum sylvaticum* и единственный представитель высокоотравья *Chamaenerion angustifolium*. Однократно отмечены ассектаторы *Luzula pilosa*, *Vicia sylvatica*, *Listera cordata* и мезотрофные виды *Melica nutans* и *Lathyrus vernus*. ПП напочвенных мхов не превышает 30%; напочвенных лишайников нет. Доминирует в этом ярусе *Hylocomium splendens* (2), в одном из сообществ с ним содоминирует *Polytrichum commune* (2 балла – в сообществе с подростом *Larix sibirica* и небольшим покрытием *Vaccinium myrtillus*). Отмечены ассектаторы *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Pleurozium schreberi* и *Dicranum majus*. Флористический состав таких сообществ сходен с асс. мелкотравно-черничного ельника *Piceetum trientaloso-myrtillosum* в черничной серии у Д.Н. Сабурова [35] и аналогичен типу ельник кисличный [53]. Есть основания рассматривать осинники кустарничково-зеленомошные как производные от этих еловых лесов в результате восстановления после нарушений. Довольно большое количество подроста ели позволяет предполагать, что исходные еловые леса будут постепенно восстанавливаться на месте этих сообществ по мере выпадения осины из древостоя, хотя лиственница, возможно, будет утрачена в восстановившихся лесах. Известные в Республике Коми сообще-

ства асс. осинник чернично-зеленомошный на суглинистых оподзоленных почвах [80] (тип осинники зеленомошные) отличаются от обсуждаемых более бедным составом сосудистых растений на фоне почти сплошного покрова таежных бриевых мхов; вероятно, в этих случаях восстановление лесов после нарушений происходит менее полноценно. В Республике Карелия не описаны аналогичные осинники в северной тайге, а среднетаежный тип осинник разнотравно-черничный гораздо богаче травянистыми видами, например включает *Convallaria majalis* и *Aegopodium podagraria* [68].

В Котужском ключевом участке у р. Сояны развита высокая пойма с краткопоемным режимом весеннего заливания. На ней произрастают Березово-еловые леса высокотравные – *Betuleto-Piceeta magnoherbosa* того же облика и состава, что и описанные в Кепинском ключевом участке (раздел 2.2.1) пойменные сообщества этой группы. Однако из Котужского участка пока имеется только одно подробное описание этих лесов.

Кроме того, на высокой пойме р. Сояны (поблизости от устья р. Хопы) был описан пойменный лес из группы типов Осинники высокотравные – *Populeta magnoherbosa*, произрастающий на аллювиальной дерновой суглинистой почве. От сообществ, известных в предыдущей группе типов, он отличается, помимо состава древостоя, меньшим вкладом гигрофильного высокотравья в структуру травяно-кустарничкового яруса. *Populus tremula* – основной лесообразователь, формирующий ярус древостоя высотой 19 м и сомкнутостью 0,6; также в древостое единична *Betula pubescens*. В подросте отмечена только *Betula pubescens*, в подлеске – ассектаторы *Lonicera pallasii*, *Rosa acicularis* и *Rubus idaeus*; общая сомкнутость яруса подроста и подлеска – 0,2. В травяно-кустарничковом ярусе (ПП 70%) набор мезофильных видов высокотравья разнообразен, но из них даже у *Aconitum septentrionale* покрытие не превышает 5%. Другие виды высокотравья: балл 1 – *Trollius europaeus*, *Thalictrum minus* s.l., *Veratrum lobelianum*, *Chamaenerion angustifolium*, охраняемый вид *Paeonia anomala*, *Calamagrostis langsdorfii*; балл + – *Cirsium heterophyllum*, *Crepis sibirica*, *Senecio nemorensis*, *Delphinium elatum*, *Angelica sylvestris*, *Conioselinum tataricum*, *Pleurospermum uralense*, *Filipendula ulmaria*, *Bistorta major*. Наиболее обильный из травянистых видов – *Geranium sylvaticum* (2), другие виды таежного мелкотравья: балл 1 – *Gymnocarpium dryopteris*, *Oxalis acetosella*, *Orthilia secunda*; балл + – *Maianthemum bifolium*, *Rubus arcticus*, *Pyrola*

rotundifolia, *Ranunculus monophyllos*, *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*, *Solidago virgaurea*, *Saussurea alpina*, *Carex vaginata*, *Avenella flexuosa*. Также заметно участие *Equisetum pratense* (1). Присутствуют кальцефильные и мезотрофные виды: *Rubus saxatilis* (1), стелющаяся форма *Atragene sibirica* (+–1), *Lathyrus vernus* (1), *Galium boreale* и *Melica nutans*. Другие отмеченные ассектаторы: кустарнички *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus*, некоторые луговые травянистые виды – *Vicia sepium*, *Heraclеum sibiricum*, *Carex atherodes*. Из напочвенных мхов отмечен только *Rhytidiadelphus triquetrus* (1); соответствующий ярус не выражен. Такое сообщество принадлежит к той же широколиственной (аконитовой) серии Д.Н. Сабурова – травяной цикл [44] и к асс. ***Aconito septentrionalis-Piceetum obovatae filipenduletosum*** var. ***Alnus incana*** [81], что и высокотравные березово-еловые леса (раздел 2.2.1), и сформировалось на месте подобного леса после нарушений (возможно после сельскохозяйственного использования поймы). Перспективы дальнейшей динамики этого осинника, как и долинных высокотравных осинников (см. выше), связаны, видимо, с выпадением старой осины из древостоя и появлением в сообществе валежа в этот период.

Два лесных сообщества в Котужском ключевом участке описаны на болотных низинных обедненных торфяно-глеевых почвах в поймах ручьев, протекающих через озерные котловины. Эти сообщества можно отнести к группе типов Березово-еловые высокотравно-сфагново-зеленомошные леса – *Betuleto-Piceeta magnoherboso-sphagnoso-rhytidiadelphosa*, поскольку они отличаются от других пойменных высокотравно-зеленомошных лесов более мощным развитием напочвенных мхов (ПП мохового яруса 75–80%), среди которых значительна доля *Sphagnum warnstorffii* (2–3). Также в этих сообществах меньше набор видов мезофильного и евтрофного гигрофильного высокотравья, но больше покрытие более гидрофильных и мезотрофных травянистых видов: в обоих сообществах *Comarum palustre* (1–2), однократно – *Rubus humulifolius* (2) и *R. chamaemorus* (1). Присутствие последних обусловлено тем, что близлежащие озера подпирают течение воды в ручьях, из-за чего пойма заболочена. По остальным характеристикам древостоя и других ярусов эти сообщества сходны с березово-еловыми высокотравно-зеленомошными пойменными лесами (раздел 2.2.1). Близкие аналоги заболоченных мезоевтрофных лесов – асс. ельник таволговый [42], тип ельник таволговый с ако-

нитом [54], асс. *Pino sylvestris-Sphagnetum warnstorfi* Smagin 1999 [87].

На берегах озер в Котужском ключевом участке часто развито олиготрофное заболачивание. В этих условиях могут произрастать Сосняки кустарничково-сфагновые – *Pineta fruticuloso-sphagnosa*, которые характеризует следующее описание, выполненное на берегу озера Шепетовского, на болотной верховой торфяно-глеевой почве. Формула древостоя – 10С; высота – 8 м, сомкнутость полога – 0,4. Подлеска нет, подрост представлен *Pinus sylvestris* (сомкнутость 0,1) и единичными экземплярами *Betula pubescens*. ПП травяно-кустарничкового яруса 60%. В его составе преимущественно кустарнички (1–2 балла: *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium vitis-idaea* и *Calluna vulgaris*, 1 балл – *Andromeda polifolia* и *Betula nana*, + – *Oxycoccus palustris*, *Chamaedaphne calyculata* и *Vaccinium myrtillus*), а также *Rubus chamaemorus* (2). Травянистые ассектаторы – *Eriophorum vaginatum*, *Carex brunnescens* и *Drosera rotundifolia*. ПП мохово-лишайникового яруса – 95%, он сформирован *Sphagnum fuscum* (4) с участием *S. angustifolium* (2), а также приуроченных к мертвой древесине и другим микроповышениям *Pleurozium schreberi* (2) и лишайников рода *Cladonia* (*C. stellaris* и др.; суммарное покрытие 15%). Подобные болотные леса широко распространены в таежной зоне. Названия синтаксонов: сосняк сфагновый [35, 42] (в сфагновой серии сфагнового цикла), сосняк по болоту [53], сосняк кустарничково-сфагновый [51], *Pino sylvestris-Sphagnetum angustifolii callunetosum* [55] (согласно диагнозу, должна быть дифференцирована от субасс. *chamaedapnetosum* отсутствием *Chamaedaphne calyculata*), сосняк багульниково-сфагновый [54].

Несмотря на зандровый характер ландшафтов Котужского ключевого участка и широкомасштабные пирогенные нарушения лесного покрова в прошлом, высокая минерализация грунтовых вод обеспечивает условия для поддержания флористического разнообразия многих лесных сообществ, в том числе и на поздних стадиях восстановительных сукцессий, поскольку благоприятствует произрастанию в них различных мезотрофных видов. Существенное препятствие для восстановления разнообразия лесного покрова – недостаток диаспор растений, возникающий в результате пирогенной деградации лесов на больших территориях. Вследствие этого и ослабленного проявления карстовых процессов даже пионерные эрозиофильные виды, в том

числе лиственница, не получают на этой территории существенных преимуществ от появления в результате пожаров открытых пространств. Основной компонент ландшафта, противостоящий снижению флористического разнообразия лесного покрова, – гидрографическая сеть, особенно крупные водоемы, регулирующие уровень грунтовых вод.

2.3.2. Болота

Котужский ключевой участок, согласно болотному районированию северо-западной части Архангельской области [83], относится к обширному району болотных урочищ класса сточных впадин и простых систем волнистой ледниковой равнины Осташковского оледенения. В границах БКП это один из наиболее заболоченных районов. В пределах ключевого участка ледниковая равнина пересекается флювиогляциальными отложениями (вдоль рек Сояны, Турьи, Пачуги), в значительной степени дренированными. Северная часть участка захватывает район болотных урочищ класса карстовых воронок пологоволнистой ледниковой равнины.

Основные исследования проведены нами на крупной, для условий БКП, болотной системе Котуга в пределах слабо расчлененной волнистой равнины на водоразделе рек Сояны, Турьи и Пачуги. Кроме того, маршрутными исследованиями охвачено несколько различных ландшафтных комплексов северной, центральной и южной частей Котужского ключевого участка. Болотная система Котуга вытянута с севера на юг на 12,5 км и достигает ширины 10 км, общая площадь около 90 км². Она имеет сложную разветвленную форму и состоит из множества болотных массивов, полностью слившихся в центральной части и сохраняющих самостоятельность, соединяясь лишь узкими перемычками по периферии (ил. 11, цв. вкл.). Основная, южная, часть системы Котуга залегает в нескольких сточных впадинах и представлена болотными массивами различных типов. Зондирование торфяной залежи показало наличие двух основных котловин, глубина торфа в которых превышает 4 м. В первой из них болото достигло дистрофной стадии с хорошо развитым грядово-мочажинно-озерковым комплексом. На центр второй депрессии в настоящее время приходится середина одного из массивов аапа типа. Они окружены участками с глубиной залежи до 2,5 м, занятыми олиготрофными и мезоолиготрофными сообществами.

С востока к центральной части системы примыкает сеть болотных логов, состоящих из центральных логов, имеющих уклоны поверхности с востока на запад и перпендикулярных им более мелких и узких логов. Глубина залежи достигает в них 100–120 см, в центральных логах до 240 см. Часть минеральных межлоговых гряд ближе к центру болота погребены под торфом и маркируются цепочками соснового сухостоя. Общий сток с южной части болота происходит на запад через систему топей, сходящихся в ручей Медведь.

Севернее, в центральной части болота имеется минеральный остров с карстовой воронкой, через которую осуществляется сброс вод с прилегающих участков, а также расположенных западнее логов. В северной части болотной системы, расположенной ниже по уклону, массивы также занимают сложную сеть сточных котловин и логов, на дневную поверхность выходит несколько минеральных островов. Здесь преобладают верховые массивы со слаборазвитым, реже грядово-мочажинным микрорельефом. Центральные части наклонных логов заняты мезо- и олиготрофными топиями. Глубина торфа варьирует от 1 до 1,7 м, в центрах котловин достигая 2,7–4,4 м. Общий сток направлен на север и северо-запад. Южная и северная части болотной системы Котуга соединены сетью крупных логов, занятых топиями с грядово-мочажинными комплексами в окружении более выровненных сфагновых ковровых участков.

Основная часть системы имеет отметки поверхности от 110 до 115 м н.у.м., северная часть – 95–105 м, сеть логов в западной части поднимается до высоты 125 м н.у.м.

Спектральный анализ многоканальных космических снимков, отчасти верифицированный наземными исследованиями, показал, что в пределах болотной системы Котуга преобладают, занимая в сумме около 30 км², открытые верховые участки или с единичными соснами с преимущественно сфагновыми и осоково-пушицево сфагновыми сообществами (со слабо развитым микрорельефом). Значительная площадь также занята сосново-кустарничково-пушицево-сфагновыми сообществами (25 км²) и грядово-мочажинными олиготрофными комплексами (20 км²). Дистрофный массив покрывает площадь 1,7 км², аапа-комплексы – 1,35 км². На лесные острова приходится около 14 км², озера – 0,35 км².

В целом Котуга характеризуется высоким разнообразием болотных участков с различной степенью развития микрорельефа при относительно низком видовом разнообразии.

Верховые массивы занимают наибольшую площадь, в их центральных частях развиваются **олиготрофные грядово-мочажинные комплексы** (ГМК), не достигшие дистрофной стадии развития, окруженные кочковато-ковровыми и ковровыми участками со сфагновыми сообществами. В южной, основной, части системы комплексы данного типа окаймляют дистрофные и аапа участки, в северной – занимают основную, центральную часть.

По всем элементам микрорельефа доминируют сфагны. Соотношение элементов по участкам варьирует, чаще преобладают отрицательные элементы микрорельефа. Растительность гряд и кочек достаточно однообразна, тогда как мочажины и ковры несколько различаются как по доминирующим сфагнам, так и по видам травяно-кустарничкового яруса.

Гряды и кочки, как правило, высотой 20–40 см (табл. 6: 1). Сформированы *Sphagnum fuscum* с примесью *S. angustifolium*. На грядах разрежено произрастают лишайники, в среднем 5%. По некоторым грядам встречается сосна, изредка образуя скопления. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют морошка и болотные кустарнички (подбел, вороника и др.), обычна пушица влагалищная, роснянка круглолистная, *Carex pauciflora*. Растительность гряд соответствует распространенной по всей таежной зоне кустарничково-сфагновой ассоциации верховых болот (например, *Chamaedaphne calyculata* – *Sphagnum fuscum* [91]). В отношении выделяемых в рамках эколого-флористической классификации школы Браун-Бланке двух ассоциаций – западноевропейской *Empetro hermaphroditi-Sphagnetum fusci* Du Rietz 1921 и восточно-европейско-западносибирской *Ledo-S. fusci* Du Rietz 1921 [92–94] – растительность гряд верховых болот БКП занимает промежуточное положение, обладая признаками обеих ассоциаций.

Ковры *Eriophorum vaginatum* – *Sphagnum balticum* (табл. 6: 2). Эдификатором растительного покрова выступает *Sphagnum balticum*, обычны также *S. lindbergii* и *S. papillosum*. В травяно-кустарничковом ярусе преобладает пушица влагалищная, обычны подбел, клюква и осоки (*Carex limosa* и *C. pauciflora*). Данная растительная ассоциация, как и предыдущая, хорошо известна по всей таежной зоне [91, 93, 95], часто занимает обширные участки. На Котуге и других болотах ключевого участка встречается как в составе грядово-мочажинных комплексов, так и самостоятельными коврами.

Таблица 6
Растительные сообщества олиготрофных грядово-мочажинных комплексов (в скобках – число описаний)

Элемент микрорельефа	1(23)	2(9)	3(11)	4(4)	5(19)	6(17)	7(6)	8(6)	9(13)	10(7)	11(2)
<i>Pinus sylvestris</i>	26 ²					82 ²					
<i>Andromeda polifolia</i>	95 ¹⁴	100 ¹	100 ¹	100 ¹	63 ⁺	100 ⁴	50 ⁺	83 ²	92 ⁴	100 ²	50 ⁺
<i>Oxycoccus palustris</i>	69 ⁺	100 ¹	90 ¹	100 ¹	63 ⁺	58 ⁺	66 ⁺	66 ⁺	69 ⁺	57 ⁺	
<i>O. microcarpus</i>	91 ⁺	11 ⁺	9 ⁺	25 ⁺		82 ⁺			7 ⁺		
<i>Betula nana</i>	100 ¹	33 ⁺	45 ⁺	50 ⁺	36 ⁺	94 ¹			23 ⁺		
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	91 ²	66 ⁺	27 ⁺		21 ⁺	88 ¹		66 ⁺	53 ⁺	42 ⁺	
<i>Empetrum nigrum</i>	100 ¹²			25 ⁺	5 ⁺	100 ⁸					
<i>Ledum palustre</i>	91 ¹					94 ⁴					
<i>Vaccinium uliginosum</i>	56 ¹			25 ⁺		100 ¹			23 ⁺		
<i>V. myrtillus</i>	8 ⁺					64 ⁺					
<i>V. vitis-idaea</i>	4 ⁺					58 ⁺					
<i>Rubus chamaemorus</i>	100 ²¹	66 ⁺	45 ⁺	50 ²	15 ⁺	94 ¹⁰			61 ⁺	14 ⁺	
<i>Baeotrium cespitosum</i>		11 ⁺	9 ⁺	25 ¹	21 ⁺	17 ⁺			100 ⁴	100 ²	50 ⁺
<i>Calluna vulgaris</i>	13 ⁺					88 ⁸					
<i>Carex globularis</i>	21 ⁺										
<i>C. limosa</i>	17 ⁺	88 ²	63 ⁺	75 ²	89 ¹	5 ⁺	100 ⁵	83 ¹	46 ¹	57 ¹	50 ⁺
<i>C. pauciflora</i>	69 ⁺	77 ¹	63 ⁺	100 ⁺	31 ⁺	11 ⁺			15 ⁺		
<i>C. paupercula</i>		33 ⁺	9 ⁺		10 ⁺		16 ⁺				
<i>C. rariflora</i>						11 ⁺		33 ⁺	30 ⁺	42 ⁺	

Продолжение табл. 6

Элемент микрорельефа	1(23)	2(9)	3(11)	4(4)	5(19)	6(17)	7(6)	8(6)	9(13)	10(7)	11(2)
<i>C. rotundata</i>	8 ⁺		100 ¹⁴	25 ⁺	42 ⁺					14 ⁺	
<i>Drosera anglica</i>		11 ⁺	18 ⁺	75 ⁺	78 ⁺		66 ⁺	83 ⁺	84 ⁺	100 ⁺	50 ⁺
<i>D. rotundifolia</i>	95 ⁺	77 ⁺	81 ⁺	100 ⁺	42 ⁺	82 ⁺	83 ⁺	66 ⁺	61 ⁺	57 ⁺	
<i>Eriophorum vaginatum</i>	100 ¹	100 ¹⁰	100 ²	100 ³	84 ²	94 ⁺	33 ⁺	100 ¹	100 ³	85 ¹	100 ¹
<i>E. polystachion</i>			45 ⁺		42 ⁺		33 ⁺	16 ⁺	23 ⁺	28 ⁺	
<i>E. russeolum</i>			9 ⁺		15 ⁺		100 ⁷				
<i>Scheuchzeria palustris</i>	21 ⁺	33 ⁺	63 ⁺	100 ²	94 ⁵		66 ⁺	100 ⁷	61 ¹	42 ⁺	
<i>Sphagnum angustifolium</i>	82 ⁹	11 ⁺				29 ⁺			7 ¹		
<i>S. fuscum</i>	100 ⁷⁴	11 ⁺	9 ⁺			100 ²⁷			23 ⁺		
<i>S. capillifolium</i>	30 ⁺	11 ⁺				76 ²			15 ⁺		
<i>S. magellanicum</i>	30 ⁺		9 ⁺		10 ⁺		33 ⁺		7 ⁺		
<i>S. balticum</i>	4 ⁺	100 ⁷⁵	100 ⁶⁶	100 ²¹	68 ³		100 ⁵²	83 ⁴⁵	76 ²⁸	57 ⁶	
<i>S. lindbergii</i>	4 ⁺	100 ¹¹		100 ¹²	100 ²⁸		100 ³⁰	100 ³⁷	92 ²³	71 ¹¹	100 ⁵
<i>S. majus</i>		22 ²	45 ⁵	75 ⁶	100 ⁵⁵		33 ¹¹	66 ¹²	46 ¹⁰	14 ⁺	50 ¹⁰
<i>S. papillosum</i>		55 ²	100 ⁸	100 ⁵⁷	63 ³		16 ⁺	16 ²	38 ⁴	42 ²	
<i>S. compactum</i>		11 ⁺		25 ⁺	5 ⁺	5 ⁺			46 ⁹	85 ¹¹	
<i>S. jensehnii</i>			18 ⁺		15 ²						
<i>S. tenellum</i>							16 ⁺		23 ⁺	14 ⁺	
<i>S. cuspidatum</i>							50 ²		7 ²		
<i>Dicranum bergeri</i>	13 ⁺					41 ⁺					

Элемент микрорельефа	1(23)	2(9)	3(11)	4(4)	5(19)	6(17)	7(6)	8(6)	9(13)	10(7)	11(2)
<i>Pleurozium schreberi</i>	65 ²					82 ³					
<i>Pohlia sphagnicola</i>	43 ⁺			25 ⁺		29 ⁺					
<i>Polytrichum strictum</i>	69 ¹	22 ⁺			5 ⁺	41 ⁺	16 ⁺			14 ⁺	
<i>Mylia anomala</i>	56 ⁺					70 ⁺			23 ⁺		
Нерпичеae*		11 ⁺		25 ⁺	5 ¹				76 ⁵	100 ³⁵	100 ²⁰
<i>Cetraria islandica</i>	39 ⁺					82 ¹			15 ⁺	14 ⁺	
<i>Cladonia rangiferina</i>	13 ⁺					47 ¹					
<i>C. stellaris</i>	39 ¹					100 ²⁶					
<i>C. stygia</i>	52 ³					100 ¹⁸					
<i>Cladonia</i> spp.	26 ⁺					76 ⁴					

Примечания: 1. Помимо приведенных в таблице, с низким покрытием и встречаемостью отмечены: *Arctous alpina* (1), *Carex rostrata* (1, 5), *Cladonia arbuscula* (1, 6), *Dicranum fuscescens* (1, 6), *D. polysetum* (1), *Flavocetraria nivalis* (6), *Menzanthes trifoliata* (5), *Polytrichum commune* (1), *Sphagnum flexuosum* (3), *S. russowii* (1), *Utricularia minor* (5), *Wainstorfia exannulata* (5, 9), *W. fluitans* (5).

2. Элементы микрорельефа: олиготрофные ГМК (1–5): 1 – гряды и кочки, 2 – ковры Eriophorum vaginatum – Sphagnum balticum, 3 – ковры Carex rotundata – Sphagnum balticum, 4 – ковры Sphagnum papillosum, 5 – мочажины Scheuchzeria palustris – Sphagnum majus; дистрофные ГМК (6–11): 6 – гряды, 7 – ковры Eriophorum russeolum – Sphagnum balticum, 8 – мочажины Scheuchzeria palustris – Sphagnum balticum + S. lindbergii, 9 – мочажины Vaeotrium cespitosum + Eriophorum vaginatum – Sphagnum balticum + S. lindbergii, 10 – «черные» мочажины, 11 – вторичные озера.

* *Cladodiella fluitans* и другие виды дистрофных топей.

Ковры *Carex rotundata* – *Sphagnum balticum* (табл. 6: 3), изредка встречаясь в пределах системы Котуга, являются одной из ее характерных «северных» черт. По составу растительности близки к предыдущим. Эдификатором также выступает *Sphagnum balticum*, обычны *S. lindbergii*, *S. papillosum*, *S. majus*. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Carex rotundata*, покрытие пушицы и осоки топяной снижается. В качестве отдельной ассоциации подобные сообщества приводятся для бугристых болот лесотундры и северных пределов северотаежной подзоны Европейской России (*Sphagno-Caricetum rotundatae*), отмечаются они и на севере Сибири [93].

Реже встречаются ковры *Sphagnum papillosum* (табл. 6: 4). На них, помимо *Sphagnum papillosum*, обильны *S. balticum* и *S. lindbergii*. В травяно-кустарничковом ярусе, помимо характерных шейхцерии, пушицы, осок топяной и малоцветковой, обычны кустарнички и морошка. Подобные сообщества периодически встречаются на болотах таежной зоны, обычно, по причине высокого сходства видового состава, их включают на уровне субассоциации в более крупные омбротрофные ассоциации [91, 93], в частности в шейхцериево-сфагновую.

Мочажины *Scheuchzeria palustris* – *Sphagnum majus* (табл. 6: 5). Шейхцериево-сфагновые сообщества наиболее характерны для мочажин олиготрофных грядово-мочажинных комплексов. Доминирует *Sphagnum majus*, в роли содоминанта выступает *S. lindbergii*, в примеси обычны и другие топяные виды сфагнов. Травяно-кустарничковый ярус слабо развит, преобладают шейхцерия, пушица влагалищная и осока топяная. Данная растительность соответствует описываемой в литературе широко распространенной на севере Евразии ассоциации (субассоциации) мочажин и застойных топей верховых болот [91, 93, 95]. На Котуге и других болотах данного ключевого участка шейхцериево-сфагновые сообщества встречаются и вне состава грядово-мочажинного-комплекса, формируя, наряду с пушицево-сфагновыми коврами, обширные однородные топяные участки.

В северной части болотной системы Котуга, занятой преимущественно олиготрофными болотными фациями, получена стратиграфия залежи для трех точек (ил. 12, цв. вкл.): в центре обширной магистральной мезотрофной топи (с мощностью залежи 325 см), собирающей воду в ручей, вблизи нее под ковром

Eriophorum russeolum – *Sphagnum lindbergii*, где залежь достигает максимальной глубины 440 см, и на удалении от центральной топи в грядово-мочажинно-озерковом верховом комплексе (глубина 270 см). Полученная стратиграфия близка к разрезам грядово-мочажинных верховых болот печоро-онежского типа, приводимым Т.К. Юрковской [96].

Во всех случаях заболачивание начиналось здесь с низинной осоково-сфагнувой стадии, дольше всего существовавшей в центре впадины и практически не выраженной на периферии. Торфообразователями на начальных этапах выступало большое число видов: осоки (*Carex rostrata*, *C. cespitosa*), хвощ, вахта, сабельник, белокрыльник, пушица (*Eriophorum angustifolium*), сфагновые (*Sphagnum obtusum*, *S. sect. subsecunda*) и гипновые (*Calliergon*, *Scorpidium revolvens*, *Warnstorfia* sp., *Polytrichum*) мхи. Евтрофные сообщества сменялись мезотрофными с доминированием шейхцерии, пушицы, осок вздутой и топяной и сфагнов (*Sphagnum balticum*, *S. lindbergii*, *S. majus*, *S. papillosum*). В центре топи подобное сообщество, со слабоволнистым микрорельефом, существует до настоящего времени, на других участках *Carex rostrata* практически исчезла, и их можно рассматривать как полностью перешедшие в олиготрофную стадию. На участке с пушицей рыжеватой верхняя половина залежи сложена сфагновым верховым торфом с небольшим участием пушицы и шейхцерии. Последний, грядово-мочажинный, участок достаточно быстро достиг верховой стадии развития, почти сразу после этого на нем сформировались гряды и мочажины. Скважины, пробуренные на гряде и в мочажине, показывают динамику границ элементов микрорельефа на участке в течение времени существования комплекса.

Грядово-мочажинные комплексы с обилием вороники и морошки на грядах из *Sphagnum fuscum*, различными вариантами мочажин, занятых *S. balticum*, *S. majus*, *S. lindbergii* с *Eriophorum vaginata* и *Scheuchzeria palustris*, характерны для нижних частей склонов печоро-онежских кассандрово-морошково сфагновых со сфагновыми мочажинами северотаежных болот [96]. Центральные, верхние части таких болот занимают регрессивные комплексы. Подобные регрессивные комплексы отмечены и на исследуемой болотной системе, на западе ее центральной части, где окружают обширную эрозионную топь, дающую начало ручью Медведь.

Регрессивные комплексы (термин И.Д. Богдановской-Гиенэф [98]) на Котуге создают в ландшафте характерный грядово-мочажинно-озерковый паттерн с обилием лишайников и вереска на грядах. Они подстилаются наиболее глубокой торфяной залежью (в основном в пределах 3–3,5 м, до 4,4 м). В микрорельефе выражены в различном соотношении гряды, сфагновые ковры и мочажины, черные дистрофные мочажины и вторичные озерки, занятые различными растительными ассоциациями.

Гряды плотные, высотой 20–40 см. Заняты преимущественно (в среднем более 50%) лишайниками (*Cladonia stellaris*, *C. stygia* и другие). Среди мхов преобладает *Sphagnum fuscum* (27%), ему сопутствуют *Dicranum undulatum* и *Mylia anomala*, обычны *S. capillifolium*, *Pleurozium schreberi* (табл. 6: 6). По грядам разреженно – сосна высотой 1–5 (до 7) м. Травяно-кустарничковый ярус относительно густой, в среднем около 45%, пятнами доминируют морошка, вороника, багульник, подбел и вереск. Обилие последнего, наряду с развитием лишайников, хорошо дифференцирует данные сообщества от сообществ гряд в описанных выше олиготрофных комплексах, не достигших дистрофной стадии развития. Растительность соответствует описываемой в литературе вересково-лишайниково-сфагновой ассоциации (субассоциации), характерной для гряд и кочек европейских дистрофных болот [55, 91], на грядах и буграх болот северной тайги северо-востока Европейской России и Западной Сибири обычны сходные сообщества без вереска [93, 97].

Ковры *Eriophorum russeolum* – *Sphagnum balticum*. Занимают небольшие площади, представляя собой еще одну «северную» черту данной болотной системы. Ковер сформирован *Sphagnum balticum*, в меньшей степени *S. lindbergii* с примесью других видов сфагнов (табл. 6: 7). Аспект травяно-кустарничкового яруса создает *Eriophorum russeolum*, характерная на Котуге именно для дистрофных комплексов, реже отмечаясь пятнами на сфагновых коврах за их пределами. Весьма обильна *Carex limosa*, обычны с небольшим покрытием и другие топяные виды. Растительность близка к ассоциации Sphagno-Eriophoretum russeoli, приводимой для ерсеев бугристых болот [95] и для обводненных центральных частей верховых водораздельных болот Западной Сибири [93].

Мочажины *Scheuchzeria palustris* – *Sphagnum balticum* + *S. lindbergii* (табл. 6: 8). Заняты сплошным ковром из *Sphagnum balticum*, *S. lindbergii* и *S. majus*. Основным видом травяно-кустарничко-

вого яруса становится шейхцерия, с небольшим покрытием отмечаются пушица влагалищная, росянки, осока топяная, подбел. Сообщества близки по составу шейхцериевым мочажинам олиготрофных комплексов, описанных выше, несколько меняется соотношение сфагнов, исчезает *Carex rotundata* и появляется *C. rariflora*. Как правило, авторы относят все омбротрофные сфагновые мочажинные сообщества с шейхцерией и топяной осокой к одной ассоциации [91, 93, 95], разделяя ее на субассоциации по видам сфагнов. Субассоциация со *Sphagnum balticum* является столь же распространенной, что и со *S. majus*, становясь даже более обычной на востоке [93], тогда как *S. lindbergii* увеличивает свою роль в сообществах при движении к северу.

Мочажины *Baeothryon cespitosum* + *Eriophorum vaginatum* – *Sphagnum balticum* + *S. lindbergii* (табл. 6: 9). Покрыты ковром тех же топяных видов сфагнов, к которым добавляется *Sphagnum compactum*, заметную роль начинают играть печеночники (*Cladopodiella fluitans*). В травяно-кустарничковом ярусе доминирует пухонос и пушица, обычны подбел, шейхцерия и росянки. Наличие пухоноса, печеночников, *S. compactum* свидетельствует о начинающихся процессах деградации растительного покрова и формирования «черных» мочажин. Ассоциация распространена в таежной зоне Европейского Севера, в особенности характерна для приморских территорий [91, 95].

«Черные» мочажины. Сфагновый покров почти полностью деградирует, сохраняясь по периметру мочажин и небольшими пятнами в центре. Доминирование переходит к печеночникам (*Cladopodiella fluitans*). Травяно-кустарничковый ярус развит слабо, постоянны подбел, пухонос, пушица влагалищная, росянка английская, реже шейхцерия и осока топяная (табл. 6: 10). Растительность подобных мочажин рассматривается в рамках травяно-печеночных ассоциаций [91, 95], характерных для омбротрофных болот.

Вторичные озера. Представляют собой последнюю стадию деградации растительности мочажин. Встречаются в центральных частях дистрофных комплексов, занимая здесь до 30% общей площади. Из мохообразных по краям озерков отмечаются *Sphagnum lindbergii*, *S. majus* и печеночники, из сосудистых растений – единично пушица, росянка, осока топяная, пухонос (табл. 6: 11).

Подобные массивы рассматриваются в рамках дистрофно-печеночниково-лишайниково-сфагнового типа [99]. Сам тер-

мин «дистрофные» предложен В.Д. Лопатиным [100], чтобы подчеркнуть крайний дефицит питания для данных болот. Дистрофные болота отмечаются по северу России от Финского залива до Камчатки, выделяется ряд региональных типов, наиболее исследованным из которых является южноприбеломорский [97, 101], формирующийся на древних террасах Белого моря в Карелии и Архангельской области.

По составу растительности описанные нами массивы занимают промежуточное положение между южноприбеломорскими и северо-восточно-европейскими, приводимыми для внутренней части Архангельской области [99]. Из черт, характерных для первых из них, можно отметить доминирование вороники и обилие вереска на грядах, при невысокой роли мирта болотного, обилие *Sphagnum majus* в некоторых мочажинах, наличие *Carex rariflora*. Со вторыми, их сближает более высокая роль багульника и голубики на грядах, наличие мочажин с *Eriophorum russeolum* и отсутствие *Rhynchospora alba*. Несмотря на сходство растительности, топологически и генетически залегая в котловинах на высоком плато в 100 км от берега Белого моря, массивы центральной части БКП не могут быть отнесены к типу южноприбеломорских болот.

В пределах Котужского ключевого участка небольшие дистрофные участки отмечены и на других болотах, но в целом для БКП они не характерны. Исключение составляет приморская полоса плато на западе, в пределах которой распространены южноприбеломорские болота, описанные, в частности, у д. Нижней Золотицы [96, 97].

Для наиболее глубокой части дистрофного комплекса получены данные стратиграфии торфяной залежи (ил. 12.1, цв. вкл.). Она верхового типа, сложена преимущественно сфагновыми торфами. Заболачивание котловины началось с евтрофных травяно-гипновых сообществ в придонных слоях торфа, помимо остатков хвоща отмечаются *Typha* и *Phragmites*, а из мхов – *Scorpidium scorpioides*, *Warnstorfia*, *Calliergon*. Позже развилось травяно-сфагновое (*Sphagnum warnstorffii*) сообщество с осоками, сабельником и вахтой. Общая толщина низинных торфов составляет 65 см, что говорит об относительно непродолжительной низинной стадии. Основную толщу слагают верховые торфа, отделяемые от низинных тонким слоем переходного пушицево-сфагнового торфа. Поначалу участок затянулся ковром *Sphagnum angustifolium*,

вскоре сменившимся на *S. fuscum*. В этот период из состава сообществ исчезли все минеротрофные виды. Образование мочажин и отложение шейхцерицево-сфагновых топяных торфов поверх фу-скум-торфа фиксируется на глубине 180 см и датируется возрастом 6700 ± 30 л.н. (ЛУ-7126). Это наиболее древняя из датированных мочажин вне прибалтийской низменности на Европейском севере России. На этой глубине разложение достигает максимальной степени в слое верховых торфов – 35%, что говорит о развитии мочажин как результата деградации покрова из *Sphagnum fuscum*. Выше в залежи под грядой и мочажинной наблюдается асинхронное чередование мочажинных и грядовых торфов, свидетельствующее о пространственной динамике элементов микро-рельефа.

Массивы аапа-типа занимают центральную часть системы Котуга, где можно выделить три участка с характерными для них грядово-мочажинными комплексами, разделенные ковровыми сфагновыми участками. В северной части системы аапа-комплексы формируются по топям в центральных частях отдельных проточных логов. Микро-рельеф хорошо выражен, можно выделить несколько вертикальных уровней: высокие гряды, сфагновые бордюры, невысокие гряды, ковры, мочажины и озерки.

Гряды высотой 20–50 см, шириной 3–6, иногда до 12 м, в меру извилистые, вытянутые на всю ширину участков. Образованы *Sphagnum fuscum*. Значительно меньшую роль играют *S. angustifolium*, *S. magellanicum*, из зеленых мхов представлены *Pleurozium schreberi* и *Polytrichum strictum* (табл. 7: 1), лишайники занимают 5%. По грядам встречаются отдельные сосны высотой до 4–6 м, образующие скопления на наиболее широких грядах. В травяно-кустарничковом ярусе распространены кустарнички, прежде всего подбел, карликовая березка и вороника, а также морошка. В отличие от верховых массивов, на грядах аапа постоянны, с небольшим покрытием, минеротрофные виды осок *Carex rostrata*, *C. lasiocarpa*, вахта, а также шейхцерица, характерные и для низких элементов микро-рельефа. Подобные сообщества известны для разных районов Архангельской области и Республики Коми (Acc. *Menyantho trifoliatae* – *Sphagnetum fusci* Boch 1990 [102]). К югу в сходных сообществах возрастает роль *Sphagnum magellanicum* [93, 102].

Сфагновые бордюры вдоль гряд шириной 1–2 м, узкие низкие гряды, отдельные сфагновые микроповышения и более обширные

сфагновые ковры образованы *Sphagnum papillosum* с незначительной примесью олиготрофных топяных и ковровых видов сфагнов. В травяно-кустарничковом ярусе из болотных кустарничков остаются обычны подбел, карликовая березка и клюква, однако, ведущая роль в ярусе переходит к травам. По доминированию видов среди последних можно выделить три группы сообществ (табл. 7: 2–4). В первой доминирует *Carex lasiocarpa* (10–15%), обильна *Betula nana* при низкой роли *Baeothryon cespitosum*, *Sphagnum majus* и ряда других топяных видов трав и мхов. Такие сообщества тяготеют к низким грядам и отдельным коврам, окружающим аапа-комплексы. Вторая группа сообществ с доминированием *Baeothryon cespitosum* (5–20%) и *Menyanthes trifoliata* чаще встречается по узким бордюрам между мочажинами-озерками и высокими грядами. В третьей группе сообществ, образующих низкие ковры, нет выраженного доминанта травяно-кустарничкового яруса, выше становится покрытие шейхцерии. Т.К. Юрковская [97] приводит для формации *Sphagneta papillosum* аналогичные отдельные ассоциации с осокой и пухоносом, рассматривая данную формацию как самую распространенную среди сфагновых на онежско-печорских аапа болотах.

Мочажины занимают понижения между гряд, встречаются у дистальных концов озерков, образуя с последними динамический ряд. Заняты сплошным покровом из олиготрофных топяных сфагнов (*Sphagnum majus*, *S. lindbergi*, *S. compactum*, в различном соотношении) с вкраплением печеночников (*Cladopodiella fluitans*). Травяно-кустарничковый ярус развит слабо. Из кустарничков с низким покрытием обычны подбел и клюква, из трав – *Carex rostrata*, *C. limosa*, *Scheuchzeria palustris*, *Menyanthes trifoliata*, *Drosera anglica* (табл. 7:5). Примечательно наличие *Utricularia minor*. Подобные сообщества распространены в таежной зоне европейской части России и Скандинавии (асс. *Carex rostrata* – *Scheuchzeria palustris* – *Sphagnum majus* [91]).

Озерки вытянуты вдоль гряд, шириной 5–10, иногда до 30 м, глубиной 30–80 см. Моховой покров слабо развит, основную площадь занимает открытая вода. Наиболее характерны печеночники (*Cladopodiella fluitans*) и олиготрофные топяные сфагны (табл. 7: 6). Травяно-кустарничковый ярус формируется в основном по краю озерков. Его образуют те же виды, что и в мочажинах. Несколько большую роль играет вахта. По краю одного из таких озерков отмечен очеретник белый (*Rhynchospora alba*).

Таблица 7

Растительные сообщества болотных массивов аапа-типа (в скобках – число описаний)

Сообщества	1(10)	2(7)	3(12)	4(7)	5(8)	6(16)	7(3)	8(5)	9(6)	10(8)	11(5)	12(8)	13(6)
<i>Betula pubescens</i>							33 ⁺				60 ¹	100 ⁷	50 ¹
<i>Picea obovata</i>	10 ⁺						33 ⁺				100 ³	100 ³⁴	100 ¹
<i>Pinus sylvestris</i>	50 ¹	42 ¹					33 ⁺		16 ¹	12 ⁺	100 ⁶	37 ⁺	100 ³⁴
<i>Andromeda polifolia</i>	100 ¹⁵	100 ⁴	100 ³	100 ³	62 ⁺	56 ⁺	100 ⁵	80 ³	100 ⁷	100 ²	80 ¹	25 ⁺	66 ¹
<i>Betula nana</i>	100 ⁸	100 ⁴	100 ¹	100 ⁺	12 ⁺	6 ⁺	100 ⁶	80 ⁺	100 ¹	87 ²	80 ²	12 ⁺	83 ⁴
<i>Oxycoccus palustris</i>	90 ⁺	100 ⁺	67 ⁺	100 ⁺	50 ⁺	31 ⁺	100 ⁺	80 ¹	83 ⁺	100 ⁺	80 ⁺	75 ⁺	83 ⁺
<i>Empetrum nigrum</i>	100 ⁶	28 ⁺			12 ⁺		100 ¹⁰	20 ⁺	100 ¹⁶	62 ⁺	100 ¹⁴	100 ²	100 ¹¹
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	60 ⁺	28 ⁺					100 ²	80 ⁺	100 ⁶	100 ¹	60 ⁺	75 ¹	66 ²
<i>Ledum palustre</i>	80 ²	14 ⁺	8 ⁺				100 ⁺		50 ¹	25 ⁺	100 ⁺	100 ⁴	100 ⁵
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	70 ⁺		8 ⁺	14 ⁺					100 ⁺		80 ⁺		
<i>Rubus chamaemorus</i>	100 ¹¹	57 ⁺	33 ⁺	29 ⁺	12 ⁺		100 ⁴	20 ⁺	50 ⁹	62 ¹	100 ¹¹	100 ¹⁸	100 ¹²
<i>Eriophorum vaginatum</i>	100 ⁺	71 ¹	50 ⁺	71 ⁺	25 ⁺		100 ²	60 ¹	100 ¹	100 ¹¹	100 ¹	87 ⁺	100 ²
<i>Drosera rotundifolia</i>	100 ⁺	100 ⁺	100 ⁺	86 ⁺	50 ⁺	12 ⁺	100 ⁺	40 ⁺	83 ⁺	62 ⁺	40 ⁺		
<i>Carex pauciflora</i>	50 ⁺	71 ⁺	50 ⁺	14 ⁺	12 ⁺		66 ⁺	40 ⁺	66 ⁺	87 ⁺	60 ⁺		33 ⁺
<i>C. rostrata</i>	60 ⁺	57 ⁺	83 ³	100 ¹	87 ³	62 ²	100 ⁵	100 ⁶		25 ⁺			
<i>C. lasiocarpa</i>	60 ⁺	100 ¹¹	42 ⁺	29 ⁺		25 ⁺	66 ¹	40 ¹					
<i>Baeothryon cespitosum</i>	10 ⁺	71 ⁺	100 ⁹	28 ⁺	37 ⁺	37 ⁺							
<i>Menyanthes trifoliata</i>	60 ¹	57 ⁴	100 ⁶	57 ²	62 ¹	93 ⁶	66 ³	60 ⁸					
<i>Drosera anglica</i>	10 ⁺		75 ⁺	71 ⁺	100 ¹	75 ⁺		20 ⁺					16 ⁺

Продолжение табл. 7

Сообщества	1(10)	2(7)	3(12)	4(7)	5(8)	6(16)	7(3)	8(5)	9(6)	10(8)	11(5)	12(8)	13(6)
<i>Eriophorum polystachion</i>	10 ⁺	43 ⁺	42 ⁺	29 ⁺	12 ⁺	43 ⁺		20 ⁺					
<i>Scheuchzeria palustris</i>	50 ⁺	28 ⁺	83 ¹	100 ³	87 ³	87 ¹		40 ¹					
<i>Carex limosa</i>		14 ⁺	92 ⁺	86 ⁺	100 ²	100 ²		100 ¹	16 ⁺	50 ⁺			
<i>C. rotundata</i>				14 ⁺	12 ⁺		33 ⁺	20 ⁺		12 ¹			
<i>Utricularia minor</i>					50 ⁺	12 ⁺		20 ⁺					
<i>Dactylorhiza maculata</i>							66 ⁺	40 ⁺				12 ⁺	
<i>Equisetum fluviatile</i>							66 ⁺	40 ¹					
<i>Vaccinium uliginosum</i>		14 ⁺	8 ⁺				100 ⁺	20 ⁺	83 ¹⁶	75 ¹	100 ⁸	100 ⁶	100 ¹³
<i>V. myrtillus</i>											40 ⁺	100 ⁵	100 ⁺
<i>V. vitis-idaea</i>											60 ⁺	100 ⁴	100 ¹
<i>Calluna vulgaris</i>	20 ⁺	14 ⁺									20 ³		33 ¹
<i>Carex globularis</i>											100 ⁶	100 ⁵	83 ²
<i>Melampyrum pratense</i>									16 ⁺		40 ⁺	62 ⁺	33 ⁺
<i>Equisetum sylvaticum</i>												75 ⁺	16 ⁺
<i>Listera cordata</i>												50 ⁺	16 ⁺
<i>Lycopodium annotinum</i>												62 ⁺	
<i>Sphagnum fuscum</i>	100 ⁶⁸	28 ⁺	17 ⁺	29 ¹			66 ²⁰		100 ²⁹	25 ⁺	80 ¹⁹		16 ²
<i>S. capillifolium</i>	20 ⁺	42 ⁺	8 ⁺	29 ⁺		6 ⁺	100 ⁵	20 ⁺	16 ⁺	25 ⁺	100 ¹⁴	37 ⁺	16 ⁺
<i>S. angustifolium</i>	80 ⁵	28 ⁶	8 ⁺	29 ⁺		12 ⁺	100 ⁶⁰	20 ¹	100 ⁴⁶	100 ⁸⁴	100 ²¹	100 ²⁸	83 ⁴⁰

Продолжение табл. 7

Сообщества	1(10)	2(7)	3(12)	4(7)	5(8)	6(16)	7(3)	8(5)	9(6)	10(8)	11(5)	12(8)	13(6)
<i>S. magellanicum</i>	50 ²	71 ¹	33 ⁺	14 ⁺			100 ⁵	20 ⁺	100 ¹¹	75 ²	40 ³	25 ⁺	16 ⁵
<i>S. papillosum</i>		100 ⁶⁷	100 ⁷⁶	100 ⁸⁸	87 ⁷	81 ¹				12 ⁺			
<i>S. balticum</i>		71 ¹⁰	50 ³	57 ²	25 ¹	12 ⁺	33 ²	100 ⁸⁰			20 ⁺		
<i>S. lindbergii</i>		28 ¹	58 ⁴	71 ³	87 ²¹	62 ¹		100 ⁹		50 ⁵	20 ⁺		
<i>S. compactum</i>		28 ⁺	25 ⁺	29 ⁺	62 ¹⁴	43 ⁴							
<i>S. flexuosum</i>		42 ⁺	8 ⁺	14 ⁺		6 ⁺		20 ⁺		37 ¹			
<i>S. majus</i>			67 ³	57 ³	87 ³⁵	75 ⁷		20 ⁺		25 ¹			
<i>S. jensehnii</i>			17 ⁺		12 ⁺	6 ⁺		20 ⁺					
<i>S. russowii</i>			8 ⁺	14 ⁺					16 ⁺	37 ⁺	60 ¹¹	100 ⁴⁰	100 ²⁷
<i>Aulacomium palustre</i>	50 ¹	28 ⁺					66 ⁺		100 ⁺		80 ⁺	37 ⁺	50 ⁺
<i>Calliergon stramineum</i>		42 ⁺	25 ⁺	14 ⁺				40 ⁺					
<i>Dicranum bonjeahnii</i>		14 ⁺									60 ⁺		
<i>D. fuscescens</i>							33 ⁺				40 ⁺	87 ⁺	83 ⁺
<i>D. majus</i>												62 ⁺	50 ⁺
<i>Hylacomium splendens</i>												100 ²	33 ⁺
<i>Pleurozium schreberi</i>	60 ³	28 ⁺	8 ⁺				33 ⁺		83 ⁺		80 ⁵	100 ⁴	100 ⁸
<i>Pohlia sphagnicola</i>	10 ⁺			14 ⁺					16 ⁺		60 ⁺	87 ⁺	50 ⁺
<i>Polytrichum commune</i>	10 ⁺										80 ⁹	100 ¹⁵	66 ¹
<i>P. strictum</i>	80 ⁴	42 ⁺					100 ³	20 ⁺	83 ⁴	12 ⁺	100 ²	25 ⁺	83 ⁺
<i>Warnstorfia exannulata</i>		14 ⁺	25 ⁺	14 ⁺	37 ⁺	18 ⁺		40 ⁺				25 ⁺	

Сообщества	1(10)	2(7)	3(12)	4(7)	5(8)	6(16)	7(3)	8(5)	9(6)	10(8)	11(5)	12(8)	13(6)
<i>W. fluitans</i>						12 ⁺						12 ⁺	16 ⁺
<i>Mylia anomala</i>	80 ⁺								33 ⁺		60 ⁺		
Нерпичеae*		14 ⁺	25 ⁺	14 ⁺	62 ⁶	87 ¹⁶							
<i>Cetraria islandica</i>	30 ⁺		8 ⁺								20 ⁺		
<i>Cladonia stygia</i>	80 ⁴	14 ⁺			12 ⁺				16 ⁺		80 ⁺		33 ⁺
<i>C. arbuscula</i>	10 ¹												
<i>C. stellaris</i>	20 ⁺										40 ⁺		16 ⁺
<i>C. rangiferina</i>												12 ⁺	66 ⁺
<i>Cladonia</i> spp.	20 ⁺				12 ⁺				16 ⁺		80 ⁺		16 ⁺

Примечания: 1. Растительные сообщества: аапа грядово-мочажинный комплекс (1–6): 1 – гряд, 2 – низких гряд *Carex lasiocarpa* – *Sphagnum papillosum*, 3 – бордюров *Vaeotrium cesriosum* – *Sphagnum papillosum*, 4 – ковров *Scheuchzeria palustris* – *Sphagnum papillosum*, 5 – мочажин, 6 – озерков; ковров с отдельными кочками (7–8): 7 – кочек *Sphagnum angustifolium*, 8 – ковров *Carex rostrata* – *Sphagnum balticum*; сфагновых логов (9–11): 9 – кочек *Empetrum nigrum* – *Sphagnum angustifolium*, 10 – ковров *Eriophorum vaginatum* – *Sphagnum angustifolium*, 11 – слабооблесенных логов *Pinus sylvestris* – *Rubus chamaemorus* – *Sphagnum angustifolium*; облесенных окраин (12–13): 12 – ельников *Picea obovata* – *Ledum palustre* – *Sphagnum angustifolium*, 13 – сосняков *Pinus sylvestris* – *Ledum palustre* – *Sphagnum angustifolium*.

2. Помимо приведенных в таблице, с низким покрытием и встречаемостью отмечены: *Avenella flexuosa* (12), *Dicranum undulatum* (12), *D. polysetum* (12), *D. scorarium* (1, 12), *Hammarbia paludosa* (2, 3), *Orthilia secunda* (12), *Plagiothecium denticulatum* (12), *P. laetum* (13), *Ptilium crista-castrensis* (12), *Rhynchospora alba* (6), *Sphagnum riparium* (13), *Tetraphis pellucida* (12, 13).

**Cladodiella fluitans* и другие виды дистрофных топей.

Традиционно выделяется три типа болотных массивов аапа-типа, отличающихся по морфологии и составу растительности [97]: североевропейский лесотундровый (лапландский) аапа-тип, карельский кольцевой и онежско-печорский. Первый из них был описан в лесотундре Кольского полуострова [103], однако затем обнаружен по всему Европейскому Северу России [96, 97]. Второй приурочен к Фенноскандии, третий – к территории восточнее Фенноскандии. Примерная граница последних проходит по р. Онеге [104, 105], описаны переходные варианты [106, 107].

В болотной системе Котуга массивы аапа-типа территориально, морфологически и по составу растительности соответствуют онежско-печорскому типу. Так, важнейшую роль среди сфагновых мхов здесь играет *Sphagnum papillosum*, на грядах снижается встречаемость сосны, отсутствуют можжевельник, молиния, редок вереск, в мочажинах отсутствуют характерные для карельского типа *Carex livida*, *Baeothryon alpinum* и ряд других видов, *Rhynchospora alba* отмечен один раз. *Carex lasiocarpa* тяготеет к положительным элементам микрорельефа. Высокую встречаемость имеют *C. rostrata*, *Scheuchzeria palustris*, повышенную – *Eriophorum angustifolium*. Среди элементов микрорельефа преобладают мочажинно-озерки с ассоциацией *Carex limosa* – *Menyanthes trifoliata*. Среди гипновых мхов в мочажинах отмечена лишь *Warnstorfia exannulata*, но даже она не играет здесь сколько-нибудь важной роли.

Некоторым отличием от типичных онежско-печорских аапа-болот является низкая роль *Sphagnum magellanicum* и *S. jensenii*, отсутствие *Eriophorum russeolum*, хотя она отмечена на соседних дистрофных участках. Имеется и ряд «северных» черт, более свойственных аапа-болотам лапландского типа: обилие морошки, вороники и подбела, более высокая роль *Pleurozium schreberi* на грядах, обилие *Sphagnum lindbergii* и *S. majus* в мочажинах.

Таким образом, данные массивы можно отнести к северному варианту аапа-болот онежско-печорского типа относительно бедному как по питанию, так и по видовому составу. В данном случае их существование поддерживается за счет обильного подтока обедненных вод по системе логов. Типичные онежско-печорские аапа-болота с вкраплением отдельных массивов верхового типа встречаются в южной части БКП, в частности у оз. Вельского.

Стратиграфия залежи в наиболее глубокой точке аапа-массива (ил. 12, I, цв. вкл.) значительно отличается от залежи в соседней

котловине под дистрофным участком (ил. 12, I, цв. вкл.). Здесь она переходного типа, глубиной 425 см, подстиляется слоем глины с остатками водных и прибрежно-водных растений. Базальные 25 см залежи составлены сапропелевидным торфом с остатками гипнов, *Nuphar*, *Potamogeton*, *Typha*, *Equisetum* и *Phragmites*, отложенными в условиях неглубокого водоема. Начало отложения сапропеля датируется 8190 ± 130 л.н. (ЛУ-7123). В настоящее время в 75 м от места взятия торфа сохраняется озерко, размерами и формой отличающееся от мочажин-озерков комплекса, вероятно, имеющее первичное происхождение.

После обмеления озера около 6500 л.н. (6410 ± 70 л.н., ЛУ-7124) началось отложение торфа травяно-сфагновым топяным сообществом (торфообразователи: шейхцерия, вахта, хвощ, осока вздутая, *Sphagnum obtusum*, *S. sect. Subsecunda*). По мере роста залежи снижалась роль евтрофных видов, и на глубине 285 см фиксируется смена низинного торфа переходным.

Шейхцерия и сфагны, но теперь уже *Sphagnum papillosum*, *S. compactum* и *S. majus*, остаются основными торфообразователями до настоящего времени. На невысоких грядах, начиная с глубины 150 см, возрастает роль пухоноса, пушицы и *Carex rostrata*.

Последняя датировка торфа проведена чуть глубже, на 170–175 см, и показывает возраст 2420 ± 180 л.н. (ЛУ-7125) – приблизительное время начала развития грядово-мочажинного комплекса аапа-типа. Такой возраст образования мочажин характерен для аапа-комплексов Фенноскандии [108].

Сравнение динамики двух массивов, дистрофного, приведенного выше, и данного показывает, что на месте первого болотное сообщество образовалось значительно раньше и ко времени заторфовывания неглубокого озерка в котловине современного аапа-массива на месте дистрофного отложилось около 2 м торфа и начали формироваться верховые грядово-мочажинные комплексы.

В пределах массивов аапа была исследована торфяная залежь еще трех участков (ил. 12, III–V, цв. вкл.). Во всех случаях придонные 50–85 см залежи слагают низинные березово-осоковые, травяно- и шейхцериево-осоково-сфагновые торфа, маркирующиеся такими видами мхов, как *Sphagnum obtusum*, *S. sect. Subsecunda*, реже *Scorpidium revolvens* и *Meesia*. Отложившие их сообщества сменялись мезотрофными топяными сфагновыми с шейхцерией, пушицей (*Eriophorum angustifolium*) и осоками (*Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*, *C. rotundata*). Практически одновременно с этим на-

чиналась дифференциация микрорельефа, поначалу на месте гряд соотношение в растительности менялось в пользу осок, пушицы и *Betula nana*, тогда как на месте мочажин большую роль играла шейхцерия и мочажинные сфагны. Затем на грядах возрастала роль *Sphagnum papillosum*, появлялся *Sphagnum fuscum*, растительность мочажин деградировала, и формировались участки с открытой водой. Как правило, верхние 60–70 см торфа на грядах составлены менее разложенными сфагновыми торфами, соответствующими современной стадии развития. Таким образом, гряды аапа-болот исследованной системы вторичны, что соответствует данным других авторов [97, 108].

Стратиграфия залежи с участка обширного пушицево-сфагнового (*Sphagnum balticum*, *S. lindbergii*) ковра, разделяющего массивы аапа-типа, приведена на рис. 5, VIII (см. цв. вкл.). Минеральное дно здесь слабоволнистое, без значительных перепадов, глубина торфа как под сфагновым ковром, так и под соседними участками аапа составляет 2,4–3 м. Развитие залежи началось с евтрофного древесно-хвощево-сфагнового (*S. squarrosum*) сообщества, быстро сменившегося мезотрофным березово-пушицевым. Позже, через осоково-сфагновую стадию, сообщество перешло на шейхцериево-сфагновую, торфа последней сходны с торфами под массивами аапа, что говорит о существовании здесь некоторое время обширной переходной топи с шейхцерией, пушицей, вахтой и осоками. Однако позже примерно с середины залежи происходит усиление роли мочажинных сфагнов и снижение трав, сообщество было занято ковром сфагнов, развития грядово-мочажинного комплекса не произошло. Основной сток воды был отеснен с участка и в настоящее время огибает его с двух сторон. Сфагновый ковер претерпевает постепенный переход на верховую стадию развития, снижается роль *Sphagnum papillosum* и осок, возрастает – *S. lindbergii*.

В центральной части болотной системы на границе массивов аапа и дистрофного типа гряды и мочажины первого непосредственно переходят в гряды и мочажины второго. При этом из состава занимающих их сообществ выпадают все минеротрофные виды. В пределах аапа-комплекса гряды имеют извилистую, слабоветвистую структуру и вытянуты параллельно друг другу на сотни метров, разделяясь столь же вытянутыми, но более широкими мочажинами-озерками. Переходя на верховой участок, мочажины замыкаются через 25–30 м, гряды становятся более широки-

ми, микрорельеф приобретает более хаотичный паттерн. В 25 м по обе стороны от границы массивов как на гряде, так и в мочажине был проведен параллельный отбор торфа из 4 скважин (ил. 12.V, VI, цв. вкл.). Его анализ показал сходство развития растительности на участках в течение длительного времени. На начальных этапах здесь существовало евтрофное травяно-сфагновое сообщество с березой (торфообразователи *Betula* sp., *Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*, *Scheuchzeria*, *Eriophorum*, *Sphagnum centrale*, *S. sect. Subsecunda*, *Scorpidium revolvens*) без выраженного микрорельефа. Оно сменилось мезотрофным, чему сопутствовало начало дифференциации микрорельефа. В торфах под современной мочажинной доля остатков шейхцерии составляет 20–40%, тогда как под грядой не более 15%. В остальном набор торфообразователей сходный: вахта, осоки, пушица (*Eriophosum polystachion*), *Sphagnum papillosum*. На глубине 70 см на обоих участках фиксируется начало отложения фускум-торфа в грядах. Это сопровождалось замедлением торфонакопления в мочажинах и деградацией мохового покрова. В мочажинах-озерках аапа-комплекса он в настоящий момент отсутствует, тогда как на верховом участке мочажинны заняты сплошным сфагновым ковром. Резкое появление в торфе остатков олиготрофных мочажинных сфагнов (*Sphagnum balticum*, *S. lindbergii*) и падение степени разложения с 30 до 15% свидетельствует, что и в последнем случае произошла деградация мохового покрова и развитие минerotрофных травяных сообществ, сменившихся впоследствии олиготрофными сфагновыми.

Таким образом, олиготрофная растительность постепенно надвигается на аапа-комплекс, занимая уже сложившуюся грядово-мочажинную структуру. Последняя некоторое время сохраняется в неизменном виде, однако, будучи отрезанной от свойственного аапа массиву направленного стока слабоминерализованных вод, начинает менять свой характер, увеличивается доля положительных элементов микрорельефа, мочажинны фрагментируются, в них вновь начинаются процессы деградации растительного покрова, приводящие к развитию «черных» мочажин.

Помимо участков с выраженными грядово-мочажинными комплексами, значительные площади на Котуге и других водораздельных болотах данного ключевого участка заняты коврами и топями с более выровненным микрорельефом. Среди них, кроме описанных выше олиготрофных пушицево- и шейхцериево-сфагновых сообществ, по окраинным частям болота, заходя по то-

пям и вглубь болота, встречаются мезоолиготрофные сфагновые ковры. Они сложены *Sphagnum balticum* с примесью *S. lindbergii* и других сфагнов, в травяно-кустарничковом ярусе представлены *Carex rostrata*, *C. limosa*, *Menyanthes trifoliata* (табл. 7:8). В целом состав таких ковров близок составу сообществ бедных мочажин аапа-комплексов. О.Л. Кузнецов объединяет подобные сообщества в одну ассоциацию [91]. Отличием ковров является снижение гидрофильности, помимо перехода эдификаторной роли к *Sphagnum balticum*, на них увеличивается встречаемость кустарничков и снижается – шейхцерии и осоки топяной. По коврам встречаются невысокие кочки из *Sphagnum angustifolium* с участием *S. fuscum*, *S. magellanicum*, *S. capillifolium*, *Polytrichum strictum*, занятые болотными кустарничками, морошкой, а также *Carex rostrata*, *C. lasiocarpa*, *Eriophorum vaginatum* (табл. 7: 7).

Западная часть Котуги представлена системой логов, большей частью покрытых ковром *Sphagnum angustifolium* с пушицей, болотными кустарничками и осоками (*Carex pauciflora*, *C. limosa*) (табл. 7: 10). Отдельные кочки высотой 20–60 см составляют от 15 до 40% площади участков. Их формируют, помимо *Sphagnum angustifolium*, также *S. fuscum* и *S. magellanicum*. На кочках увеличивается покрытие кустарничков и снижается – трав, доминируют вороника и голубика (табл. 7: 9). Иногда подобные, более сухие, сообщества преобладают на участках логов или даже занимают их целиком. Сообщества данного типа характерны для всего Кепинского ключевого участка, периодически на них разреженно отмечается сосна высотой 6–10 м. Растительные ассоциации ковров и кочек такого состава – одни из самых распространенных в таежной зоне Северной и Восточной Европы и Западной Сибири [91], а в целом подобные массивы выделяются в отдельный, широко распространенный тип сосново-пушицево-кустарничково-сфагновых северовосточноевропейских болот [97].

Ряд узких неглубоких (30–100 см) болотных логов слабо облесены (сомкнутость до 0,1) елью, сосной и березой пушистой высотой 1,5–6 (до 10) м. Их напочвенный покров мозаичен, составлен сфагнами (*Sphagnum angustifolium*, *S. fuscum*, *S. capillifolium*, *S. russowii*). По составу растительности они являются переходными от крайковых болотных лесов к открытым болотам. С первыми их объединяет, помимо наличия ели и березы, обилие морошки, голубики, брусники, *Carex globularis*, а также *Polytrichum commune* и *Pleurozium schreberi* (табл. 7: 11).

Стратиграфия залежи одного из таких центральных логов показала, что она целиком сложена однородным переходным пушицево-осоково-сфагновым торфом (ил. 12.VII, цв. вкл.). Только придонный 20 см слой содержит больше остатков березы и хвоща, а в верхних 50 см исчезают остатки *Betula* и *Carex rostrata*, основными торфообразователями становятся сфагны. В придонном слое залежи (227–230 см) имеется прослойка углей, на этой же глубине фиксируется возрастание содержания *Sphagnum magellanicum* (кратковременно), *Polytrichum* и *Eriophorum*, снижение *Sphagnum balticum* (кратковременно) и *Pinus*.

По окраинам болот, у минеральных островов, в обрамлении логов, по неглубокой (как правило, до 50 см) залежи встречаются и более облесенные участки, растительность которых можно отнести к лесной, – болотные леса. Они представлены олиготрофными ельниками и сосняками.

Ельники багульниково-сфагновые, окружающие болотную систему Котуга, весьма однообразны (табл. 7: 12). Высота древостоя 10–14 м, усредненная формула 8Е2Б+С, диаметр ели 14–20 см. Сомкнутость 0,4. Во втором ярусе также только подрост ели (4%) и березы пушистой (2%), редко сосны, малочисленный и неблагоприятный. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют морошка, кустарнички (голубика, багульник, вороника, черника, брусника) и *Carex globularis*. Моховой покров сложен сфагнами (*Sphagnum russowii*, *S. angustifolium*), обилён *Polytrichum commune*, обычны *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*. Подобные ельники характерны для всей территории Котужского ключевого участка, местами в них большее развитие получает *Equisetum sylvaticum*. Эта преимущественно северотаежная ассоциация широко известна по всему Европейскому Северу и Западной Сибири [109, 110].

К иному типу относится ельник с березой травяно-сфагновый по ручью, далеко врезающемуся в болото в его северной части. Участок питается бедными, но при этом хорошо проточными водами. Доминантами травяно-кустарничкового яруса здесь выступают хвощи (топяной и лесной), морошка, брусника, встречаются осоки (в т.ч. *Carex disperma*), вейник, вербейник, сабельник, калужница и другие виды. Моховой покров сложен мозаикой видов: *Sphagnum angustifolium*, *S. centrale*, *S. girgensohnii*, *S. russowii*, *S. riparium*, *Polytrichum commune*, *Calliargon cordifolium*, *Warnstorfia exannulata* и др.

Сосняки багульниково-сфагновые занимают окраины Котуги и других верховых болот Котужского ключевого участка. Состав древостоя 10С+Е+Б, сомкнутость 0,3, высота 10–14 м, диаметр сосны 18–24 см. В подросте сосна (4%), ель (1%), реже береза. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют голубика, морошка и вороника, обычны также багульник, ерник, пушица, *Carex globularis*, брусника и черника (табл. 2.13). В напочвенном покрове также доминируют *Sphagnum russowii*, *S. angustifolium*, однако, в отличие от ельников, второй преобладает. Из зеленых мхов обычен *Pleurozium schreberi*, роль *Polytrichum commune* и *Hylocomium splendens* снижается. Сосняки отмечаются и на более глубокой, чем под ельниками, залежи (до 140 см). Подобные багульниково-сфагновые сосняки распространены повсеместно в таежной зоне Европейского Севера России [111, 112].

В настоящее время в пределах болотной системы Котуга не отмечено евтрофных сообществ. Здесь не встречены и такие характерные для них виды, как *Sphagnum warnstorffii*, *S. teres*, минеротрофные гидрофильные бриевые мхи. Торфа низинного типа составляют придонную часть залежи в генетических центрах, а также под современными топями, но их доля в общем объеме залежи не значительна. Такие виды евтрофных гипновых мхов, как *Meesia*, *Scorpidium revolvens*, *S. scorpioides*, изредка встречаются в базальных слоях залежи, в современной флоре болотной системы отсутствуют. Из сфагновых мхов секции *Subsecunda*, являвшихся массовыми видами исходных низинных стадий и составляющими в отдельных образцах торфа до 45% остатков, в настоящий момент отмечен только *S. subsecundum* небольшим пятном на одном из участков аапа. На начальных этапах формирования болото имело подпитку богатыми кальцием грунтовыми водами, однако достаточно быстро вышло из-под их влияния и в настоящий момент обеспечивается лишь атмосферными и слабоминерализованными поверхностными водами.

Низинные болота все же встречаются на данном ключевом участке в пределах водораздела, в моренно-холмистом ландшафте с выходом известняков на дневную поверхность и развитием карстовых логов. Кроме того, низинные болота развиваются в пойменных комплексах рек, по местам разгрузки минерализованных вод у подножия надпойменных террас.

Водораздельные низинные болота характеризуются слабо-выраженным волнистым микрорельефом с моховым покровом

из *Sphagnum warnstorffii* с примесью бриевых мхов (*Tomentypnum nitens*, *Calliergon cordifolium*, *Scorpidium cossonii*, *Pseudobryum cinclidioides*, *Campylium stellatum*, *Cinclidium stygium*, *Paludella squarrosa*), реже *Catoscopium nigratum* и *Meesia triquetra*. Травяно-кустарничковый ярус сложен *Betula nana*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Oxycoccus palustris*, осоками (*Carex lasiocarpa*, *C. paupercula*, *C. diandra*, *C. chordorrhiza*), *Saussurea alpina*, *Bistorta major*, *Baeothryon alpinum*. Характерны также *Rumex fontano-paludosus*, *Parnassia palustris*, *Dactylorhiza maculata*, *D. fuchsii*, *Gymnadenia conopsea*, *Pedicularis sceptrum-carolinum*, *P. palustris*.

Другим типом низинных участков являются приозерные сплавины, открытые или поросшие кустарниками, такими, как ива филиколистная, ива чернеющая, береза карликовая. В напочвенном покрове доминируют вахта, осока водная, хвощ топяной, характерны горец змеиный, подбел и др. Моховой ярус имеет, как правило, небольшое проективное покрытие, в нем преобладают различные виды гипновых мхов, сфагновые мхи имеют заметное проективное покрытие лишь на удалении от берега.

Специфическими для данного ключевого участка являются уникальные болотные сообщества, формирующиеся на тонком (5–15 см) слое торфяных отложений и озерного наилка побережья оз. Боровского, обнажившегося в результате сброса вод. На участках с более глубоким слоем органических отложений развиты пухоносово-осоково-гипновые сообщества с участием пухоноса альпийского и осоки волосистоплодной. Здесь отмечены *Selaginella selaginoides*, *Carex buxbaumii*, *Gymnadenia conopsea*, *Pedicularis sceptrum-carolinum*, *Dactylorhiza maculata*, *Equisetum palustre*, *Pyrola rotundifolia*, *Geranium albiflorum*, *Phragmites australis*. В разнотравно-гипновых сообществах на галечниках, где слой органических отложений совсем тонок, встречаются *Pedicularis palustris*, *Drosera rotundifolia*, *Ranunculus subborealis*, а также виды, характерные для тундровых территорий, – *Pyrola minor* и *Pedicularis verticillata*. Из мхов для таких сообществ наиболее характерны *Scorpidium cossoni*, *S. scorpioides*, *Cinclidium stygium*, *Catoscopium nigratum*.

На водоразделах Котужского ключевого участка в местах распространения открытых низинных болот отмечаются и облесенные болотные сообщества грунтового питания.

Ельники болотно-травяные приурочены к окраинам крупных болотных массивов, местами занимая довольно большие площади. Характерная черта этих сообществ – выраженный хаотичный кочковато-западинный микрорельеф. Древесный ярус состоит из ели с примесью березы и незначительным участием сосны. В некоторых случаях береза преобладает. Древостои в основном разновозрастные, спелые и перестойные, с сомкнутостью крон 0,2–0,3, средней высотой 10–12 м. Подрост еловый и березовый. Подлесок хорошо развит и имеет высокое видовое богатство, представлен ивами, шиповником, смородиной, местами крушиной и жимолостью Палласа. Травяно-кустарничковый ярус нередко имеет сложную пространственную структуру и представлен несколькими подъярусами. Его основу обычно составляют различные виды травянистых растений, среди которых *Filipendula ulmaria*, *Comarum palustre*, *Geum rivale*, *Equisetum palustre*, *E. fluviatile*, *Menyanthes trifoliata*, *Bistorta major*, различные виды осок, например, *Carex cespitosa*, *C. rostrata*, *C. loliacea*. Обычны *Pyrola rotundifolia*, *P. minor*, *Rubus chamaemorus*, *Angelica sylvestris*, *Calamagrostis purpurea*, *Caltha palustris*, *Viola palustris*, а также болотные кустарнички (*Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Oxycoccus palustris*).

В составе мохового яруса доминирует *Sphagnum warnstorffii*, характерны также *S. centrale*, *Warnstorfia exannulata*, *Calliergon cordifolium*, *Campylium stellatum*, *Rhizomnium pseudopunctatum*, на кочках – *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*. Подобные сообщества, традиционно относимые к ельникам таволговым, распространены в пределах таежной зоны всего Европейского Севера, где характеризуются сложностью видового состава и высокой степенью разнообразия [110, 112, 113], сходные ельники приводятся и для Западной Сибири [93].

В южной части Котужского ключевого участка, на водоразделе рек Суксомы и Пачуги в условиях избыточного проточного увлажнения, отмечаются сосняки болотно-травяные. В их древостое, помимо сосны, присутствуют в небольших количествах ель и береза. Сомкнутость древесного яруса 0,3, высота около 10 м, диаметр стволов сосен около 12 см. Подлесок хорошо выражен, его покрытие может достигать 40–45%. Образован можжевельником, березами приземистой (*Betula humilis*) и карликовой, шиповником, смородиной, ивами сизой, филиколистной, чернеющей, козьей.

Травяно-кустарничковый ярус при низком проективном покрытии (около 30%) характеризуется очень высоким видовым разно-

образом. В его состав входят морошка, багульник, голубика, под-
бел, кассандра, клюква болотная, вороника, хвощ топяной, хвощ
болотный, горец змеиный, герань лесная, линнея северная, пуши-
ца многоколосковая, осока плевельная, осока струннокоренная,
соссурия, вейник пурпурный, дудник лесной и др. Покрытие мхов
около 80%, преобладают *Sphagnum warnstorffii* и *S. angustifolium*,
характерны *Aulacomnium palustre*, *Calliergon cordifolium*,
Rhizomnium pseudopunctatum, на кочках – обычные лесные мезо-
фиты.

Подобные сообщества сосняков приводятся для мест выхода
карбонатных пород по всей таежной зоне Европейского Севера
России, где они характеризуются высоким разнообразием, опи-
санные на БКП сообщества по видовому составу соответствуют
крупной субассоциации с горцем, характерной для севера Русской
равнины [112, 114].

Болота пойменных комплексов рек и ручьев очень неоднородны по характеру и структуре растительного покрова, которые сильно зависят от интенсивности поемных процессов, экспозиции склона и степени минерализации питающих их грунтовых вод. Они сложены травяно-сфагновыми и гипновыми сообществами. Непосредственно у выходов ключей у подножия надпойменных террас формируются гипновые сообщества. Древостой и кустарниковый ярус в таких сообществах отсутствуют, травяно-кустарничковый ярус развит в различной степени, в местах выхода ключей, его покрытие составляет 10–20%, на удалении – до 50–60%, он составлен большим набором видов и флористически весьма неоднороден. Характерными видами являются: *Angelica archangelica*, *A. sylvestris*, *Bistorta major*, *Cardamine pratensis*, *Carex rostrata*, *C. diandra*, *C. dioica*, *C. juncella*, *C. panicea*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Epilobium alsinifolium*, *Eriophorum latifolium*, *Equisetum fluviatile*, *E. palustre*, *Geum rivale*, *Ligularia sibirica*, *Menyanthes trifoliata*, *Parnassia palustris*, *Pinguicula vulgaris*, *Rumex fontano-paludosus*, *Saussurea alpina*, *Saxifraga hirculus*, *Baeothryon alpinum*, *Triglochin palustre*. Моховой покров по ключам образован гипновыми мхами, прежде всего *Cratoneuron flicinum*, характерны *Tomentypnum nitens*, *Paludella squarrosa*, *Plagiomnium elatum*, *Bryum pseudotriquetrum* и т.д. На удалении от ключей развивается покров из *Scorpidium cossoni*, *Cinclidium stygium*, *Catoscopium nigratum*, *Tomentypnum nitens*, *Paludella squarrosa*, *Meesia triquetra*, *Campylium* spp. и других минеротрофных видов.

При этом основные площади в пределах низинных пойменных болот занимают разнотравно-сфагновые ассоциации. В таких сообществах может быть развит древесный ярус, хотя и низкий, сильно разреженный, из ели, березы пушистой, лиственницы сибирской. Присутствуют также кустарники, например ива филолистная. Травяно-кустарничковый ярус имеет покрытие около 40%, преобладают *Bistorta major*, *Geum rivale*, *Filipendula ulmaria*, *Saussurea alpina*, *Ranunculus subborealis*, *Pedicularis sceptrum-carolinum*, отмечены также *Gymnadenia conopsea*, *Paris quadrifolia*, *Equisetum palustre*, *Oxycoccus palustris*, *Empetrum nigrum*, *Ligularia sibirica*, *Pyrola rotundifolia*, *Listera ovata*, *Eriophorum angustifolium*, *Carex aquatilis*, *Vicia sepium*, *Drosera rotundifolia*. Моховой покров хорошо развит, в нем доминирует *Sphagnum warnstorffii*, отдельные высокие кочки образованы *S. fuscum*.

Помимо открытых болот, пойме р. Сояны и ее притоков свойственны и облесенные болотные участки. Они отмечаются в проточных условиях в местах разгрузки грунтовых вод, в зоне действия весеннего половодья. Почвы торфянисто-глеевые аллювиальные перегнойно-глеевые и иловато-торфяные. Сообщества характеризуются смешанными елово-березовыми древостоями. Средняя высота елей 23 м при диаметре 28 см. Береза имеет среднюю высоту около 18 м. Подрост преимущественно еловый. Кустарниковый ярус образуют *Alnus incana*, *Sorbus aucuparia*, *Rosa acicularis*, *Lonicera pallasii*, *Ribes nigrum*, *R. spicatum*, *Salix phylicifolia*. Характерны также *Atragene sibirica* и *Daphne mezereum*.

Покрытие травяно-кустарничкового яруса высокое, до 65–75%, высота 90–100 см. Доминируют *Filipendula ulmaria*, *Aconitum septentrionale*, *Equisetum palustre*, *E. pratense*, обычны *Bistorta major*, *Calamagrostis purpurea*, *Caltha palustris*, *Carex atherodes*, *C. cespitosa*, *C. juncella*, *Delphinium elatum*, *Geranium sylvaticum*, *Geum rivale*, *Ligularia sibirica*, *Ranunculus subborealis*, *R. repens*, *Rubus arcticus*, *R. saxatilis*, *Saussurea alpina*, *Thalictrum flavum*, *Trollius europaeus*, *Viola epipsila* и другие виды. В моховом покрове преобладают *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Brachythecium rivulare*, *Cirriphyllum piliferum*, *Calliergon cordifolium*, *Calliergonella cuspidata*, *Hylocomium splendens*, *Climacium dendroides*, виды семейства Мниацеае. *Sphagnum warnstorffii* играет здесь меньшую роль.

Таким образом, растительность данных ельников в сравнении с близкими водораздельными сообществами, обогащается рядом характерных пойменных видов трав и мхов. Их состав соответствует одной из субассоциаций ельников таволговых, характерной для пойм рек и ручьев Архангельской области [110].

2.4. Растительность Летоपालьского ключевого участка (восточная часть Беломорско-Кулойского плато)

2.4.1. Леса

Летоपालьский ключевой участок, как и Кепинский, располагается на более возвышенной, по сравнению с Котужским участком, территории. Здесь не очень велика мощность толщи песчаных отложений поверх известняков и гипсов, значительна эрозионная расчлененность рельефа, в связи с этим в лесном покрове часто присутствует *Larix sibirica*, но не господствует.

Вероятно, антропогенная нагрузка на территорию Летоपालьского участка уже давно была довольно интенсивной, поскольку поблизости от него расположена старинная деревня Сояна. Определенно известен один из периодов сильных пирогенных нарушений его лесного покрова. А.М. Леонтьев [41] сообщал, на основании опросных сведений, полученных им от местных жителей-ненцев, о сильном пожаре, прошедшем в конце XIX в. по всему «Беломорскому хребту» (восточному уступу БКП). В настоящее время ландшафтный облик Летоपालьского участка определяют зональные еловые леса и производные от них березовые [47, 48].

Группы типов леса Летоपालьского участка описаны в тексте в соответствии с последовательностью позиций ландшафта, к которым они приурочены: от междуречий до речных пойм. Наиболее подробно изученные (на большом числе описаний) группы типов леса представлены в таблице 8 вместе с некоторыми группами типов леса, выявленными в Котужском участке (см. раздел 2.3.1). В таблицу были включены константные виды растений и лишайников (не менее II класса хотя бы в одной группе описаний), а кроме них – наиболее экологически и фитоценотически информативные виды: диагностические для описанных в литературе синтаксонов лесной растительности, стенотопные виды-индикато-

ры специфических условий, а также охраняемые в Архангельской области виды (названия последних выделены жирным шрифтом).

На дренированных участках междуречий описаны Березо-во-еловые леса кустарничково-зеленомошные – *Betuleto-Piceeta fruticoso-hylocomiosa* (табл. 8: 4, 5 описаний) на подзолах. В эту группу предварительно, в связи с небольшим общим объемом материала, отнесены разнообразные по структуре древостоя сообщества. У 1-го яруса древостоя (высотой 17–18 м) формула состава варьирует от 8Е2Б до 10Б+Е; в сообществах с преобладанием *Betula*

Таблица 8

**Дифференциация групп типов леса Котужского
и Летопальского ключевых участков**

Группы типов	1	2	3	4	5	6	
Число описаний	12	6	7	5	19	10	
Сомкнутость яруса А	0,5	0,4	0,3	0,5	0,4	0,5	
Сомкнутость яруса В	0,1	0,1	0,1	0,2	0,3	0,2	
Проективное покрытие яруса С*	55	25	40	25	50	60	
Проективное покрытие яруса D*	70	90	85	70	65	35	
Лесообразующие виды							
<i>Picea obovata</i>	А	IV.2	r.2	r.1	V.3	IV.2	V.2
<i>Picea obovata</i>	В	IV.1	III.2	V.1	V.1	IV.1	V.1
<i>Betula pubescens</i>	А	V.2	IV.1	r.1	V.2	IV.3	V.2
<i>Betula pubescens</i>	В	IV.1	III.1	IV.1	IV.1	IV.1	IV.+
<i>Larix sibirica</i>	А	III.2	r.2	r.1		III.2	V.3
<i>Larix sibirica</i>	В		III.1	r.1		I.+	r.+
<i>Pinus sylvestris</i>	А	IV.2	V.3	V.3			
<i>Pinus sylvestris</i>	В	r.1	III.+	IV.1		r.+	
<i>Betula czerepanovii</i>	В					r.3	
<i>Populus tremula</i>	А	r.1				r.1	r.+
<i>Populus tremula</i>	В	r.+			r.+	II.+	II.+
Виды подлеска							
<i>Juniperus communis</i>	В,С	II.+	III.+	r.1	V.2	V.1	V.1
<i>Sorbus aucuparia</i>	В,С	IV.1	III.+	IV.+	r.+	III.+	II.+
<i>Rosa acicularis</i>	В,С	III.+	r.+	r.1		II.+	III.+

Группы типов		1	2	3	4	5	6
<i>Daphne mezereum</i>	B,C	r.+					III.+
<i>Lonicera pallasii</i>	B,C						V.+
<i>Cotoneaster sp.</i>	B,C						II.+
<i>Salix cinerea</i>	B				III.+	r.+	r.+
<i>Salix phylicifolia</i>	B,C		r.+			II.1	
Группа "Vaccinium vitis-idaea – Vaccinium myrtillus"							
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	C	V.2	V.2	V.2	IV.2	IV.2	IV.1
<i>Vaccinium myrtillus</i>	C	V.3	V.1	V.2	V.2	IV.1	III.1
<i>Linnaea borealis</i>	C	IV.1	r.+	IV.+	r.+	I.+	III.+
<i>Lycopodium annotinum</i>	C	III.+		III.+		II.+	II.+
<i>Pyrola rotundifolia</i>	C	r.+					II.+
Группа "Avenella flexuosa – Chamaenerion angustifolium"							
<i>Avenella flexuosa</i>	C	V.+	III.+	IV.+	V.1	V.3	IV.1
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	C	III.+	r.+	r.+	IV.+	IV.+	V.1
<i>Luzula pilosa</i>	C	III.+	r.+	r.+	V.+	V.+	III.+
<i>Solidago virgaurea</i>	C	III.+		II.+	r.+	IV.+	III.+
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	C	r.+		r.+	r.+	r.+	II.+
Группа "Hylocomium splendens – Pleurozium schreberi"							
<i>Hylocomium splendens</i>	D	V.3	IV.1	V.2	V.2	IV.3	IV.3
<i>Pleurozium schreberi</i>	D	V.2	V.3	V.4	V.2	IV.2	III.2
<i>Dicranum majus</i>	D	II.1	IV.1	IV.1	III.+	II.+	II.1
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	D			II.+	r.+	I.+	r.1
Группа "Polytrichum commune – Sphagnum girgensohnii"							
<i>Polytrichum commune</i>	D	IV.2	r.+	r.1	V.3	V.3	r.1
Группа "Cladonia arbuscula - Cladonia rangiferina"							
<i>Cladonia arbuscula</i>	D	r.+	III.2	r.+	r.+	II.+	
<i>Cladonia rangiferina</i>	D	r.+	V.2	IV.2	r.+	II.+	
<i>Cladonia stellaris</i>	D	r.+	V.2	r.1		r.1	
Группа "Vaccinium uliginosum – Ledum palustre"							
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	C	II.1	III.1	V.1		II.1	r.1
<i>Vaccinium uliginosum</i>	C	II.2	r.+		III.1	IV.1	r.+

Группы типов		1	2	3	4	5	6
<i>Ledum palustre</i>	C	II.1	r.1	r.+		r.+	r.+
<i>Carex globularis</i>	C	r.+	r.+				
Группа "Gymnocarpium dryopteris – Maianthemum bifolium"							
<i>Rubus saxatilis</i>	C	II.1			r.+	r.1	IV.2
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	C	II.1			r.1	r.+	r.1
<i>Maianthemum bifolium</i>	C	II.1		r.+		r.+	II.+
<i>Oxalis acetosella</i>	C				r.+	r.1	III.8
<i>Rubus arcticus</i>	C	r.+			IV.1	IV.1	II.+
<i>Trientalis europaea</i>	C	III.+			V.1	V.1	III.+
Группа "Calluna vulgaris – Antennaria dioica"							
<i>Calluna vulgaris</i>	C	r.1	IV.1	IV.1			
<i>Calamagrostis epigeios</i>	C						II.+
<i>Festuca ovina</i>	C					IV.+	II.+
Группа "Pulsatilla patens"							
<i>Pulsatilla patens</i>	C	r.1					
Группа "Rhytidadelphus triquetrus"							
<i>Rhytidadelphus triquetrus</i>	D	r.1				r.+	III.1
Группа "Geranium sylvaticum – Lathyrus vernus"							
<i>Geranium sylvaticum</i>	C	II.1		r.+		II.+	IV.1
<i>Lathyrus vernus</i>	C	II.1					IV.+
<i>Melica nutans</i>	C	II.+					IV.1
<i>Carex digitata</i>	C	r.+			III.+	r.+	II.+
<i>Galium boreale</i>	C						IV.+
<i>Fragaria vesca</i>	C						II.+
<i>Ranunculus monophyllus</i>	C						II.+
<i>Poa nemoralis</i>	C						III.+
Группа "Atragene sibirica – Cypripedium calceolus"							
<i>Atragene sibirica</i>	C	II.+					IV.1
<i>Crepis sibirica</i>	C						IV.1
<i>Anemone sylvestris</i>	C						II.+

Группы типов	1	2	3	4	5	6
Группа "Arctous alpina"						
<i>Saussurea alpina</i>	C	r.+			r.+	IV.+
<i>Equisetum scirpoides</i>	C	r.+				r.+
Группа "Aconitum septentrionale – Cirsium heterophyllum"						
<i>Cirsium heterophyllum</i>	C	r.1		r.+	IV.+	III.1
<i>Aconitum septentrionale</i>	C	r.1				V.2
<i>Angelica sylvestris</i>	C	r.+			r.+	III.1
<i>Milium effusum</i>	C	r.+			r.+	II.1
<i>Thalictrum simplex</i>	C					II.1
Группа "Delphinium elatum – Thalictrum minus"						
<i>Thalictrum minus</i>	C					III.1
<i>Paeonia anomala</i>	C					III.1
<i>Delphinium elatum</i>	C					III.+
Группа "Aegopodium podagraria – Paris quadrifolia"						
<i>Paris quadrifolia</i>	C					II.+
<i>Viola mirabilis</i>	C					II.1
<i>Actaea erythrocarpa</i>	C					r.+
<i>Stellaria nemorum</i>	C					r.1
<i>Adoxa moschatellina</i>	C					r.+
Группа "Filipendula ulmaria"						
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	C				I.+	r.1
<i>Filipendula ulmaria</i>	C					r.2
Группа "Trollius europaeus – Equisetum sylvaticum"						
<i>Trollius europaeus</i>	C	r.+				III.1
<i>Carex vaginata</i>	C				I.+	II.+
<i>Geum rivale</i>	C					II.1
<i>Equisetum sylvaticum</i>	C	r.+		r.+	r.+	
<i>Equisetum pratense</i>	C				I.+	r.1
Прочие виды						
<i>Melampyrum pratense</i>	C	III.+	II.+	V.1	V.1	II.+
<i>Calamagrostis lapponica</i>	C				III.+	
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	C	r.+				

Группы типов		1	2	3	4	5	6
<i>Hieracium murorum</i> p.p.	C						III.+
<i>Elymus caninus</i>	C						III.+
<i>Conioselinum tataricum</i>	C						II.+
<i>Rubus idaeus</i>	C					r.+	II.+
<i>Anthriscus sylvestris</i>	C						II.+
<i>Vicia sepium</i>	C			r.+			II.+
<i>Lathyrus pratensis</i>	C	r.+					II.+
<i>Trisetum sibiricum</i>	C						II.+
<i>Thyselium palustre</i>	C						II.+
<i>Dendranthema zawadskii</i>	C						r.+
<i>Poa remota</i>	C						r.+
Мохообразные							
<i>Dicranum polysetum</i>	D	II.1	III.+	IV.1	r.+	II.+	r.+
<i>Pohlia nutans</i>	D	r.+	III.+	r.+	IV.+	III.+	
<i>Dicranum fuscescens</i>	D	r.+	r.+		IV.+	II.+	
<i>Dicranum scoparium</i>	D	r.+	r.+	r.+	V.+	II.+	r.+
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	D	r.+	r.+	r.+	IV.+	r.+	
<i>Plagiothecium laetum</i>	D	r.+		r.+	r.+	II.+	
<i>Rhodobryum roseum</i>	D	r.+					III.1
<i>Cirriphyllum piliferum</i>	D						II.1
<i>Sphagnum capillifolium</i>	D	r.2					
Лишайники							
<i>Alectoria dasypoga</i>	D	r.+	r.+	r.+	V.+	r.+	
<i>Cladonia cervicornis</i>	D	r.+			IV.+	r.+	
<i>Cladonia deformis</i>	D	r.+	III.+	r.+	V.+	r.+	
<i>Cladonia gracilis</i>	D		III.+				
<i>Cladonia mitis</i>	D	r.1	III.2	IV.1			
<i>Cladonia coccifera</i>	D	r.+	r.+				
<i>Cladonia cornuta</i>	D	r.+	r.+		r.+		
<i>Cladonia crispata</i>	D				r.+		
<i>Peltigera aphthosa</i>	D	II.+	r.+	r.+	r.1	II.+	r.+

Группы типов	1	2	3	4	5	6
Эпифитные лишайники						
<i>Bryoria capillaris</i>	D	r.+	r.+	r.+	V.+	r.+
<i>Bryoria fremontii</i>	D		r.+			

Примечания: 1. Группы типов. Котужский участок: 1 – Лиственнично-еловые кустарничково-зеленомошные леса с березой и сосной; 2 – Сосняки лишайниково-зеленомошные, 3 – Сосняки кустарничково-зеленомошные. Летопальский участок: 4 – Березово-еловые леса кустарничково-зеленомошные, 5 – Лиственнично-елово-березовые мелкотравно-зеленомошные леса, 6 – Лиственнично-еловые с сосной и березой высокотравно-зеленомошные леса.

2. Ярусы в лесных сообществах: А – древостой, В – подрост и подлесок, С – травяно-кустарничковый, D – мохово-лишайниковый. Для ярусов указаны средние значения в фитоценоне.

3. Для видов указаны: до разделителя (точка) – класс константности, после разделителя – балл среднего проективного покрытия. Шкала классов константности: r – в 1–2 описаниях, I – не более 20%, II – 21–40%, III – 41–60%, IV – 61–80%, V – 81–100%. Шкала проективного покрытия: + – менее 1%, 1 – 1–5%, 2 – 6–25%, 3 – 26–50%, 4 – 51–75%, 5 – 76–100%. Виды кустарничков, трав, мохообразных и лишайников ранжированы в соответствии с их распределением по биоэкогруппам, описанным в монографии [35].

4. Жирным шрифтом выделены охраняемые виды. Остальные пояснения см. в тексте.

*Проценты.

pubescens выражен 2-й ярус древостоя: высота 7–8 м, состав 10Е+Б. Сомкнутость полога древостоя: 0,4–0,5 у 1-го яруса и 0,2–0,3 – у 2-го яруса. Довольно мощно развит подлесок, часто в нем преобладает *Juniperus communis* (сомкнутость до 0,2–0,3), иногда встречаются в небольшом количестве *Sorbus aucuparia* и *Salix glauca*. В подросте – *Picea obovata* и *Betula pubescens* с сомкнутостью менее 0,1. Общая сомкнутость яруса подроста и подлеска варьирует от 0,1 до 0,35. Травяно-кустарничковый ярус развит не очень мощно: ПП 20–30%, обычно он не богат по видовому составу. В нем наиболее обильны кустарнички *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum*. Константные олиготрофные и мезоолиготрофные виды мезофильного таежного мелкотравья: *Avenella flexuosa*, асектаторы – *Trientalis europaea*, *Luzula pilosa*, *Melampyrum pratense*, реже –

Rubus arcticus. Также встречаются вид высокотравья *Chamaenerion angustifolium* и ксеромезофильный мезотрофный вид *Carex digitata*. Однократно отмечены *Gymnocarpium dryopteris* и *Rubus saxatilis*. ПП мохово-лишайникового яруса 60–85%. В нем содоминируют олиготрофные таежные мхи – *Polytrichum commune* и *Pleurozium schreberi* или *Hylocomium splendens*. Константны ассектаторы – *Dicranum scoparium*, *D. fuscescens*, *D. majus*, *Pohlia nutans*, *Ptilidium pulcherrimum*. Участие лишайников незначительно. Следует подчеркнуть, что в лесах этой группы типов нет других индикаторов переувлажнения (гигрофильных или гидрофильных видов трав и мхов), кроме *Polytrichum commune*. Эти сообщества – пример трансформированных в разной степени зональных лесов. Обозначения в других классификациях – тип ельник черничный [53], асс. ***Piceetum hylocomioso-myrtillosum*** [42] (в составе группы зеленомошных ельников), ***Piceetum myrtillosum*** [35] (в составе черничной серии травяно-кустарничкового цикла; о ее синонимизации – см. в разделе 2.2.1), ельники зеленомошные [57] (в составе типа ельников зеленомошных), а также ***Piceetum empetroso-vaccinosum*** [41] (судя по опубликованному описанию, наиболее подходящий аналог из группы ***Piceeta hylocomiosa***).

В местных прогибах междуречий описаны Березово-еловые леса с лиственницей и сосной кустарничково-сфагновые – ***Betuleto-Piceeta fruticulososo-sphagnosa*** (2 описания). Подробная характеристика этой группы типов приведена в разделе 2.2.1.

По краям междуречий и на пологих речных террасах Летопальского ключевого участка, в том числе на пологих склонах многих карстовых логов, широко распространены березовые и березово-еловые леса мелкотравно-зеленомошные, для которых очень характерно преобладание *Avenella flexuosa* в травяно-кустарничковом ярусе и *Polytrichum commune* – в мохово-лишайниковом. Общий флористический состав нижних ярусов в таких сообществах довольно однообразен (и небогат), вне зависимости от варьирования обилия этих двух видов и от состава древостоя; в связи с этим приводится общая характеристика для всех таких лесов.

Лиственнично-елово-березовые мелкотравно-зеленомошные леса – ***Lariceto-Piceeto-Betuleta parviherboso-hylocomiosa*** (табл. 8: 5, 19 описаний) на подзолах. В данном случае сообщества объединены по критериям дифференцирующих видов в нижних ярусах, несмотря на значительное разнообразие состава и структуры древостоев. Во многих сообществах можно выделить редкостойный 1-й ярус

древостоя составом 10Лс (константность *Larix sibirica* в рассматриваемой группе описаний – IV класс; высота в разных сообществах – от 22 до 30 м, сомкнутость 0,1–0,2) и более сомкнутый 2-й ярус древостоя составом от 10Б до 5Е5Б+Ос (сомкнутость 2-го яруса 0,4–0,5; высота – 12–18 м или до 20–22 м в тех сообществах, где высота *Larix sibirica* 25–30 м). В сообществах, где *Larix sibirica* отсутствует, сформирован один ярус древостоя составом обычно 10Б (сомкнутость 0,3–0,5; высота в разных сообществах от 17 до 22–23 м), а в отдельных случаях состав – 7ЕЗБ. *Betula pubescens* в древостое часто представлена многоствольными деревьями с прямыми белыми стволами. Структура яруса подроста и подлеска тоже разнообразна. Его общая сомкнутость в большинстве случаев 0,1–0,3; также есть сообщества, где она менее 0,1 или, наоборот, достигает 0,4–0,5. Подлесок, сформированный *Juniperus communis*, нередко более обильен, чем подрост *Picea obovata* и *Betula pubescens*. В ряде сообществ вместе с одноствольными экземплярами подроста *Betula pubescens* отмечены многоствольные и кривоствольные формы высотой до 4–5 м, которые, возможно, относятся к *Betula pubescens* subsp. *czerepanovii*. Другие древесные ассектаторы: в подлеске – *Sorbus aucuparia*, *Rosa acicularis*, *Salix glauca* и *Salix phylicifolia*; в подросте – *Populus tremula* и *Larix sibirica*. III травяно-кустарничкового яруса варьирует от 25 до 85%. В нем часто доминирует *Avenella flexuosa* (особенно в сообществах с преобладанием *Betula pubescens* в древостое). Несколько видов кустарничков константны, но чаще всего не обильны: *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *V. uliginosum*, *Empetrum hermaphroditum*. Константны олиготрофные ксерофильные злак-ассектаторы *Festuca ovina* и *Calamagrostis lapponica*. Ряд олиготрофных и мезоолиготрофных видов таежного мелкотравья произрастают во всех сообществах: *Trientalis europaea*, *Rubus arcticus*, *Melampyrum pratense*, *Luzula pilosa*. Реже в составе мелкотравья встречаются еще некоторые ассектаторы – *Solidago virgaurea*; *Lycopodium annotinum*, *Geranium sylvaticum*, *Saussurea alpina* и *Carex vaginata*, однократно – *Oxalis acetosella*. На этом фоне константны также два вида высокотравья: *Cirsium heterophyllum* и *Chamaenerion angustifolium*. III мохово-лишайникового яруса обычно составляет 60–80%, но в некоторых сообществах с преобладанием *Betula pubescens* в древостое не более 40%. В этом ярусе может доминировать *Polytrichum commune* или же с ним содоминирует *Hylocomium splendens*, реже – *Pleurozium schreberi*.

Как редкая примесь отмечены *Plagiothecium laetum*, а также *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Sanionia uncinata*, *Sciuro-hypnum starkei*, *S. curtum*. Могут присутствовать напочвенные лишайники-ассектаторы: *Cladonia stellaris*, *C. rangiferina*, *C. arbuscula*.

Леса с таким видовым составом травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов Д.Н. Сабуров [35] относил к черничной серии, включающей леса зонального облика (со спецификой карстовых территорий – участием листовенницы), в том числе асс. ельника чернично-мелкотравного *Piceetum trientalosomyrtillosum*. Он отмечал, что на местоположениях этой ассоциации после рубок не происходит заболачивание; формирующиеся после этого березняки он рассматривал как короткопроизводные. Неоднократно было описано разрастание *Avenella flexuosa* после рубок в таежных ельниках [35, 53, 62]. С учетом этих данных есть основания рассматривать сообщества в составе обсуждаемой группы типов как отражение разных степеней деградации (в результате пожаров и/или рубок) и последующей неполноценной деградации ельников мелкотравно-черничных (аналог – тип ельник кисличный [53]). Вероятно, разрастание *Polytrichum commune* (одновременно с *Avenella flexuosa*), наблюдаемое в лесах этой группы типов, могло происходить даже при отсутствии заболачивания – в результате появления участков обнаженного грунта.

Широкое распространение в центре БКП и вплоть до «Беломорского хребта» сообществ из группы ассоциаций *Betuleta polytrichosa* по склонам сухих карстовых логов отметил А.М. Лентьев [41]. Он считал, что весеннее обмерзание почек у подроста ели, наблюдаемое в таких местоположениях, препятствует формированию полноценных ельников – в противоположность мнению Д.Н. Сабурова (см. выше). Мы отмечаем, что в настоящее время такие березняки по-прежнему обычны здесь. В других районах северо-востока европейской части России в средней и северной тайге, на возвышенных и низких равнинах, тоже нередки березняки с похожим обликом и составом, произрастающие на подзолах [115, 116]; их обозначают как асс. березняков луговиково-долгомошных и луговиково-можжевельново-долгомошных [79, 80]. Сходные с последними березняки с густым подлеском из можжевельника встречены и в Летопальском участке (2 описания). Аналоги еловых лесов, отнесенных к этой группе, В.Н. Андреев [42] описал на Южном Тимане в составе асс. *Piceetum myrtilloso-polytrichosum* (с примесью

Larix sibirica) и *P. uliginoso-polytrichosum*, тоже не включающих никаких индикаторов заболачивания, кроме *Polytrichum commune*.

Меньше распространены в этом ключевом участке более богатые по видовому составу леса из группы типов березово-еловых лесов с лиственницей и сосной мелкотравно-кустарничково-зеленомошных – *Betuleto-Piceeta parviherboso-fruticulosо-hylocomiosa*, которая подробно охарактеризована в разделе 2.3.1. Здесь было описано одно подобное сообщество с преобладанием *Gymnocarpium dryopteris* в травяно-кустарничковом ярусе.

Лиственнично-еловые с сосной и березой высокотравно-зеленомошные леса – *Lariceto-Betuleto-Piceeta magnoherboso-hylocomiosa* (табл. 8: 6, 10 описаний). Такие леса обычны на крутых и покатых (реже пологих) склонах террас рек и ручьев. Подробная характеристика этой группы типов приведена в разделе 2.2.1. Высокотравные леса из Летопальского ключевого участка по составу и структуре соответствуют этой характеристике и не имеют каких-либо важных отличительных особенностей. В том числе, как и в Кепинском участке, можно дифференцировать в этой группе сообщества с участием гигрофильного высокотравья (например, *Filipendula ulmaria* с обилием 1–2 балла; 2 описания) и с участием набора кальцефильных, мезотрофных и эрозиофильных видов (3 описания с *Daphne mezereum*, *Cotoneaster* sp., *Lathyrus vernus*, *Melica nutans*, *Carex digitata*, *Rubus saxatilis*, *Galium boreale*, *Fragaria vesca*, *Calamagrostis epigeios*, *Anemone sylvestris*, *Viola mirabilis*, *V. collina* и охраняемым видом *Dendranthema zavadskii*).

Кроме того, на Летопальском ключевом участке на пологой озерной террасе выполнено одно описание сообщества из группы типов Осиново-еловые леса высокотравные – *Populeto-Piceeta magnoherbosa*, подробно охарактеризованной в разделе 2.3.1. В пойме р. Сояны и малых рек – ее притоков – произрастают Березово-еловые леса высокотравные – *Betuleto-Piceeta magnoherbosa* (раздел 2.2.1); в Летопальском ключевом участке выполнено 2 описания таких лесов и одно описание высокотравного сероольшаника, сходного с другими высокотравными лесами по флористическому составу подлеска, травяного и мохового ярусов.

Особенность р. Сояны на Летопальском участке, где находится нижний отрезок ее течения, – уже довольно значительное количество песчаного аллювия в русле. Благодаря этому формируется не только высокая пойма по берегам, но и высокие намывные острова в самом русле, успевающие зарастить древесной растительно-

стью. В составе этой растительности присутствует *Salix viminalis* в жизненной форме многоствольных деревьев, достигающих высоты 8–9 м. На одном из островов выполнено одно описание низкоствольного высокотравного леса, в котором 1-й ярус древостоя (сомкнутость 0,2) формируют деревья *Salix viminalis*, а 2-й ярус древостоя (сомкнутость 0,6) – *Alnus incana* высотой 5–7 м. По флористическому составу подлеска, травяного яруса и синузидии напочвенных мхов это сообщество сходно с остальными прирусловыми высокотравными лесами (раздел 2.2.1). Кроме того, поскольку Летопальский участок находится достаточно близко от д. Сояны, то площадь сенокосных лугов в пойме больше, чем в Кепинском и Котужском участках.

Несмотря на сильную трансформацию лесного покрова в результате широкомасштабных пирогенных и иных нарушений, рефугиумы флористического разнообразия лесов сохранились в карстогенных ландшафтах Летопальского ключевого участка. Препятствием для расселения видов растений, характерных для позднесукцессионных лесных сообществ, являются преимущественно медленные темпы демутиаций, обусловленные зональным климатом.

2.4.2. Болота

Так же как и Кепинский ключевой участок по районированию болотных урочищ и систем [83], Летопальский участок входит в район единичных болотных урочищ класса логов и сточных впадин возвышенной плоской дренированной равнины с крайне низкой степенью заболоченности. Водопроницаемые подстилающие породы и высокая закарстованность территории способствуют хорошему дренажу территории и препятствуют развитию болотообразовательных процессов.

Крупнейшая болотная система Летопальского ключевого участка площадью около 10 км² расположена в истоках рек Большой Летопалы и Нырзанги. Она состоит из нескольких слившихся болотных массивов класса сточных впадин и логов. Наземных исследований данной системы не проводилось, однако спектральный анализ многоканальных космических снимков Landsat показывает, что в западной и северной части она занята преимущественно верховыми сфагновыми, пушицево-сфагновыми и сосново-кустарничково-сфагновыми фациями однородной и кочковато-ковровой структуры, пересекаемыми переходными топиями. Имеются остро-

ва соснового леса. Центральная и южная части заняты топкими участками низинного и, вероятно, грядово-мочажинного (аапа) типа. Их юго-западную окрайку составляет обширный болотно-травяной ельник. Сходные ельники, перемежающиеся с небольшими открытыми низинными участками, распространены по сети узких логов в северо-западной и северо-восточной стороне от основной системы.

Кроме данной системы, в пределах Летоपालьского ключевого участка имеется несколько верховых сосново-пушицево-кустарничково-сфагновых болотных массивов северо-восточно-европейского типа площадью от 1 до 3 км², залегающих в отдельных сточных впадинах, на некоторых из них отмечаются небольшие участки минеротрофных топей. В остальном на территории участка по водоразделам распространены болота низинного типа, приуроченные либо к днищам карстовых логов, либо к приозерным низменностям. По склонам карстовых логов и воронок в местах разгрузки грунтовых вод встречаются небольшие пятна моховых сообществ *Cratoneuron filicinum*, сходные с описанными для Кепинского ключевого участка. Остальные низинные болота приурочены, прежде всего, к днищам карстовых логов, где отмечаются осоково-гипновые, травяно-осоково-гипновые, травяно-пухонossoво-гипновые и травяно-осоково-гипново-сфагновые сообщества. Состав их растительности варьирует в зависимости от величины минерализации и степени проточности. Так, в травяно-осоково-гипновых сообществах доминирующими видами являются обычно *Carex chordorrhiza*, *C. lasiocarpa*, *Baeothryon alpinum*, *Comarum palustre*, *Bistorta major*, *Saussurea alpina*. Характерны также *Rumex fontano-paludosa*, *Parnassia palustris*, *Dactylorhiza maculata*, *D. fuchsii*, *Pedicularis palustris*, *Gymnadenia conopsea*, *Pedicularis sceptrum-carolinum*, *P. palustris*. Из мхов обычны *Tomentypnum nilens*, *Calliergon cordifolium*, *Scorpidium cossonii*, *Pseudobryum cinclidioides*, *Campylium stellatum*, *Cinclidium stygium*, *Paludella squarrosa*. Отмечены редкие для Архангельской области виды: *Catoscopium nigratum* и *Meesia triquetra*. На участках с сильными колебаниями уровня грунтовых вод может доминировать *Carex appropinquata*. В условиях сильной минерализации субстрата встречаются такие виды, как *Selaginella selaginoides*, *Pinguicula vulgaris*, *Coeloglossum viride*, а из мхов *Scorpidium scorpioides*, *S. cossonii*, *Calliergon giganteum*. По берегам карстовых озер отмечены болотные участки с зарослями *Carex aquatilis* и *Phalaroides*

arundinacea. По врезанным пойменным комплексам рек и крупных ручьев, аналогично с другими ключевыми участками, встречаются открытые и облесенные участки грунтового питания.

2.4.3. Луга и пустоши карстовых логов

На территории Летопальского ключевого участка карстовые лога занимают значительные площади. Здесь это широкие (15–50 м, реже 70 м), с пологими или довольно крутыми бортами (10–40°), высотой 5–7 (до 10) м долины, сильно разветвленные, протяженностью до нескольких километров (ил. 13, цв. вкл.).

Дно логов занимают луговые разнотравные сообщества, лишайниковые пустоши, березовые криволесья (с участием *Betula pubescens* subsp. *czerepanovii*), низинные болота. По склонам обычны редкостойные ельники с березой и верхним ярусом из лиственницы, березовые криволесья и редколесья, вересовники, высоко-травные луга. Реже встречаются лиственничники, смешанные леса с осинкой, гигрофильные сообщества, приуроченные к местам выхода грунтовых вод. По наиболее дренированным частям склонов, на супесчаных почвах распространены *полидоминантные низкотравные разнотравно-злаковые сообщества*, в составе которых насчитывается более 50 видов сосудистых растений. ПП травостоя составляет около 70%, высота – 30–40 см. На разных участках в травостое преобладают злаки или разнотравье. Относительно высокое покрытие характерно для *Calamagrostis epigeios*, *Cirsium heterophyllum*, *Geranium sylvaticum*, *Trollius europaeus*. В качестве содоминантов выступают *Avenella flexuosa*, *Angelica sylvestris*, *Chamaenerion angustifolium*, *Galium boreale*, *Solidago virgaurea*, *Thalictrum minus*, *Festuca ovina*, *Viola canina*. Покрытие мохового яруса составляет 10–20%, в нем доминируют *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*, образующие компактные подушки, под пологом трав обычны *Rhodobryum roseum* и *Cirriphyllum piliferum*. В составе сообществ встречаются единичные кустарники (*Cotoneaster uniflora*, *Juniperus sibirica*, *Lonicera pallasii*, *Rosa acicularis*, *Salix phylicifolia*) и угнетенный подрост деревьев (*Larix sibirica*, *Picea obovata*, *Betula pubescens* subsp. *czerepanovii*).

На участках днищ логов с временными водотокам формируются *высокотравные полидоминантные злаково-разнотравные сообщества* (ил. 14, цв. вкл.). В составе данных фитоценозов отмечено более 70 видов. ПП травяно-кустарничкового яруса всегда более

100%, высота – 70–150 см. Облик сообществ определяют виды гигрофильного таежного высокотравья (*Aconitum septentrionale*, *Bistorta major*, *Crepis sibirica*, *Delphinium elatum*, *Filipendula ulmaria*, *Thalictrum flavum*, *Trollius europaeus*, *Senecio nemorensis*) и крупные злаки (*Alopecurus pratensis*, *Calamagrostis canescens*, *Milium effusum*). Довольно часто встречаются *Galium boreale*, *Geum rivale*, *Lathyrus pratensis*, *Saussurea alpina*, *Rumex acetosa*, *Veronica longifolia*, *Valeriana wolgensis*, *Viola epipsila*, реже – *Astragalus frigidus*. На переувлажненных участках в составе сообществ преобладает *Carex cespitosa*, образующая кочки высотой до 50 см. Часто значительные по площади заросли образует редкий для Архангельской области вид *Paeonia anomala*. Мохово-лишайниковый ярус развит слабо (ПП от 10 до 25%) и сформирован *Plagiomnium ellipticum*, *Brachythecium rivulare*, *Cirriphyllum piliferum*, *Rhodobryum roseum*.

Наиболее хорошо дренированные участки в верховьях логов занимают лишайниковые пустоши (сухие доли) с выраженным кочковатым микрорельефом. Кочки высотой 20–30 см образованы *Polytrichum commune* и кустистыми лишайниками (*Cladonia stellaris*, *C. rangiferina*, *C. arbuscula*). Также характерны *Cetraria islandica*, *Nephroma arcticum*, *Peltigera aphtosa*, *P. canina* и разнообразные палочковидные кладонии (*Cladonia gracilis*, *C. furcata*, *C. cornuta*). ПП мохово-лишайникового яруса достигает 80–90%. В травяно-кустарничковом ярусе (ПП 25–30%, средняя высота около 15 см) преобладает *Avenella flexuosa*. С высоким постоянством встречаются *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* (реже *V. uliginosum*). Из травянистых растений отмечены *Cirsium heterophyllum*, *Ranunculus propinquus*, *Solidago virgaurea*, *Veronica longifolia*, *Viola canina*. В составе сообществ отмечено 15 видов. На некоторых участках долов произрастают отдельные кусты *Betula pubescens* subsp. *czerepanovii* и сильно угнетенные деревья ели, регулярно обмерзающие, поэтому не достигающие значительной высоты. В межкочьях можно обнаружить ходы и гнездовые камеры мелких грызунов.

В целом луговые сообщества карстовых логов Летопальского ключевого участка являются природными образованиями, длительное время устойчиво сохраняющими признаки лугового типа растительности. Они поддерживают разнообразие флоры участка: в ценофлоре карстовых лугов отмечено свыше 120 видов сосудистых растений. В их составе встречаются редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды (*Dracocephalum ruyschiana*, *Paeonia anomala*, *Pulsatilla patens*).

2.5. Растительность Пинежского заповедника (юго-восточная часть Беломорско-Кулойского плато)

2.5.1. Леса

В общей сложности на территории Пинежского государственного заповедника было выполнено 364 геоботанических описания лесной растительности. Выделены следующие классы ассоциаций: 1) кустарничково-зеленомошный; 2) долгомошный; 3) сфагновый; 4) травяной; 5) травяно-кустарничковый. Класс кустарничково-зеленомошных лесов выделялся по преобладанию видов рода *Vaccinium*, бореального мелкотравья (*Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Orthilia secunda* и др.) и зеленых мхов (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum* и др.). Класс сфагновых лесов – по преобладанию гигро- и гидрофильных видов сфагновых мхов, таких как *Sphagnum fallax*, *S. angustifolium*, *S. riparium*. Класс травяных лесов – по преобладанию травяных многолетников (*Aconitum septentrionale*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium sylvaticum* и др.) [35]. Для долгомошных лесов, помимо присутствия в описаниях *Polytrichum commune*, учитывалось присутствие психрофильных видов сфагновых мхов (*Sphagnum girgensohnii*, *S. russowii*, *S. capillifolium*, *S. wulfianum*). Класс травяно-кустарничковых лесов выделяется по сочетанию в покрове видов кустарничково-зеленомошных и травяных лесов. По преобладанию видов той или иной экологической группы выделялись группы ассоциаций (серии – по Д.Н. Сабурову [35]) в пределах класса ассоциаций. В кустарничково-зеленомошных лесах выделена черничная группа ассоциаций по преобладанию бореальных кустарничков и мелкотравья. В сфагновых лесах выделена травяно-сфагновая (по преобладанию *Equisetum palustre* и *E. sylvaticum* мезотрофных видов сфагнов – *Sphagnum fallax* и *S. riparium*) и сфагновая (преобладание видов болотных сфагнов и вересковых кустарничков с пушицей). В травяном классе выделены влажнотравная (по преобладанию бореальных гигрофитов), широколиственная (с преобладанием видов бореального и неморального широколиственного мелкотравья). Долгомошная группа выделена по преобладанию видов группы *Equisetum sylvaticum* [54]. В разнотравной группе, помимо бореальных кустарничков и мелкотравья, значительной встречаемостью (в сравнении с черничной группой) характеризуются виды широколиственного мелкотравья. Название ассоциации да-

валось по видам с наибольшей фитоценотической значимостью в пределах группы ассоциаций (т.е. по видам, имеющим высокую встречаемость и участие в сложении соответствующего яруса). При выделении синтаксонов и присвоении им названий, мы стремились к тому, чтобы они максимально совпадали с установленными ранее Д.Н. Сабуровым [35]. Классификация лесной растительности заповедника позволила выделить на его территории 5 формаций, 18 групп ассоциаций и 31 ассоциацию (табл. 9).

Таблица 9

Список синтаксонов лесной растительности Пинежского заповедника

№	Формация	Группа ассоциаций	Ассоциация
1	Березняки	Березняки влажнотравные	Березняк таволговый
2		Березняки долгомошные	Березняк хвощово-долгомошный
3			Березняк чернично-долгомошный
4		Березняки разнотравные	Березняк папоротничково-черничный
5		Березняки травяно-сфагновые	Березняк осоково-сфагновый
6			Березняк хвощово-сфагновый
7		Березняки черничные	Березняк луговиково-зеленомошный
8			Березняк чернично-зеленомошный
9		Березняки широколиственные	Березняк аконитовый
10			Березняк бруснично-костяничный
11	Ельники	Ельники влажнотравные	Ельник таволговый
12		Ельники долгомошные	Ельник мелкоосоково-долгомошный
13			Ельник хвощово-долгомошный
14			Ельник чернично-долгомошный
15		Ельники разнотравные	Ельник папоротничково-черничный
16		Ельники сфагновые	Ельник мелкоосоково-сфагновый
17		Ельники хвощево-сфагновые	Ельник хвощово-сфагновый
18		Ельники черничные	Ельник воронично-черничный
19			Ельник мелкотравно-черничный
20			Ельник чернично-зеленомошный

№	Формация	Группа ассоциаций	Ассоциация
21		Ельники	Ельник аконитовый
22		широкотравные	Ельник бруснично-костяничный
23	Лиственничники	Лиственничники разнотравные	Лиственничник папоротничково- черничный
24	Осинники	Осинники разнотравные	Осинник папоротничково- черничный
25	Сосняки	Сосняки долгомошные	Сосняк чернично-долгомошный
26		Сосняки сфагновые	Сосняк мелкоосоково-сфагновый
27			Сосняк пушицево-сфагновый
28		Сосняки черничные	Сосняк бруснично-черничный
29			Сосняк воронично-черничный
30			Сосняк мелкотравно-черничный
31			Сосняк чернично-зеленомошный

Формация: **Ельники.**

Группа ассоциаций: *Ельники сфагновые и травяно-сфагновые.*

В ледниковых ландшафтах в нижних и средних частях склонов водоразделов, в лоцинообразных понижениях без линейных водотоков. Почвы торфянисто-глеевые или торфянисто-перегнойные с торфянисто-перегнойным типом гумуса, на двучленных моренных отложениях (песок/легкий суглинок) или легкосуглинистой морене. Древостой одно- или двухъярусный, средняя формула 8Е2Б, возраст насаждений 60–250 лет, бонитет – V–Vб. Подрост еловый, до 3000 шт./га.

Ассоциация: *Ельник мелкоосоково-сфагновый.*

В слабопроточных мезоолиготрофных западинах. Диагностические виды: *Carex globularis*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium myrtillus*, *Rubus chamaemorus*, *Sphagnum fallax*, *S. angustifolium*, *S. russowii*.

Ельник сфагновый [35]; Ельник осоково-сфагновый, Е. мо-рошково-осоково-сфагновый [117]; Ельник голубично-сфагновый [109]; Ledo-Piceetum [118]; Ельник мелкоосоково-сфагновый [119]; Ledo-Piceetum [110].

Ассоциация: *Ельник хвощово-сфагновый*.

Мезотрофная ассоциация в лощинах стока (с проточным увлажнением) с болот или к карстовым логовам. Постоянные виды ассоциации – *Equisetum sylvaticum*, *Rubus chamaemorus*, *Carex globularis*, *Sphagnum fallax*.

Ельник хвощевый [35]; Ельник хвощово-осоково-сфагновый, Е. морошково-хвощево-сфагновый [117]; Ельник хвощово-сфагновый [109]; Ельник хвощово-сфагновый [119].

Группа ассоциаций: *Ельники долгомошные*.

В ледниковых ландшафтах по окрайкам болот, подошвам склонов и средним частям склонов водоразделов, в лощинообразных понижениях без линейных водотоков. Почвы неглубокоподзолистые влажные грубогумусные или торфянисто-подзолистые с торфянисто-перегнойным типом гумуса, на двучленных моренных отложениях (песок / легкий суглинок), или легкосуглинистой морене. Древостой одно- или двухъярусный, средняя формула 8Е2Б, возраст насаждений 65–250 лет, бонитет – V–Va. Подрост еловый, до 12000 шт./га.

Ассоциация: *Ельник мелкоосоково-долгомошный*.

В мезоолиготрофных условиях с очень слабой проточностью. Диагностические виды: *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Equisetum sylvaticum*, *Empetrum nigrum*, *Rubus chamaemorus*, *Carex globularis*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum girgensohnii*, *S. russowii*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*.

Ельник багульниковый [35]; Ельник осоково-долгомошный [117]; Ельник осоково-чернично-долгомошный [109]; Ельник мелкоосоково-долгомошный [119]; Ельник багульниково-сфагновый [54].

Ассоциация: *Ельник хвощово-долгомошный*.

Более мезотрофный вариант с выраженной проточностью увлажнения. Наибольшим постоянством и обилием в этой ассоциации характеризуются такие виды, как *Equisetum sylvaticum*, *E. palustre*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum girgensohnii*.

Ельник хвощево-чернично-долгомошный [117]; Ельник хвощово-долгомошный [109]; Equiseto-Piceetum [118]; Ельник чернично-долгомошный [119]; Equiseto sylvatici – Piceetum [110]; Ельник хвощово-сфагновый [54].

Ассоциация: *Ельник чернично-долгомошный*.

На пологих склонах водоразделов. Наиболее «сухой» вариант долгомошных ельников. Постоянные виды с наибольшим обилием

ем – *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Carex globularis*, *Equisetum sylvaticum*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum girgensohnii*, *S. russowii*, *Pleurozium schreberii*, *Hylocomium splendens*.

Ельник чернично-вороничный [35]; Ельник чернично-долгомошный [117]; Ельник чернично-долгомошный [109]; *Sphagnum girgensohnii* – *Piceetum* [118]; Ельник чернично-долгомошный [119]; *Sphagnum girgensohnii* – *Piceetum* var. *typicum* [110]; Ельник чернично-сфагновый [54].

Группа ассоциаций: *Ельники черничные*.

Встречается во всех типах ландшафтов – от ледникового до карстогенного, на основной поверхности и по пологим склонам водоразделов, на моренных всхолмлениях (воронично-черничный и чернично-зеленомошный) и по верхним частям склонов логов (мелкотравно-черничный). Почвы грубогумусные мелко- и неглубокоподзолистые иллювиально-железистые на двучленных моренных отложениях (песок/легкий суглинок, супесь/легкий суглинок). Древостой одно- или двухъярусный, средняя формула 8Е2Б, возраст насаждений 60–250 лет, бонитет – III–Va. Подрост еловый, разной жизненности и разного обилия.

Ассоциация: *Ельник чернично-зеленомошный*.

Очень широко распространенная ассоциация с диагностическими видами: *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Avenella flexuosa*, *Pleurosium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*. На границе перехода основной поверхности к склонам логов или к карстовым полям постепенно переходит в ельник мелкотравно-черничный и, далее – в Ельник разнотравный.

Ельник черничный [35]; Ельник чернично-зеленомошный [117]; Ельник чернично-зеленомошный [109]; *Myrtillo-Piceetum* [118]; ельник чернично-зеленомошный [119]; *Myrtillo-Piceetum* var. *typicum* [110].

Ассоциация: *Ельник воронично-черничный*.

Зеленомошный ельник нормально дренированных местообитаний с высокой долей участия в напочвенном покрове эрикоидных кустарничков *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, *Empetrum nigrum* и обедненным видовым составом по сравнению с ельником чернично-зеленомошным. Диагностические виды: *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *Avenella flexuosa*, *Melampyrum pratense*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*, *Dicranum polysetum*.

Ельник черничный [35]; Ельник воронично-чернично-зеленомошный [117]; Ельник воронично-черничный [109]; Empetro-Piceetum [123]; Ельник чернично-зеленомошный [119].

Ассоциация: *Ельник мелкотравно-черничный*.

Распространен по верхним частям склонов логов или на основной поверхности, где, видимо, истончается плащ морены и ближе подходят гипсовые породы [35]. Видами, маркирующими эту ассоциацию, являются *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Linnaea borealis*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Avenella flexuosa*, *Melampyrum pratense*, *Equisetum sylvaticum*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*.

Ельник мелкотравно-черничный [35]; Ельник мелкотравно-чернично-зеленомошный, Е. мелкотравно-бруснично-зеленомошный [117]; Ельник чернично-зеленомошный [109]; Ельник чернично-зеленомошный [119]; Myrtillo-Piceetum var. *Gymnocarpium dryopteris* [110].

Группа ассоциаций: *Ельники разнотравные*.

В карстово-ледниковом и карстогенном ландшафтах, на карстовых полях разной степени расчлененности воронками, по крутым бортам логов. Почвы грубогумусные мелкоподзолистые иллювиально-железистые, на двучленных моренных отложениях (супесь/легкий суглинок, песок/супесь). Древостой одноярусный, средняя формула 7ЕЗБ, часто с примесью сосны, осины или лиственницы, возраст насаждений 50–220 лет, бонитет – III–IV.

Подрост еловый, благонадежный, до 3000 шт./га.

Ассоциация: *Ельник папоротничково-черничный*.

Распространен на карстовых полях, где моренный плащ тоньше, чем в ледниковом ландшафте, поэтому гипсовые подстилающие породы залегают ближе к поверхности. Диагностические виды: *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*, *Geranium sylvaticum*, *Chamaenerion angustifolium*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Avenella flexuosa*, *Hylocomium splendens*.

Ельник разнотравный [35]; Ельник разнотравно-черничный, Ельник разнотравно-брусничный, Е. кисличный [117]; Ельник кисличный [109]; Ельник разнотравный [119]; Ельник черничный «богатый» [113].

Группа ассоциаций: *Ельники широкоотравные*.

Во всех ландшафтах, чаще – по склонам логов, в карстовых воронках и цирках, реже – на поверхностях между воронками, по склонам лощин небольших речек. Почва грубогумусная или модергубогумусная дерново-грунтово-оглеенная, на суглинистой морене или суглинистом склоновом делювии. Древостой одноили двухъярусный, средняя формула 7ЕЗБ, с примесью лиственницы и осины, возраст 80–200 лет, бонитет – II–IV. Подрост еловый, до 3000 шт./га.

Ассоциация: *Ельник аконитовый*.

Диагностические виды: *Aconitum septentrionale*, *Geranium sylvaticum*, *Oxalis acetosella*, *Equisetum sylvaticum*, *Trientalis europaea*, *Cirsium heterophyllum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Maianthemum bifolium*, *Linnaea borealis*, *Chamerion angustifolium*, *Rubus saxatilis*, *Lathyrus vernus*, *Milium effusum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*.

Зеленые мхи *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens* встречаются здесь с высоким постоянством, но крайне низким обилием. Последнее компенсирует в этом ярусе *Rhytidiadelphus triquetrus*.

Ельник широкоотравный [35]; Ельник аконитово-кисличный, аконитово-разнотравный [117]; Ельник крупнотравно-кисличный [109]; *Aconito-Piceetum* [113]; Ельник разнотравный [119]; *Aconito-Piceetum* [110].

Ассоциация: *Ельник бруснично-костяничный*.

Наиболее распространена в долине р. Сотки на выровненной поверхности высокой поймы. Кроме того, Ельник бруснично-костяничный можно встретить в крупных карстовых воронках или у основания склонов логов. Почвы аллювиальные дерновые насыщенные на супесчаном или суглинистом аллювии (долина Сотки) или дерново-карбонатные модермуллевые на суглинистом делювии (карстовые воронки, лога). Древостой одноярусный, средняя формула 7ЕЗБ, возраст 40–185 лет, бонитет – III–IV. Подрост еловый, разной жизненности и обилия.

Диагностические виды: *Geranium sylvaticum*, *Aconitum septentrionale*, *Rubus saxatilis*, *Atragene sibirica*, *Rosa acicularis*, *Oxalis acetosella*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Melica nutans*, *Equisetum pratense*, *Stellaria nemorum*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*.

Таблица 10

Фитоценологические характеристики ассоциаций еловых лесов

Ярус	Вид	МС	ХС	ХД	ЧД	МД	ВЧ	ЧЗ	МЧ	ПЧ	А	БК	Т
A1	<i>Betula pubescens</i>	V2	V2	V2	V2	V2	V2	V2	IV2	IV2	V2	IV2	V2
A1	<i>Larix sibirica</i>						I1	I1	I2	III	III	I2	
A1	<i>Picea obovata</i>	V2	V3	V3	V3	V3	V3	V3	V3	V3	V3	V3	V3
A1	<i>Pinus sylvestris</i>	III	I1	II1	III	III	III	II2	II2	III1			I1
A1	<i>Populus tremula</i>				III1			I1	I1	III1	I2		
A2	<i>Betula pendula</i>							I1					
A2	<i>B. pubescens</i>	II2			I2	I1	III	I1	II1	I1	II2		I2
A2	<i>Picea obovata</i>	II2	II3	IV2	IV3	III2	IV2	IV3	III3	II2	III2	I3	II2
A2	<i>Pinus sylvestris</i>	I1		I1	I1		I1						
A2	<i>Populus tremula</i>							I1					
A3	<i>Picea obovata</i>										I3		
B1	<i>Alnus incana</i>												I2
B1	<i>Betula pubescens</i>	III	I2			I2	III	I1	I1	I1	I1	I2	I2
B1	<i>Picea obovata</i>	IV2	IV2	IV2	IV3	III3	V2	IV2	V2	V2	II3	IV2	III2
B1	<i>Pinus sylvestris</i>	III	I1				I1						
B1	<i>Populus tremula</i>				I1				I1		I2		
B2	<i>Daphne mezereum</i>									I1	I1	III1	I1
B2	<i>Juniperus communis</i>		I2		I1		I2	II1	III	III2	II2	I2	III2
B2	<i>Lonicera pallasi</i>							I1		I1	III	III2	
B2	<i>Padus avium</i>											III	

Продолжение табл. 10

Ярус	Вид	МС	ХС	ХД	ЧД	МД	ВЧ	ЧЗ	МЧ	ПЧ	А	БК	Т
B2	<i>Ribes hispidulum</i>											III1	
B2	<i>R. nigrum</i>									I2			I1
B2	<i>R. spicatum</i>										I1		I1
B2	<i>Rosa acicularis</i>		I1	III1	I1		I1	III1	IV1	IV1	IV1	V1	III2
B2	<i>R. majalis</i>											I1	
B2	<i>Salix caprea</i>						I1	I1	I1	I1		I1	
B2	<i>S. cinerea</i>												I2
B2	<i>S. lapponum</i>		I1										
B2	<i>S. myrsinifolia</i>									I2		I2	
B2	<i>S. phyticifolia</i>		I1		I2								I2
B2	<i>Sorbus aucuparia</i>		I1	III1	III2	I2	III1	III1	V1	III1	II2	III1	I1
C	<i>Aconitum septentrionale</i>								I1	I1	V2	V2	III2
C	<i>Adoxa moschatellina</i>											I2	
C	<i>Andromeda polifolia</i>		I1										
C	<i>Anemone sylvestris</i>											I1	
C	<i>Angelica archangelica</i>											I1	
C	<i>A. sylvestris</i>							III1		III1	III1	I1	I1
C	<i>Antennaria dioica</i>											I1	
C	<i>Anthriscus sylvestris</i>										I1		
C	<i>Athyrium filix-femina</i>									I1			
C	<i>Atragene sibirica</i>									III1	III1	V2	I1

Продолжение табл. 10

Ярус	Вид	МС	ХС	ХД	ЧД	МД	ВЧ	ЧЗ	МЧ	ПЧ	А	БК	Т
С	<i>Avenella flexuosa</i>			III	I1	I1	V1	V2	IV1	V1	III2		
С	<i>Betula nana</i>	II2				I2					I1		IV1
С	<i>Bistorta major</i>											I1	
С	<i>Calamagrostis epigeios</i>												
С	<i>C. langsdorffii</i>		I1	II1							I1	II2	III2
С	<i>Caltha palustris</i>												III1
С	<i>Calypso bulbosa</i>											III1	
С	<i>Carex alba</i>											III1	
С	<i>C. atherodes</i>												I1
С	<i>C. cespitosa</i>											I1	I1
С	<i>C. cinerea</i>		I1										I1
С	<i>C. digitata</i>												I1
С	<i>C. globularis</i>	V4	IV2	IV2	IV2	V3	III1	I1	III1		I1		I1
С	<i>C. juncella</i>												III1
С	<i>C. lasiocarpa</i>		I3										
С	<i>C. pallescens</i>									II1			
С	<i>C. vaginata</i>												I1
С	<i>Chamaedaphne calyculata</i>	III1	I1		I1	I1							
С	<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>		I1	I1	I1				I1	I1			I1

Продолжение табл. 10

Ярус	Вид	МС	ХС	ХД	ЧД	МД	ВЧ	ЧЗ	МЧ	ПЧ	А	БК	Т
С	<i>Chamaenerion angustifolium</i>			III				I1	I1	IV1	IV1	III1	III1
С	<i>Cicuta virosa</i>												I1
С	<i>Cirsium heterophyllum</i>		II2					I1	I1	III1	V1	III1	V2
С	<i>C. oleraceum</i>										I1	III1	I2
С	<i>Coeloglossum viride</i>											I1	
С	<i>Comarum palustre</i>		III1							I1			III1
С	<i>Conioselinum tataricum</i>											I1	
С	<i>Crepis paludosa</i>										I1		III1
С	<i>C. sibirica</i>							I1			III1	III2	
С	<i>Cypripedium calceolus</i>											III1	
С	<i>Dactylis glomerata</i>											I1	
С	<i>Dactylorhiza fuchsii</i>		I1										
С	<i>D. maculata</i>		I1										
С	<i>Delphinium elatum</i>										I1	III1	I1
С	<i>Deschampsia cespitosa</i>									I1	I1		
С	<i>Diphasiastrum complanatum</i>							I1		I1			
С	<i>Dryopteris assimilis</i>										I2		
С	<i>D. carthusiana</i>											I1	
С	<i>Elymus caninus</i>											I1	

Продолжение табл. 10

Ярус	Вид	МС	ХС	ХД	ЧД	МД	ВЧ	ЧЗ	МЧ	ПЧ	А	БК	Т
С	<i>Empetrum nigrum</i>	V2	I2	II2	II2	V2	V2	III1		II		II	
С	<i>Epilobium palustre</i>												II
С	<i>Equisetum arvense</i>											II	
С	<i>E. hyemale</i>											II	
С	<i>E. palustre</i>		II3	II2					II			I2	V2
С	<i>E. pratense</i>								II	III	III	IV2	
С	<i>E. scirpoides</i>									II	II	III	
С	<i>E. sylvaticum</i>	II3	V4	V3	IV2	V1	III1	III1	IV1	III	V2	II2	IV3
С	<i>Eriophorum vaginatum</i>	V1	I2			II							
С	<i>Festuca ovina</i>									II			
С	<i>Filipendula ulmaria</i>										III	III1	V3
С	<i>Fragaria vesca</i>											II	
С	<i>Galium boreale</i>									II	II	III1	II
С	<i>G. mollugo</i>												II
С	<i>G. palustre</i>												III
С	<i>Geranium sylvaticum</i>		III		I1			II	III1	IV2	V2	V2	IV2
С	<i>Geum rivale</i>										II	III	IV1
С	<i>Goodyera repens</i>			II				II	I1				
С	<i>Gymnadenia conopsea</i>												II
С	<i>Gymnocarpium dryopteris</i>		III	III				II	IV1	V2	V2	II2	III1

Продолжение табл. 10

Ярус	Вид	МС	ХС	ХД	ЧД	МД	ВЧ	ЧЗ	МЧ	ПЧ	А	БК	Т
С	<i>Hedysarum alpinum</i>											II	
С	<i>Heracleum sibiricum</i>											II	
С	<i>Hieracium murorum</i>								II	III1	II	II	
С	<i>H. umbellatum</i>									II			
С	<i>Juncus filiformis</i>			II									
С	<i>Lathyrus pratensis</i>									II		II	II
С	<i>L. sylvestris</i>											II	
С	<i>L. vernus</i>							I2	II	III1	IV1	III1	III1
С	<i>Ledum palustre</i>	II2		II		III1	I2	II	II	II			
С	<i>Ligularia sibirica</i>											II	
С	<i>Linnaea borealis</i>		III	IV1	III	II	III1	IV1	V1	V1	IV1	III1	III1
С	<i>Luzula multiflora</i>											II	
С	<i>L. pilosa</i>			II	II		III1	III1	II	III1	III	II	
С	<i>Lycopodium annotinum</i>		III	III			II	II	III	III1	III	II	II
С	<i>Maianthemum bifolium</i>		II			II		II	IV1	V2	IV2	III1	III1
С	<i>Melampyrum pratense</i>	III	II	II	III	III1	V1	IV1	V1	III1	III	II	II
С	<i>Melica nutans</i>							I2		III	II2	IV2	
С	<i>Menyanthes trifoliata</i>		I2										
С	<i>Milium effusum</i>									II	IV1	III2	II
С	<i>Moehringia lateriflora</i>											II	
С	<i>Moneses uniflora</i>											II	

Продолжение табл. 10

Ярус	Вид	МС	ХС	ХД	ЧД	МД	ВЧ	ЧЗ	МЧ	ПЧ	А	БК	Т
С	<i>Naumburgia thyr-siflora</i>		12										
С	<i>Orthilia secunda</i>		11	III	III	III	11	11	III	11	III	III	
С	<i>Oxalis acetosella</i>							11	11	III	V2	IV3	III
С	<i>Oxycoccus palustris</i>	III											
С	<i>Paeonia anomala</i>											III	
С	<i>Paris quadrifolia</i>											III	11
С	<i>Parnassia palustris</i>												11
С	<i>Pedicularis sceptrum-carolinum</i>												11
С	<i>Petasites frigidus</i>		11										11
С	<i>Phalaroides arundinacea</i>		12		11						11	12	12
С	<i>Poa angustifolia</i>								11				
С	<i>P. nemoralis</i>											III	
С	<i>P. palustris</i>										11		
С	<i>P. pratensis</i>											11	
С	<i>Pyrola media</i>										11		
С	<i>P. minor</i>		11								III		11
С	<i>P. rotundifolia</i>									11	III	IV1	11
С	<i>Ranunculus monophyllus</i>										11	11	
С	<i>R. propinquus</i>		12						11		III	II2	IV2
С	<i>Rhizomatopteris montana</i>											11	

Продолжение табл. 10

Ярус	Вид	МС	ХС	ХД	ЧД	МД	ВЧ	ЧЗ	МЧ	ПЧ	А	БК	Т
С	<i>Rubus arcticus</i>			II							II		III
С	<i>R. chamaemorus</i>	V2	V2	V2	III1	IV2	II						II2
С	<i>R. idaeus</i>										II	II	
С	<i>R. saxatilis</i>								III	III1	IV1	V2	III1
С	<i>Saussurea alpina</i>												III1
С	<i>Solidago virgaurea</i>		II					II	III1	III1	III	III1	
С	<i>Stellaria nemorum</i>									I2			IV2
С	<i>Thalictrum minus</i>									II	II	II	IV1
С	<i>T. simplex</i>										II	II	II
С	<i>Thyselium palustre</i>												II
С	<i>Trientalis europaea</i>		III	III1				II	IV1	V1	V1	III1	III1
С	<i>Trollius europaeus</i>							II	II	II	III	III1	III1
С	<i>Tussilago farfara</i>												I2
С	<i>Vaccinium myrtillus</i>	IV2	III2	V2	V4	V3	V3	V3	V4	V3	IV2	II	II
С	<i>V. uliginosum</i>		V2	I2	I2	V2	V2	III1	II	II			
С	<i>V. vitis-idaea</i>	V2	V1	V2	V2	V2	V2	V2	V2	V2	V2	IV2	IV1
С	<i>Valeriana wolgensis</i>											III	II
С	<i>Veratrum lobelianum</i>										II	III	II
С	<i>Veronica chamaedrys</i>										II		
С	<i>V. longifolia</i>												II
С	<i>Vicia cracca</i>										II	III	III

Продолжение табл. 10

Ярус	Вид	МС	ХС	ХД	ЧД	МД	ВЧ	ЧЗ	МЧ	ПЧ	А	БК	Т
С	<i>V. sepium</i>									II	II	II	II
С	<i>V. sylvatica</i>								II	II	III	II	III
С	<i>Viola canina</i>							II		II			
С	<i>V. collina</i>											II	
С	<i>V. epipsila</i>										II	II	III
С	<i>V. mirabilis</i>		II								III	III	III2
D	<i>Amblystegium serpens</i>										II		II
D	<i>Aulacomnium palustre</i>	II	I2										III
D	<i>Calliergon cordifolium</i>												II
D	<i>C. giganteum</i>												II
D	<i>Calliergonella cuspidata</i>												II
D	<i>Campylium stellatum</i>											II	
D	<i>Cladonia stellaris</i>							II					
D	<i>C. mitis</i>						II						
D	<i>C. rangiferina</i>				II	II	III1	II					
D	<i>C. arbuscula</i>				II	II	II	II					
D	<i>Climacium dendroides</i>										II		III
D	<i>Dicranum majus</i>					II	II	II		II	II	II	
D	<i>D. polysetum</i>		II	III1	III	II	V1	V2	IV2	II2	III	II	II
D	<i>D. scoparium</i>					II	II	II	II		II	II	II
D	<i>Helodium blandowii</i>												II

Продолжение табл. 10

Ярус	Вид	МС	ХС	ХД	ЧД	МД	ВЧ	ЧЗ	МЧ	ПЧ	А	БК	Т
D	<i>Hylocomium splendens</i>	I1	I1	V2	IV2	IV2	V3	V3	V3	V3	V2	V3	III1
D	<i>Calliergonella lindbergii</i>											I1	I1
D	<i>Marchantia polymorpha</i>												I1
D	<i>Orthodicranum montanum</i>							I1	I1				
D	<i>Plagiochilla major</i>										I1		
D	<i>Plagiomnium affine</i>										I1	I1	I1
D	<i>P. cuspidatum</i>												I2
D	<i>P. ellipticum</i>		I1								I1	I1	II2
D	<i>P. medium</i>												I1
D	<i>Plagiothecium denticulatum</i>												I1
D	<i>Pleurozium schreberi</i>	IV1	I1	V2	V2	V2	V3	V3	V2	IV2	V2	III2	II2
D	<i>Pohlia nutans</i>	I1											
D	<i>Polytrichum commune</i>	IV2	I2	V3	V3	V3	V2	IV2	V2	III1	III1	I1	I1
D	<i>P. juniperinum</i>	III1						I2					I1
D	<i>P. strictum</i>	III1				I1	I1	I1					
D	<i>Prilium crista-castrensis</i>		I1	III1	I1		III1	II2	I2	II2	III1	I2	I1
D	<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i>		I1					I1				I1	III2
D	<i>R. punctatum</i>		I1									I1	
D	<i>Rhodobryum roseum</i>											I1	I1

Продолжение табл. 10

Ярус	Вид	МС	ХС	ХД	ЧД	МД	ВЧ	ЧЗ	МЧ	ПЧ	А	БК	Т
D	<i>Rhytidadelphus subpinnatus</i>										I1	I3	
D	<i>R. triquetrus</i>							I2		I2	IV2	V3	IV2
D	<i>Samonia uncinata</i>											I2	I1
D	<i>Sciurohypnum reflexum</i>								I1				I1
D	<i>Sphagnum angustifolium</i>	IV4	I5	I1	I2	I3							
D	<i>S. capillifolium</i>	I2				I1	I2						
D	<i>S. centrale</i>	I1	III			I1							
D	<i>S. fallax</i>	IV3	IV4	II2	I3	II2							
D	<i>S. fimbriatum</i>		I3										
D	<i>S. flexuosum</i>			I2									
D	<i>S. gignensohnii</i>	I2	II2	V3	IV3	IV2	I1	I1	III1	I1	I1		I3
D	<i>S. magellanicum</i>	III											
D	<i>S. riparium</i>		I2										
D	<i>S. russowii</i>	IV2	II2	II2	III3	V2	III1	I1	I1				
D	<i>S. squarrosus</i>		I1										I1
D	<i>S. warnstorffii</i>		I2								I1		V2
D	<i>S. wulfianum</i>		I1	I2									
D	<i>Tomentypnum nitens</i>												I1
D	<i>Warnstorfia exannulata</i>												I1
	Число описаний	13	10	9	10	11	16	38	15	12	13	28	17

Окончание табл. 10

Ярус	Вид	Средние таксационные показатели											
		МС	ХС	ХД	ЧД	МД	ВЧ	ЧЗ	МЧ	ПЧ	А	БК	Т
A1	Средняя сомкнутость	0,3	0,5	0,5	0,4	0,4	0,4		0,5	0,5	0,5	0,5	0,4
A2		0,3	0,3	0,2	0,3	0,2	0,2		0,3	0,3	0,3	0,4	0,3
A3											0,4		
A1	Средняя высота	11,4	14,1	17,3	16,8	13,2	15,4		18,7	17,6	21,8	17,7	18,1
A2		5,3	8,3	10,7	9,3	8,2	9,7		15,0	14,7	13,7	11,0	10,2
A3											13,0		
A1	Средний бонитет	V,9	V,4	IV,9	V,2	Va,0	V,1		IV,1	IV,0	III,5	III,5	IV,4
A2		Va,8	Va,7	Va,2	Va,3	Va,6	Va,3		IV,4	IV,5	IV,7	Va,0	V,6
A3											V,0		
A1	Средний возраст	105	142	174	167	139	159		133	111	137	85	154
A2		64	95	111	106	96	92		83	92	101	80	83
A3													83

Примечания: 1. Типы ельников: МС – мелкоосоково-сфагновый, ХС – хвощево-сфагновый, ХД – хвощево-долгомошный, ЧД – чернично-долгомошный, МД – мелкоосоково-долгомошный, ВЧ – воронично-черничный, ЧЗ – чернично-зеленомошный, МЧ – мелкотравно-черничный, ПЧ – папоротничково-черничный, А – аконитовый, БК – бруснично-костяничный, Т – таволговых.

2. Римскими цифрами обозначены классы постоянства: I – < 20%, II – 21–40%, III – 41–60%, IV – 61–80, V – 81–100%; арабскими цифрами обозначены классы обилия: 1 – < 5%, 2 – 6–25%, 3 – 26–50%, 4 – 51–75%, 5 – 76–80%.

3. Индексные обозначения ярусов: A1, A2, A3 – первый, второй и третий ярусы древостоя соответственно; B1 – подрост; B2 – подлесок; С – травяно-кустарничковый ярус; D – мохово-лишайниковый ярус.

Ельник широколиственный [35]; Ельник аконитово-таволговый, аконитово-разнотравный [117].

Группа ассоциаций: *Ельники влажнотравные*.

Встречаются в ледниковых ландшафтах по днищам небольших логов, оврагов, пойм малых речек, лощин с проточным увлажнением, часто – с выраженным ручьем по тальвегу. Почвы, как правило, перегнойно-глеевые, реже – торфяно- или дерновоглеевые, на морене, делювии, суглинистом аллювии, влажные грубогумусные.

В древесном ярусе абсолютно преобладает ель. Средняя формула 9Е1Б. Возраст самый разный – от 65 до 300 лет. Именно в этих местообитаниях встречаются наиболее старые сомкнутые ельники (300 лет). В более сухих местообитаниях «верхний» возраст ели значительно ниже. Древостой, как правило, одноярусный, реже двухъярусный, бонитет III–V. Подрост очень редкий (до 100 шт./га) из ели, березы, иногда – ольхи серой.

Ассоциация: *Ельник таволговый*.

Повсеместно распространенная ассоциация в вышеперечисленных экотопических условиях с господством *Filipendula ulmaria*, а также иногда с содоминантами *Aconitum septentrionale*, *Calamagrostis langsdorffii*. Диагностические виды: *Cirsium heterophyllum*, *Equisetum palustre*, *E. sylvaticum*, *Geranium sylvaticum*, *Ranunculus propinquus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Geum rivale*, *Bistorta major*, *Sphagnum warnstorffii*, *Rhytidadelphus triquetrus*.

Ельник таволговый [35]; Ельник хвощево-таволговый, Е. разнотравно-таволговый, Е. таволгово-осоковый [117]; Ельник лабазниковый [109]; Ельник таволговый [113]; Ельник влажнотравный [119]; *Filipendulo-Piceetum* [110]; Ельник таволговый [54].

Основные фитоценоотические характеристики ассоциаций данной формации приводятся в таблице 10.

Таблица 11

Фитоценоотические и таксационные характеристики ассоциаций сосняков и лиственничников

Ярус	Вид	СПС	СМС	СЧД	СБЧ	СВЧ	СЧЗ	СМЧ	ЛПЧ
A1	<i>Betula pendula</i>						I1	I1	I1
A1	<i>B. pubescens</i>	III1		2		I1	III2	III2	III1
A1	<i>Larix sibirica</i>				II2	I1	III2	V2	V3

Продолжение табл. 11

Ярус	Вид	СПС	СМС	СЧД	СБЧ	СВЧ	СЧЗ	СМЧ	ЛПЧ
A1	<i>Picea obovata</i>	II2	I2	2		I1	II2	III2	IV2
A1	<i>Pinus sylvestris</i>	V3	V3	2	V3	V3	V3	V3	IV2
A1	<i>Populus tremula</i>						I1	II2	
A2	<i>Betula pendula</i>				I2		I2	I2	I2
A2	<i>B. pubescens</i>		III1		II2	II2	III1	III2	IV2
A2	<i>Larix sibirica</i>				I3		I2	III2	I1
A2	<i>Picea obovata</i>	III2	IV2		IV2	III2	IV3	IV2	V3
A2	<i>Pinus sylvestris</i>	II2	II2		I2	II2	I2	III1	
A2	<i>Populus tremula</i>						I1	III1	
A3	<i>Betula pendula</i>						I2		
A3	<i>B. pubescens</i>						I2		
A3	<i>Picea obovata</i>				I2	I2	I2		II2
A3	<i>Pinus sylvestris</i>					I1			
B1	<i>Betula pendula</i>						I1		
B1	<i>B. pubescens</i>		I1		I2		I1	II2	II2
B1	<i>Larix sibirica</i>				I1				I1
B1	<i>Picea obovata</i>	III2	II2	2	III2	I2	IV3	V2	III2
B1	<i>Pinus sylvestris</i>	III1	IV2		II1	II2			
B1	<i>Populus tremula</i>						I1		I1
B2	<i>Cotoneaster melanocarpus</i>								I1
B2	<i>Daphne mezereum</i>								I1
B2	<i>Juniperus communis</i>				I1		III1	III1	III1
B2	<i>Lonicera pallasii</i>								I1
B2	<i>Ribes spicatum</i>								I1
B2	<i>Rosa acicularis</i>				I1		III1	V1	V1
B2	<i>Salix caprea</i>				I1	II2	I1	III1	III1
B2	<i>S. phylicifolia</i>			1	I1				

Продолжение табл. 11

Ярус	Вид	СПС	СМС	СЧД	СБЧ	СВЧ	СЧЗ	СМЧ	ЛПЧ
B2	<i>S. pyrolifolia</i>				II				II
B2	<i>Sorbus aucuparia</i>			1	II		IV1	V1	III
C	<i>Aconitum septentrionale</i>							II	III
C	<i>Actaea erythrocarpa</i>								II
C	<i>Andromeda polifolia</i>	III2	III						
C	<i>Angelica sylvestris</i>								II
C	<i>Atragene sibirica</i>							III	III2
C	<i>Avenella flexuosa</i>				III2	II	V1	IV2	III2
C	<i>Betula nana</i>	V2	IV2	1					
C	<i>Calamagrostis epigeios</i>						II		
C	<i>Calamagrostis langsдорffii</i>								I2
C	<i>Campanula rotundifolia</i>							II	II
C	<i>Carex digitata</i>							II	
C	<i>C. globularis</i>	III2	V4	3		II2	I2		
C	<i>C. rostrata</i>		II						
C	<i>Chamaedaphne calyculata</i>	IV1	IV2						
C	<i>Chamaenerion angustifolium</i>				III		III	IV1	III1
C	<i>Cirsium heterophyllum</i>						II		III
C	<i>Conioselinum tataricum</i>								II
C	<i>Dactylorhiza maculata</i>	III	II						
C	<i>Delphinium elatum</i>								II

Продолжение табл. 11

Ярус	Вид	СПС	СМС	СЧД	СБЧ	СВЧ	СЧЗ	СМЧ	ЛПЧ
С	<i>Diphasiastrum complanatum</i>						II	II	
С	<i>Empetrum nigrum</i>	IV2	III2	2	II1	V3	II1		II
С	<i>E. fluviatile</i>		II						
С	<i>E. pratense</i>								II
С	<i>E. sylvaticum</i>			1	II	III	II1	II1	II
С	<i>Eriophorum vaginatum</i>	V4	V2						
С	<i>Galium boreale</i>								III1
С	<i>Geranium sylvaticum</i>							IV1	III2
С	<i>Goodyera repens</i>						II		II
С	<i>Gymnocarpium dryopteris</i>						II	III2	III2
С	<i>Hieracium murorum</i>				II		II	III	II
С	<i>Lathyrus pratensis</i>				II				II
С	<i>L. vernus</i>							III1	III1
С	<i>Ledum palustre</i>	III2	III2	2		IV3	I2	II	
С	<i>Linnaea borealis</i>				II1		IV1	IV1	V2
С	<i>Luzula pilosa</i>				III1		II1	II1	III1
С	<i>Lycopodium annotinum</i>				II		II1	III1	II1
С	<i>L. clavatum</i>						II		
С	<i>Maianthemum bifolium</i>						II	III1	IV2
С	<i>Melampyrum pratense</i>	III1	II2	1	II		IV1	II2	III1
С	<i>Melica nutans</i>							II	II2
С	<i>Oxalis acetosella</i>							II1	IV2
С	<i>Oxycoccus palustris</i>	IV2	IV2						

Продолжение табл. 11

Ярус	Вид	СПС	СМС	СЧД	СБЧ	СВЧ	СЧЗ	СМЧ	ЛПЧ
С	<i>Rubus chamaemorus</i>	III2	IV2	2					
С	<i>R. saxatilis</i>							III1	III2
С	<i>Saussurea alpina</i>								II1
С	<i>Solidago virgaurea</i>				I1		II1	V1	III1
С	<i>Thalictrum simplex</i>								I1
С	<i>Trientalis europaea</i>				I1		I1	III1	IV1
С	<i>Vaccinium myrtillus</i>	II3	III1	2	V2	IV1	V4	V3	V2
С	<i>V. uliginosum</i>	IV2	V2	3	III1	V3	III2	II2	II2
С	<i>V. vitis-idaea</i>	V1	IV2	2	V3	V2	V2	V2	V3
С	<i>Valeriana officinalis</i>								I1
С	<i>Vicia cracca</i>								I1
С	<i>V. sylvatica</i>				I1			II1	III1
D	<i>Aulacomnium palustre</i>	II1							
D	<i>Cetraria islandica</i>				III1	I1			
D	<i>Cladonia arbuscula</i>					V2	I1		
D	<i>C. mitis</i>				I1				I1
D	<i>C. rangiferina</i>		I1		III2	V2	I1		I1
D	<i>C. stellaris</i>				I1	V3	I1		
D	<i>C. unciales</i>					I1			
D	<i>Dicranum majus</i>					I1	I2		
D	<i>D. montanum</i>						I1		
D	<i>D. polysetum</i>	II1	I1		IV2	IV2	III2	IV1	III1
D	<i>D. scoparium</i>				I1		I1	II1	
D	<i>Hylocomium splendens</i>			1	IV3	II2	V3	V3	V3

Ярус	Вид	СПС	СМС	СЧД	СБЧ	СВЧ	СЧЗ	СМЧ	ЛПЧ
D	<i>Pleurozium schreberi</i>	III1	III1	1	V3	V2	V3	V3	V2
D	<i>Polytrichum commune</i>		II1	2	I1	I2	III2	II1	III2
D	<i>P. strictum</i>	IV1	III1	1					
D	<i>Ptilium crista-castrensis</i>			1			II2	III1	I1
D	<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>						I2		III2
D	<i>Sphagnum angustifolium</i>	V5	V4						
D	<i>S. capillifolium</i>		II2	3					
D	<i>S. fallax</i>		I2	2					
D	<i>S. fuscum</i>		I3						
D	<i>S. girgensohnii</i>			4			I2		
D	<i>S. magellanicum</i>	III2	IV2						
D	<i>S. russowii</i>	III1	III2	2			I1		
D	<i>S. wulfianum</i>			1					
Число описаний		4	13	2	5	8	42	9	7
A1	Средняя сомкнутость	0,3	0,3	0,4	0,4	0,4	0,5	0,5	0,5
A2		0,4	0,3		0,5	0,3	0,4	0,3	0,4
A3					0,2	0,2	0,3		0,2
A1	Средняя высота	12,8	12,6	7,5	19,0	13,1	20,1	19,3	21,7
A2		8,0	5,5		13,0	8,0	13,3	13,6	15,8
A3					8,0	3,0	7,0		11,0
A1	Средний бонитет	V,0	Va,2	Va,0	V,2	Va,0	III,8	III,9	III,3
A2		Va,0	Va,6		V,0	Va,4	V,1	IV,7	IV,0
A3					Va,0	V6,0	Va,7		V,5
A1	Средний возраст	90	164	73	173	189	142	116	137
A2		64	73		131	103	105	82	104
A3					70	50	90		70

Примечания к табл. 11: 1. Для ассоциаций с числом описаний меньше 3 приводятся только классы обилия видов. 2. Названия ассоциаций: СПС – Сосняк пушицево-сфагновый, СМС – Сосняк мелкоосоково-сфагновый, СЧД – Сосняк чернично-долгомошный, СБЧ – Сосняк бруснично-черничный, СВЧ – Сосняк воронично-черничный, СЧЗ – Сосняк чернично-зеленомошный, СМЧ – Сосняк мелкотравно-черничный, ЛПЧ – Лиственничник папоротничково-черничный.

Формация: Сосняки.

Группа ассоциаций: *Сосняки сфагновые.*

В ледниковых ландшафтах по окраинам болот, основаниям и средним частям склонов водоразделов, в неглубоких западинах. Почвы торфяно-глеевые с торфяным типом гумуса, на двучленных наносах (песок/легкий суглинок) или легкосуглинистой морене. Древостой двухъярусный, в первом ярусе 10С, во втором – 10Е или смешанный сосново-еловый, возраст первого яруса составляет 90–250 лет, второго – 60–100 лет, бонитет – Va–Vб. Подрост еловый или сосновый, до 10000 шт/га.

Ассоциация: *Сосняк мелкоосоково-сфагновый.*

В слабопроточных олиготрофных западинах, по окраинам болот. Диагностические виды ассоциации: *Carex globularis*, *Betula nana*, *Chamaedaphne calyculata*, *Eriophorum vaginatum*, *Oxycoccus palustris*, *Rubus chamaemorus*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*.

Сосняк кустарничково-осоково-сфагновый [117]; Сосняк мелкоосоково-сфагновый [119]; Сосняк шаровидноосоково-сфагновый [120]; *Ledo-Pinetum subass. caricetosum globularis* [121]; Сосняк багульниково-сфагновый [54].

Ассоциация: *Сосняк пушицево-сфагновый.*

В неглубоких западинах или по краевым частям больших болот. Постоянные виды ассоциации: *Betula nana*, *Chamaedaphne calyculata*, *Empetrum nigrum*, *Eriophorum vaginatum*, *Oxycoccus palustris*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Polytrichum strictum*, *Sphagnum angustifolium*. От пушицево-сфагновых болот с сосной отличается мощностью торфа (не более 0,5–0,7 м) и лесной формой сосны, образующей древостой (*Pinus sylvestris* f. *sylvatica*), сомкнутость которого не менее 0,4 (в отличие от болот, где сосна образует формы *uliginosa*, *wilkomii*, *litwinowii* и имеет сомкнутость от 0,4 и ниже).

Сосняк сфагновый [35]; Сосняк пушицево-сфагновый [117]; Сосняк пушицево-сфагновый [119]; Сосняк пушицево-сфагновый [120]; Сосняк пушицево-сфагновый [54].

Группа ассоциаций: *Сосняки долгомошные*.

Встречаются довольно редко и приурочены к морено-ледниковому ландшафту. Почвы торфянисто-подзолистые на двучлене (песок/легкий суглинок) или легкосуглинистой морене с торфянистым типом гумуса. Древостой одноярусный, из сосны с примесью ели и березы, возраст насаждений 40–270 лет, бонитет – Va. Подрост, как правило, отсутствует, или редкий – еловый или сосновый, до 500 шт./га.

Ассоциация: *Сосняк чернично-долгомошный*.

Встречается очень редко. Флористически близок к сосняку чернично-сфагновому, отличаясь от него сочетанием в покрове психрофильных видов сфагнов и зеленых мхов, а также минеральной частью почвенного профиля и типом гумуса. Постоянные виды ассоциации: *Carex globularis*, *Empetrum nigrum*, *Melampyrum pratense*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum russowii*, *S. girgensohnii*.

Сосняк чернично-вороничный [35]; Сосняк чернично-долгомошный [120]; *Sphagno girgensohnii*-Pinetum [121].

Группа ассоциаций: *Сосняки черничные*.

Ассоциация: *Сосняк воронично-черничный*.

Эта ассоциация встречается по минеральным островам среди болот или образует «кайму» вдоль некоторых верховых болот. Постоянные виды ассоциации: *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Cladonia stellaris*, *C. rangiferina*, *C. arbuscula*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*.

Сосняк голубично-зеленомошный [117]; Сосняк лишайниково-черничный [120]; Сосняк багульниково-лишайниковый [119]; *Empetro*-*Myrtillo*-Pinetum [122].

Ассоциация: *Сосняк чернично-зеленомошный*.

Встречается в ледниковом и карстово-ледниковом ландшафтах на основной поверхности водоразделов и по их пологим склонам. Почвы грубогумусные мелкоподзолистые иллювиально-железистые на двучленных моренных отложениях (песок/легкий суглинок, супесь/легкий суглинок). Древостой двухъярусный, в первом ярусе в примеси к сосне встречается береза, реже – лиственница

и осина, во втором ярусе господство принадлежит ели. Возраст первого яруса 75–230 лет, второго – 60–180 лет. Бонитет – III–V. Подрост еловый, разной жизненности и разного обилия.

Широко распространенная ассоциация с постоянными видами: *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Avenella flexuosa*, *Linnaea borealis*, *Melampyrum pratense*, *Pleurosium schreberi*, *Hylocomium splendens*.

Сосняк черничный [35]; Сосняк чернично-зеленомошный [117]; Сосняк черничник [120]; Сосняк с елью чернично-зеленомошный [119]; *Myrtillo-Pinetum subass. typicum* [122].

Ассоциация: *Сосняк бруснично-черничный*.

Довольно редкая ассоциация. Встречается исключительно по вершинам останцов в карстово-ледниковом ландшафте, на которых занимает небольшую площадь (до 1000 м²). Диагностические виды: *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Pleurosium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*. Почвы сухие грубогумусные поверхностно- и мелкоподзолистые иллювиально-железистые на двучлене (песок/легкий суглинок). Древостой двухъярусный, в первом ярусе сосна, во втором ярусе господство принадлежит ели. Возраст первого яруса 200–230 лет, второго – 150–180 лет. Бонитет – IV–V. Подрост, как правило, отсутствует.

Сосняк брусничный [35]; Сосняк бруснично-зеленомошный [117]; Сосняк бруснично-черничный [120]; Сосняк с елью бруснично-зеленомошный [119]; *Myrtillo-Pinetum subass. vaccinietosum* [122].

Ассоциация: *Сосняк мелкоотравно-черничный*.

Встречается преимущественно в карстовых ландшафтах по карстогенным полям. Почвы грубогумусные мелкоподзолистые иллювиально-железистые на двучленных моренных отложениях (песок/легкий суглинок, супесь/легкий суглинок) или легкосуглинистой морене. Древостой двухъярусный, в первом ярусе в смеси к сосне встречается береза, лиственница и осина, во втором ярусе господство принадлежит ели. Возраст первого яруса 80–160 лет, второго – 60–100 лет. Бонитет – III–V. Подрост еловый, разной жизненности и разного обилия.

Эта ассоциация встречается часто на месте гарей 80–100-летней давности. Диагностические виды ассоциации: *Avenella flexuosa*, *Chamaenerion angustifolium*, *Geranium sylvaticum*, *Linnaea borealis*, *Solidago virgaurea*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*.

Сосняк мелкотравно-черничный [35]; Сосняк мелкотравно-бруснично-зеленомошный [117]; Сосняк кислично-черничный [120].

Основные фитоценоотические характеристики ассоциаций данной формации приводятся в таблице 11.

Формация: **Лиственничники.**

Группа ассоциаций: *Лиственничники разнотравные.*

В ландшафтах с выраженным развитием карста, где произрастает на карстовых полях или на останцовых всхолмлениях карстово-ледникового рельефа, на месте старых гарей. Почвы грубогумусные поверхностно- и мелкоподзолистые иллювиально железистые на двучленных моренных отложениях (супесь/легкий суглинок). Древостой двухъярусный. В первом ярусе преобладает лиственница с примесью ели, сосны или березы, во втором – ель или береза. Возраст 50–250 лет, бонитет – III–IV. Подрост есть не всегда, разной жизненности и густоты – еловый или березовый.

Ассоциация: *Лиственничник папоротничково-черничный.*

Постоянные виды: *Linnaea borealis*, *Maianthemum bifolium*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Oxalis acetosella*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*.

Лиственничник мелкотравно-черничный [35]; Лиственничник папоротничково-черничный [124].

Изредка и небольшими по площади выделами в заповеднике встречаются лиственничники кустарничково-зеленомошные [117]. Однако из-за редкости этих сообществ у нас отсутствуют описания этой ассоциации, поэтому она не включена в анализ. Основные фитоценоотические характеристики ассоциаций данной формации приводятся в таблице 11.

Формация: **Березняки.**

Группа ассоциаций: *Березняки сфагновые.*

Во всех типах ландшафтов по вытянутым ложинообразным понижениям, по окрайкам больших верховых болот (лаггам). Почвы перегнойно-грунтово-оглеенные или торфянисто-глеевые с торфянисто-перегнойным типом гумуса, на двучленных отложениях (песок/легкий суглинок) или легкосуглинистой морене. Древостой одноярусный, средняя формула 8Б2Е, возраст 40–130 лет, бонитет – IV–Va. Подрост еловый, до 1000 шт./га или отсутствует.

Ассоциация: *Березняк осоково-сфагновый.*

Встречен только один раз в проточной мезотрофной западине. В травяно-кустарничковом ярусе абсолютное господ-

ство принадлежит *Carex vesicaria* и *Menyanthes trifoliata*, в мховом – *Sphagnum fallax* и *S. riparium*. Диагностические виды: *Calamagrostis langsdorffii*, *Menyanthes trifoliata*, *Carex vesicaria*, *C. rostrata*, *C. globularis*, *Salix phylicifolia*, *Comarum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Equisetum sylvaticum*, *Eriophorum vaginatum*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium sylvaticum*, *Rubus arcticus*, *Viola mirabilis*, *Polytrichum commune*, *P. strictum*, *Sphagnum fallax* *S. riparium*.

Ассоциация: *Березняк хвоцево-сфагновый*.

Мезотрофная ассоциация в лощинах с проточным увлажнением. Постоянные виды ассоциации – *Equisetum sylvaticum*, *Rubus chamaemorus*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Chamaenerion angustifolium*, *Sphagnum fallax*, *S. girgensohnii*.

Группа ассоциаций: *Березняки долгомошные*.

В ледниковых ландшафтах при основаниях и в средних частях склонов водоразделов, в лощинообразных понижениях без линейных водотоков. Почвы неглубокоподзолистые влажные грубогумусные или торфянисто-подзолистые с торфянисто-перегнойным типом гумуса, на двучленной морене (песок/легкий суглинок) или легкосуглинистой морене. Древостой одноярусный, средняя формула 9Б1С, возраст 47–76 лет, бонитет – V–Va. Подрост еловый, до 500 шт./га.

Ассоциация: *Березняк чернично-долгомошный*.

В мезоолиготрофных условиях с очень слабой или явно не выраженной проточностью по пологим склонам водоразделов. Постоянные виды: *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Avenella flexuosa*, *Melampyrum pratense*, *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi*.

Ассоциация: *Березняк хвоцево-долгомошный*.

Более мезотрофный вариант с выраженной проточностью. Наибольшим обилием в этой ассоциации характеризуются такие виды, как *Equisetum sylvaticum*, *Carex globularis*, *Rubus chamaemorus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *V. uliginosum*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum girgensohnii*.

Группа ассоциаций: *Березняки черничные*.

Встречается во всех типах ландшафтов на выровненных участках и по пологим склонам водоразделов. Почвы грубогумусные и модергрубогумусные, мелкоподзолистые иллювиально-железистые на двучленной морене (песок/легкий суглинок, супесь/легкий суглинок). Древостой одно- или двухъярусный, средняя формула

8Б2Е, возраст 5–90 лет, бонитет – III–Va. Подрост еловый, разной жизненности и разного обилия. Как правило, березняки черничные распространены на гарях разного возраста.

Ассоциация: *Березняк чернично-зеленомошный*.

Широко распространенная ассоциация с диагностическими видами: *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*.

Ассоциация: *Березняк луговиково-зеленомошный*.

Эта ассоциация березняков наиболее молодого возраста (10–47 лет), восстанавливающихся на месте свежих гарей и вырубков 1960-х годов. Постоянные виды: *Avenella flexuosa*, *Melampyrum pratense*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Cladonia rangiferina*, *Cladonia arbuscula*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*.

Группа ассоциаций: *Березняки разнотравные*.

В карстово-ледниковом и карстогенном ландшафтах, на карстовых полях разной степени расчлененности воронками, по крутым бортам логов. Почвы грубогумусные мелкоподзолистые иллювиально-железистые, на двучленных моренных отложениях (супесь/легкий суглинок). Древостой двухъярусный, с господством березы в первом, ели – во втором, часто с примесью сосны, осины или лиственницы, возраст 80–120 лет, бонитет – III–IV. Подрост еловый, до 10000 шт./га.

Ассоциация: *Березняк папоротничково-черничный*.

Постоянные виды: *Geranium sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Linnaea borealis*, *Maianthemum bifolium*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*.

Группа ассоциаций: *Березняки широколиственные*.

Ассоциация: *Березняк аконитовый*.

Во всех ландшафтах, чаще – по склонам логов, реже – на поверхностях между воронками, по склонам лощин малых рек. Почва грубогумусная или модергрубогумусная дерново-грунтово-оглеенная, на суглинистой морене или суглинистом склоновом делювии. Древостой одно- или двухъярусный, первый ярус – с господством березы, иногда с примесью ели, лиственницы, осины, второй – с абсолютным господством ели. Возраст первого яруса 47–115 лет, второго – 28–60 лет. Бонитет – II–IV.

Подрост еловый, благонадежный, до 2000 шт./га.

Постоянные виды: *Aconitum septentrionale*, *Chamaenerion angustifolium*, *Cirsium heterophyllum*, *Equisetum sylvaticum*,

Geranium sylvaticum, *Gymnocarpium dryopteris*, *Lathyrus vernus*, *Maianthemum bifolium*, *Milium effusum*, *Oxalis acetosella*, *Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*.

Ассоциация: *Березняк бруснично-костяничный*.

Встречается на поверхности высокой поймы р. Сотки, реке – по склонам карстовых логов. Почвы аллювиальные дерновые насыщенные на супесчаном или суглинистом аллювии (долина Сотки) или дерново-карбонатные дермуллевые на суглинистом делювии (лога). Древостой одноярусный, средняя формула 7Б3Е, возраст 40–160 лет, бонитет – II–III. Подрост еловый, разной жизненности и обилия. Диагностические виды: *Aconitum septentrionale*, *Atragene sibirica*, *Equisetum pratense*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium sylvaticum*, *Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*.

Группа ассоциаций: *Березняки влажнотравные*.

Проточные ложинообразные понижения, реке – днища логов. Почвы перегнойные грунтово-оглеенные влажные модергрубогумусные, на суглинистой морене или делювии. В первом ярусе абсолютно преобладает береза (возраст 40–200 лет), во втором (если он есть) – ель (30–90 лет), бонитет III–V. Подрост густой (до 20000 шт./га) из ели.

Ассоциация: *Березняк таволговый*

Постоянные виды: *Calamagrostis langsdorffii*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium sylvaticum*, *Rubus arcticus*, *Viola mirabilis*.

Основные фитоценоотические характеристики ассоциаций данной формации приводятся в таблице 12.

Формация: **Осинники.**

Группа ассоциаций: *Осинники разнотравные*.

Как и лиственничники, приурочены к ландшафтам с выраженным развитием карста, где произрастают на карстовых полях, по склонам логов, на месте старых гарей. Почвы грубогумусные мелкоподзолистые иллювиально железистые, на двучленных отложениях (супесь) легкий суглинок) или легкосуглинистой морене. Древостой, как правило, двухъярусный. В первом ярусе преобладает осина с примесью ели, сосны, лиственницы, березы, во втором – ель. Возраст 80–130 лет, бонитет – II–III. Подрост еловый до 5000 шт./га, разной жизненности.

Таблица 12

Фитоценогические характеристики ассоциаций березовых и осиновых лесов

Ярус	Вид	БТ	БОС	БХС	БХД	БЧД	БЧЗ	БГЗ	БПЧ	БА	ББК	ОПЧ
A1	<i>Betula pubescens</i>	V4	3	V3	V5	V4	V4	V3	V3	V4	V3	V2
A1	<i>Larix sibirica</i>					II2			III1	I2	I1	III2
A1	<i>Picea obovata</i>	III2		III2	II2		II2	V2	V2	III2	IV2	V2
A1	<i>Pinus sylvestris</i>			I2		II1		III2	II1	I1		IV1
A1	<i>Populus tremula</i>							III1		I2	I2	V3
A1	<i>Salix caprea</i>									I1		
A2	<i>Betula pubescens</i>							I2	III2	I1		I1
A2	<i>Picea obovata</i>	III2		II2		II2	II2	III3	IV3	IV3	I3	IV2
A2	<i>Pinus sylvestris</i>			I2		II2		I1				I1
A2	<i>Populus tremula</i>							I1			I1	
A2	<i>Salix caprea</i>								I1			
A3	<i>Picea obovata</i>							I3	I2			
B1	<i>Alnus incana</i>	II2									I3	
B1	<i>Betula pubescens</i>	II2					I2	II3			II2	
B1	<i>Larix sibirica</i>							I2				II2
B1	<i>Picea obovata</i>	III2		III2	II2	IV2	I2	IV2	IV3	IV2	IV2	V2
B1	<i>Pinus sylvestris</i>						I1					
B1	<i>Populus tremula</i>						I2	III1				
B2	<i>Daphne mezereum</i>									I1	III1	
B2	<i>Juniperus communis</i>	III2					IV2	III1	III1	I2	I2	III1

Продолжение табл. 12

Ярус	Вид	БТ	БОС	БХС	БХД	БЧД	БЧЗ	БГЗ	БПЧ	БА	ББК	ОПЧ
B2	<i>Lonicera pallasi</i>										III	
B2	<i>Pactus avium</i>										III	
B2	<i>Ribes hispidulum</i>								I1		III	
B2	<i>R. nigrum</i>									II2	II	
B2	<i>R. spicatum</i>									I1	II	
B2	<i>Rosa acicularis</i>	III		I1	II1	II2	I1	IV1	IV1	IV2	V2	V1
B2	<i>Salix caprea</i>							I2			II	
B2	<i>S. cinerea</i>	I1										
B2	<i>S. myrsinifolia</i>										II	
B2	<i>S. phyllifolia</i>	I2	2				I1	I1	I1		II	
B2	<i>S. pyrolifolia</i>			I1								
B2	<i>Sorbus aucuparia</i>					II2	III	V2	IV1	II2	III	V1
C	<i>Aconitum septentrionale</i>	II2							I2	V2	IV3	II
C	<i>Actaea erythrocarpa</i>										II	
C	<i>Alchemilla subrenata</i>										II	
C	<i>Andromeda polifolia</i>					II2						
C	<i>Angelica sylvestris</i>	I1						I1		III	III	III
C	<i>Anthriscus sylvestris</i>									I1	II	
C	<i>Athyrium filix-femina</i>									I1	II	
C	<i>Atragene sibirica</i>								I2	III	IV2	

Продолжение табл.12

Ярус	Вид	БТ	БОС	БХС	БХД	БЧД	БЧЗ	БГЗ	БПЧ	БА	ББК	ОПЧ
С	<i>Avenella flexuosa</i>				IV2	V3	V1	III1	III2			III2
С	<i>Bistorta major</i>				II1				I2			
С	<i>Cacalia hastata</i>										II	
С	<i>Calamagrostis epigeios</i>								I1		I2	
С	<i>C. langsdorffii</i>	V2	3	III2	II2			I1	II1	II2	III	
С	<i>Caltha palustris</i>	II2								I1		
С	<i>Calypso bulbosa</i>										III	
С	<i>Campanula rotundifolia</i>								I1			
С	<i>Carex alba</i>										II	
С	<i>C. atherodes</i>	II										
С	<i>C. cespitosa</i>	II3										
С	<i>C. cinerea</i>			I2								
С	<i>C. digitata</i>	II								I3	III1	II
С	<i>C. globularis</i>		1	IV3	IV3	II3		I1	I1			
С	<i>C. lasiocarpa</i>			I4								
С	<i>C. nigra</i>	II										
С	<i>C. pallescens</i>									I1		
С	<i>C. rostrata</i>		2									
С	<i>C. vaginata</i>										II	

Продолжение табл. 12

Ярус	Вид	БТ	БОС	БХС	БХД	БЧД	БЧЗ	БГЗ	БПЧ	БА	ББК	ОПЧ
С	<i>C. vesicaria</i>		3									
С	<i>Chamaedaphne calyculata</i>			III		III						
С	<i>Chamaenerion angustifolium</i>	II		IV1	III	III1	III1	IV1	III1	IV1	III1	IV1
С	<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>							II				
С	<i>Cirsium heterophyllum</i>	II		II	III	III			III1	IV2	III	IV1
С	<i>C. oleraceum</i>									II	III	
С	<i>Coccyganthe flos-cuculi</i>	II										
С	<i>Comarum palustre</i>	III2	1	II2								
С	<i>Crepis paludosa</i>	II								II	III1	II
С	<i>C. sibirica</i>										III2	
С	<i>Cypripedium calceolus</i>											
С	<i>Cystopteris fragilis</i>								II			
С	<i>Dactylorhiza maculata</i>			II								
С	<i>Delphinium elatum</i>									II	III1	
С	<i>Deschampsia cespitosa</i>									II		
С	<i>Diphasiastrum complanatum</i>								II			II
С	<i>Dryopteris assimilis</i>										II	

Продолжение табл.12

Ярус	Вид	БТ	БОС	БХС	БХД	БЧД	БЧЗ	БГЗ	БПЧ	БА	ББК	ОПЧ
С	<i>D. carthusiana</i>			II	III							
С	<i>Elymus caninus</i>										II	
С	<i>Empetrum nigrum</i>			II	II2	III	III					
С	<i>Epipactis atrorubens</i>								II			
С	<i>Equisetum fluviatile</i>	III3										
С	<i>E. hyemale</i>										II	
С	<i>E. palustre</i>	III2		III1	II2					II		
С	<i>E. pratense</i>								II	III	V2	
С	<i>E. scirpoides</i>										II	
С	<i>E. sylvaticum</i>	II2	1	V4	V4	III2	III	III1	III1	IV2		II
С	<i>Erigeron acris</i>								II			
С	<i>Eriophorum polystachyon</i>			II								
С	<i>E. vaginatum</i>		1	II2	III							
С	<i>Filipendula ulmaria</i>	V3								II2	IV1	
С	<i>Fragaria vesca</i>										II	
С	<i>Galium boreale</i>								II2		III1	
С	<i>Galium palustre</i>	III2										
С	<i>G. sylvaticum</i>	V1		II	II1	III		III1	IV1	V2	V2	V1
С	<i>Geum rivale</i>	III2								III	II	

Продолжение табл. 12

Ярус	Вид	БТ	БОС	БХС	БХД	БЧД	БЧЗ	БГЗ	БПЧ	БА	ББК	ОПЧ
С	<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	III1			II2	III1		I3	IV2	V2	I2	IV2
С	<i>Heracleum sibiricum</i>										II	
С	<i>Hieracium murorum</i>							II		II		III1
С	<i>H. umbellatum</i>					III1			I1		I3	
С	<i>Lathyrus palustris</i>									II		
С	<i>L. vernus</i>	III							III1	IV1	III2	III1
С	<i>Ledum palustre</i>			III1								
С	<i>Linnaea borealis</i>			II	II1			III1	IV1	III1	I2	III1
С	<i>Luzula pilosa</i>			II		III1	III1	III1	I1	III1	I1	I1
С	<i>Lycopodium annotinum</i>			II		III1	I1	III1	III1	III1		V1
С	<i>Maianthemum bifolium</i>	II		II	II1			III1	V2	IV2	III1	V2
С	<i>Melampyrum pratense</i>			III1	IV1	IV1	V2	V1	III1	III1	I1	III1
С	<i>Melica nutans</i>								I2	I1	III2	
С	<i>Menyanthes trifoliata</i>	I2	3									
С	<i>Milium effusum</i>	II							II1	V2	III1	
С	<i>Moneses uniflora</i>	II									I2	
С	<i>Myosotis sylvatica</i>										II	
С	<i>Orthilia secunda</i>							II	II1	III1	III1	
С	<i>Oxalis acetosella</i>	III1			II2				III2	V2	III2	II

Продолжение табл.12

Ярус	Вид	БТ	БОС	БХС	БХД	БЧД	БЧЗ	БГЗ	БПЧ	БА	ББК	ОПЧ
С	<i>Oxycoccus palustris</i>	III		II								
С	<i>Paeonia anomala</i>										II	
С	<i>Paris quadrifolia</i>									II	III	
С	<i>Parnassia palustris</i>	II										
С	<i>Phalaroides arundinacea</i>	II										
С	<i>Poa nemoralis</i>										II	
С	<i>Pyrola media</i>								II		II	
С	<i>P. minor</i>	II								III		
С	<i>P. rotundifolia</i>	III							II	III	III	
С	<i>Ranunculus monophyllus</i>									II		
С	<i>R. propinquus</i>	II								II		
С	<i>R. repens</i>									II		
С	<i>Rhizomatopteris montana</i>										II	
С	<i>Rubus arcticus</i>	IV1			III			II		III		
С	<i>R. chamaemorus</i>	III1		IV1	V1							
С	<i>R. idaeus</i>										II	
С	<i>R. saxatilis</i>			II		III			III2	IV2	V2	IV1
С	<i>Saussurea alpina</i>								II		III	

Продолжение табл. 12

Ярус	Вид	БТ	БОС	БХС	БХД	БЧД	БЧЗ	БГЗ	БПЧ	БА	ББК	ОПЧ
С	<i>Scorzonera austriaca</i>								II			
С	<i>Scutellaria galericulata</i>									II		
С	<i>Solidago virgaurea</i>	II			III1	III2	IV1	IV1	III1	IV1	IV1	III1
С	<i>Stellaria nemorum</i>									II	III2	
С	<i>Thalictrum minus</i>								II		III2	
С	<i>T. simplex</i>									II	II	
С	<i>Tridentalis europaea</i>	III1		III1	IV2	II1	II2	III1	III1	IV1	III1	IV1
С	<i>Trollius europaeus</i>									II	III1	
С	<i>Vaccinium myrtilloides</i>	II		IV2	IV2	V3	V2	V4	V3	IV2	II	V4
С	<i>V. uliginosum</i>			III1	IV1	IV3	IV2	III2				
С	<i>V. vitis-idaea</i>	III1	1	V1	IV2	V2	V2	V2	V2	V1	IV1	V2
С	<i>Valeriana wolgensis</i>										II	
С	<i>Veratrum lobelianum</i>	II								II	III1	
С	<i>Veronica chamaedrys</i>									II		
С	<i>Vicia sepium</i>								I2	II	II	
С	<i>V. sylvatica</i>	II						II	II	III1	II	III1
С	<i>Viola canina</i>								II			
С	<i>V. collina</i>									II	II	
С	<i>V. epipsila</i>	III2								III1		
С	<i>V. mirabilis</i>	IV1								III1	III1	

Ярус	Вид	БТ	БОС	БХС	БХД	БЧД	БЧЗ	БГЗ	БПЧ	БА	БК	ОПЧ
D	<i>Amblystegium serpens</i>							II			II	
D	<i>Aulacomnium palustre</i>	III		II								
D	<i>Calli cladium haldanianum</i>										12	
D	<i>Calli ergon cordifolium</i>	II2								II		
D	<i>Cladonia arbuscula</i>						IV1					
D	<i>C. rangiferina</i>						IV1					
D	<i>C. stellaris</i>						II					
D	<i>Climacium dendroides</i>	III								II		
D	<i>Dicranum majus</i>							II		II		
D	<i>D. montanum</i>						II					
D	<i>D. polysetum</i>											
D	<i>D. scoparium</i>						III	II	II	III		III
D	<i>Hylocomium splendens</i>	III			II1	II2	III2	V3	V3	IV2	IV2	V2
D	<i>Mnium stellare</i>	II								II		
D	<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	12								II		
D	<i>P. ellipticum</i>	III1			III					III		
D	<i>P. medium</i>	II										
D	<i>Plagiothecium denticulatum</i>	II										

Продолжение табл. 12

Ярус	Вид	БТ	БОС	БХС	БХД	БЧД	БЧЗ	БГЗ	БПЧ	БА	ББК	ОПЧ
D	<i>Pleurozium schreberi</i>	III		IV1	II2	IV2	V3	V2	V2	IV1	I2	V1
D	<i>Polytrichum commune</i>		1	IV2	IV4	IV3	IV2	IV2	II2	III		III
D	<i>P. juniperinum</i>			I1		II3	III1			I1		
D	<i>P. strictum</i>		1			II3						
D	<i>Pseudobryum cinclidioides</i>	II										
D	<i>Ptilium crista-castrensis</i>							I1	I1		I2	
D	<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i>	II								I1		
D	<i>Rhodobryum roseum</i>									I1	I1	
D	<i>Rhytidiadelphus subpinnatus</i>									I2	I1	
D	<i>R. triquetris</i>	III							III2	III1	IV2	V2
D	<i>Sanionia uncinata</i>	II										
D	<i>Sciurohypnum reflexum</i>							I1		I1	I1	
D	<i>Sphagnum capillifolium</i>					III						
D	<i>S. centrale</i>			I1	III							
D	<i>S. fallax</i>	II	3	IV4								
D	<i>S. fimbriatum</i>	II										
D	<i>S. flexuosum</i>			I3								

Ярус	Вид	БТ	БОС	БХС	БХД	БЧД	БЧЗ	БГЗ	БПЧ	БА	ББК	ОПЧ
D	<i>S. girgensohnii</i>	III		IV3	V3	II2	II	II		III		
D	<i>S. magellanicum</i>					III						
D	<i>S. riparium</i>		2	I2								
D	<i>S. russowii</i>			II2			I2					
D	<i>S. squarrosus</i>				III							
D	<i>S. warnstorffi</i>	III2										
D	<i>Warnstorfia exannulata</i>			II								
	Число описаний	7	1	6	3	4	8	11	12	14	10	6
A1	Средняя сомкнутость	0,6	0,4	0,6	0,8	0,7	0,6	0,5	0,5	0,7	0,5	0,6
A2		0,2		0,2		0,2	0,1	0,3	0,5	0,3	0,3	0,3
A3									0,3	0,1		
A1	Средняя высота	10,8	7	9,5	8,3	8,9	9,1	14,2	18,3	15,5	19,7	23
A2		9,3		3,5		4	4,3	8,6	11,3	10,8	18	17
A3									5	7		
A1	Средний бонитет	IV,7	6	V,5	IV,3	IV,5	IV,1	III,8	III,6	II,9	II,7	II,8
A2		V,3		Va		Va	V,3	V,6	IV,9	IV,6	III,5	IV,5
A3									V6,0	Va		
A1	Средний возраст	80,6	40	80	47	54,3	46,4	61,6	92,2	62,3	80,8	116
A2		62,7		26,5		40	26,7	58,2	72,3	53,9	75	104
A3									70	60		

Примечание. Названия ассоциаций, приведенные в табл. 12: БТ – Березняк таволговый, БОС – Березняк осоково-сфагновый, БХС – Березняк хвощево-сфагновый, БХД – Березняк хвощево-долгомошный, БЧД – Березняк чернично-долгомошный, БЛЗ – Березняк луговиково-зеленомошный, БЧЗ – Березняк чернично-зеленомошный, БПЧ – Березняк папоротничково-черничный, БА – Березняк аконитовый, ББК – Березняк бруснично-костяничный, ОПЧ – Осинник папоротничково-черничный.

Ассоциация: *Осинник папоротничково-черничный.*

Постоянные виды: *Chamaenerion angustifolium, Cirsium heterophyllum, Geranium sylvaticum, Gymnocarpium dryopteris, Lycopodium annotium, Maianthemum bifolium, Rubus saxatilis, Trientalis europaea, Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea, Hylocomium splendens, Pleurozium schreberi, Rhytidiadelphus triquetrus.*

Основные фитоценотические характеристики ассоциаций данной формации приводятся в табл. 12.

Выделенные в составе растительности ассоциации и группы ассоциаций хорошо различаются между собой при сравнении различными методами. Проведенная непрямая ординация лесной растительности методом NMS показывает, что группы ассоциаций более или менее хорошо разделяются на отдельные кластеры в первых двух осях варьирования (ил. 15, цв. вкл.). Сами оси имеют высокую корреляцию со значениями экологических факторов (определенных по шкалам Д.Н. Цыганова).

Первая ось связана со значениями факторов богатства почвы, вторая – увлажненности местообитания (табл. 13). Из рисунка видно, что группы ассоциаций образуют более или менее компактные кластеры, что говорит о присутствии в описаниях, относящихся к одной и той же группе, одних и тех же видов с высоким постоянством и обилием. Высокая корреляция осей ординации с осями экологических факторов говорит о том, что набор видов, диагностирующий группу ассоциаций, может иметь и высокое фитоиндикационное значение при определении местообитаний.

Таблица 13

Коэффициент корреляции Пирсона между значениями осей NMS и ведущих экологических факторов Д.Н. Цыганова

Экологический фактор	Оси варьирования	
	Axis 1	Axis 2
HD (увлажненность)	-0,15	-0,73
TR (трофность)	0,82	0,01
NT (богатство азотом)	0,87	0,13
RC (кислотность)	0,69	0,26

Сравнение групп ассоциаций по экологическим спектрам показывает уровни их различия и сходства (ил. 16, цв. вкл.).

Кластеры, в которые обособляются группы ассоциаций, не дискретны – между ними наблюдаются постепенные переходы. Выделяются группы ассоциаций, которые имеют попарное сходство большее, чем с другими. Так, сфагновые и долгомошные группы более сходны между собой, чем со всеми остальными. То же можно сказать о черничной и разнотравной, а также о влажнотравной и широколиственной группах (ил. 16, цв. вкл.). В то же время для каждой группы ассоциаций эколого-ценотические спектры являются уникальными. Ту же закономерность мы обнаруживаем при сравнении флористического состава. Коэффициент флористического сходства выше внутри каждой из перечисленных пар групп ассоциаций, чем между таковыми парами (табл. 14).

Сравнение морфологического строения почвенных профилей всех групп ассоциаций показало, что сходства и различия между группами ассоциаций также отражаются и в строении почвы. Так, влажнотравные и широколиственные группы ассоциаций, произрастающая на обогащенных почвах, отличаются отсутствием подзолистого горизонта в почвенном профиле. Поскольку влажнотравные леса формируются в недостаточно дренированных местообитаниях, верхний минеральный горизонт в их почвах – перегнойный (АТ), а в более мезофильных – широколиственных – гумусовый (А1). По типу гумуса широколиственные и влажнотравные леса практически не различаются (табл. 15).

В долгомошных и сфагновых местообитаниях почвенный профиль гидроморфный. В долгомошниках, видимо, формирующихся на начальных стадиях заболачивания суходолов, почвенный профиль может быть подзолистым, но, по крайней мере, нижний его горизонт (Вg, ВСg) всегда оглеен, подстилка оторфована [125]. Долгомошники, появляющиеся в тех местах, где происходит дренаж ельников сфагновых, наследуют от последних верхний глеевый горизонт (G). В этом случае отличия между долгомошными и сфагновыми местообитаниями проявляются в мощности торфяного слоя или типе гумуса, в сфагновых лесах он всегда торфяной, в долгомошниках – торфянистый [126]. Почвы разнотравных и черничных групп ассоциаций не имеют значимых морфологических отличий – это всегда подзолистые иллювиально-железистые почвы. Большое флористическое богатство разнотравных лесов объясняется их положением в ландшафте. Они приурочены к склонам карстовых воронок и карстовым полям, где при том же дренаже, что и на водоразделах, огипсованные породы залегают ближе к поверхности. Преобладающая почва в разнотравных лесах – грубогумусная, как и в черничных (табл. 15).

Окончание табл. 14

Группа ассоциаций	Сосняки сфагновые	0,24	0,27	0,46	Березняки травяно-сфагновые	0,42	0,33	0,52	Березняки долгомшьяные	0,53	Сосняки черничные	0,67	Ельняки черничные	0,70	Березняки черничные	0,63	1,00	Ельняки разнотравные	1,00	Березняки разнотравные	1,00	Лиственничники разнотравные	1,00	Осинники разнотравные	1,00	Ельняки широколиственные	1,00	Березняки широколиственные	1,00	Ельняки влажнотравные	1,00	Березняки влажнотравные	1,00	
	Березняки разнотравные	0,22	0,26	0,44	0,41	0,33	0,50	0,56	0,68	0,65	0,60	0,72	1,00	Березняки разнотравные	0,67	1,00	Осинники разнотравные	1,00	Лиственничники разнотравные	1,00	Березняки разнотравные	0,67	0,69	1,00	Осинники разнотравные	1,00	Ельняки широколиственные	1,00	Березняки широколиственные	1,00	Ельняки влажнотравные	1,00	Березняки влажнотравные	1,00
	Лиственничники разнотравные	0,26	0,27	0,43	0,42	0,32	0,51	0,54	0,74	0,67	0,62	0,69	0,67	0,71	0,69	1,00	Осинники разнотравные	1,00	Лиственничники разнотравные	1,00	Березняки разнотравные	0,67	0,69	1,00	Осинники разнотравные	1,00	Ельняки широколиственные	1,00	Березняки широколиственные	1,00	Ельняки влажнотравные	1,00	Березняки влажнотравные	1,00
	Осинники разнотравные	0,26	0,27	0,45	0,44	0,35	0,53	0,62	0,72	0,69	0,67	0,67	0,67	0,71	0,69	1,00	Осинники разнотравные	1,00	Лиственничники разнотравные	1,00	Березняки разнотравные	0,67	0,69	1,00	Осинники разнотравные	1,00	Ельняки широколиственные	1,00	Березняки широколиственные	1,00	Ельняки влажнотравные	1,00	Березняки влажнотравные	1,00
	Ельняки широколиственные	0,12	0,14	0,37	0,27	0,16	0,35	0,38	0,45	0,48	0,42	0,54	0,51	0,52	0,42	1,00	Осинники разнотравные	1,00	Лиственничники разнотравные	1,00	Березняки разнотравные	0,67	0,69	1,00	Осинники разнотравные	1,00	Ельняки широколиственные	1,00	Березняки широколиственные	1,00	Ельняки влажнотравные	1,00	Березняки влажнотравные	1,00
	Березняки широколиственные	0,12	0,16	0,35	0,28	0,17	0,37	0,40	0,47	0,51	0,47	0,62	0,56	0,53	0,46	1,00	Осинники разнотравные	1,00	Лиственничники разнотравные	1,00	Березняки разнотравные	0,67	0,69	1,00	Осинники разнотравные	1,00	Ельняки широколиственные	1,00	Березняки широколиственные	1,00	Ельняки влажнотравные	1,00	Березняки влажнотравные	1,00
	Березняки влажнотравные	0,20	0,25	0,48	0,37	0,22	0,35	0,38	0,36	0,38	0,35	0,38	0,39	0,35	0,43	1,00	Осинники разнотравные	1,00	Лиственничники разнотравные	1,00	Березняки разнотравные	0,67	0,69	1,00	Осинники разнотравные	1,00	Ельняки широколиственные	1,00	Березняки широколиственные	1,00	Ельняки влажнотравные	1,00	Березняки влажнотравные	1,00
	Ельняки влажнотравные	0,18	0,23	0,49	0,38	0,23	0,40	0,43	0,41	0,46	0,44	0,49	0,46	0,45	0,43	1,00	Осинники разнотравные	1,00	Лиственничники разнотравные	1,00	Березняки разнотравные	0,67	0,69	1,00	Осинники разнотравные	1,00	Ельняки широколиственные	1,00	Березняки широколиственные	1,00	Ельняки влажнотравные	1,00	Березняки влажнотравные	1,00

Таблица 15

Типы гумуса по группам ассоциаций лесов (число описаний)

Группа ассоциаций	Влажная группогумус- ная	Влажная модепру- богумусная	Влажная модепру- мусная	Влажная модемудл- левая	Группо- мусная	Модепрубо- гумусная	Модепру- мусная	Перетнойно- группогумус- ная	Сухая группогумус- ная	Торфяная	Торфянистая	Торфянисто- группогумус- ная	Торфянисто- перетнойно- ная	Торфяно- перетнойно- ная
Сосняки сфагновые										8				
Ельники сфагновые										5				1
Ельники травяно-сфагновые										2		2	1	2
Березняки травяно-сфагновые	1							1		2	1		1	
Сосняки долгомошные											2			
Ельники долгомошные	6										5	8	1	1
Березняки долгомошные	1				1			1			1	3		
Сосняки черничные					26				2					
Ельники черничные	2				41				2					
Березняки черничные					6	4			1					
Ельники разнотравные					2	1								
Березняки разнотравные					3									
Лиственничники разнотравные					2									
Осинники разнотравные					2									
Ельники широколиственные	1				5	3	1							
Березняки широколиственные	1		1		2	6	1							
Березняки влажнотравные	1	3	2					1						
Ельники влажнотравные	5	1	1	2						1				1

Анализ распределения групп ассоциаций по формам мезорельефа показывает, что широколиственная группа приурочена к карстовым и долинным формам, влажнотравная чаще встречается в ложинообразных понижениях и по долинам небольших рек, разнотравная – тяготеет к карстовым формам рельефа. Остальные группы ассоциаций чаще распространены на основной поверхности водоразделов (табл. 16). Наиболее богатыми являются ельники и березняки влажнотравные, а наиболее бедными – сосняки и ельники сфагновые и черничные. Разнотравные и широколиственные группы ассоциаций занимают промежуточное положение. Березняки и ельники широколиственные, черничные и разнотравные произрастают в наиболее дренированных местообитаниях. В недостаточно дренированных – ельники, сосняки и березняки сфагновые и влажнотравные (ил. 16, цв. вкл.). Прямая ординация описаний в осях основных экологических факторов Д.Н. Цыганова показывает наличие тех же самых тенденций (ил. 17, цв. вкл.).

Следует отметить, что сильно дренированных местообитаний в заповеднике нет. С этим, кстати, может быть связано отсутствие сосняков лишайниковых, которые относительно широко распространены на севере Архангельской области [35, 58].

Наиболее «сухие» местообитания заповедника можно квалифицировать как нормально дренированные [126]. К промежуточным между сильно и нормально дренированными можно отнести местообитания, в которых произрастает сосняк бруснично-черничный. Эта ассоциация всегда встречается на вершинах высоких останцов в карстово-ледниковом ландшафте, но по почвенному профилю и типу гумуса от ельников чернично-зеленомошных не отличается. Правда, в напочвенном покрове здесь господство делят черника и брусника (иногда брусника преобладает), а в моховом ярусе в этой ассоциации часто появляются латки кладоний.

Еще одна интересная ассоциация – сосняк воронично-черничный. Она относится к группе ассоциаций Сосняки черничные. В большинстве своем ассоциации этой группы занимают нормально дренированные местообитания на водоразделах и имеют иллювиально-железистые почвы разной степени оподзоленности. Местообитания же сосняка воронично-черничного несколько менее дренированы. Их можно назвать психрофильными (в отличие от мезофильных, на которых произрастают сосняки чернично-зеленомошные), хотя формально они все еще относятся к группе нормально дренированных земель [126]. Почвенный профиль под

сосняками воронично-черничными всегда с признаками гидроморфизма в минеральной части (оглеенный нижний горизонт Bg, или наличие иллювиально-гумусового горизонта Bh). Органическая часть профиля, однако, не несет признаков гидроморфизма – это грубугумусная подстилка. Видимо, все дело в специфичности условий местообитания.

Таблица 16

Распределение описаний по формам мезорельефа

Группа ассоциаций	Основная поверхность водораздела	Долина речки	Лошинообразное понижение	Центральная пойма (высокая)	Притеррасная пойма (высокая)	Первая терраса	Склон коренного берега	Лог	Карстовая воронка	Шелюняк
Сосняки сфагновые	17									
Ельники сфагновые	13									
Ельники травяно-сфагновые	10									
Березняки травяно-сфагновые	7									
Сосняки долгомошные	2									
Ельники долгомошные	30									
Березняки долгомошные	7									
Сосняки черничные	55						2			7
Ельники черничные	64						1	3		1
Березняки черничные	19									
Ельники разнотравные	3						3	4		2
Березняки разнотравные	1						3	1		7
Лиственничники разнотравные	3									4
Осинники разнотравные	4									2
Ельники широколиственные				22		2		8	9	
Березняки широколиственные		3		6	3			1	9	2
Березняки влажнотравные		1	6							
Ельники влажнотравные		1	13					3		

Сосняки воронично-черничные в заповеднике встречаются исключительно либо по крайкам болот на песчаных гривах, либо на минеральных островах среди болот, поверхность которых возвышается над уровнем болота не более чем на 0,5–1 м. В результате здесь образуется психрофильное сообщество из вересковых кустарничков в травяно-кустарничковом ярусе (вороника, голубика, брусника, багульник) и лишайниково-зеленомошным покровом в моховом ярусе. Причем соотношение лишайников (кладоний) и зеленых мхов (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*) может варьировать в разных соотношениях вплоть до полного доминирования тех или других.

Интересно отметить, что за пределами заповедника, в среднем Пинежье, сосняк воронично-черничный достаточно широко распространен на основной поверхности водоразделов [124].

Территория заповедника неоднородна в ландшафтном отношении, что влияет на распределение растительности. В Пинежском заповеднике выделяются следующие ландшафты: ледниковый с элементами карста (ЛЭК), карстово-ледниковый, карстогенный, пластово-денудационный с элементами карста (ПД) [127]. Придерживаясь в целом этого ландшафтного членения территории, мы предлагаем выделять также долинный ландшафт реки Сотки, так как он характеризуется уникальной растительностью, распространенной только в нем, – березняками и ельниками широколиственными, которые, хоть и встречаются в других ландшафтах, но отдельными выделами среди других групп ассоциаций.

Анализ распределения групп ассоциаций лесной растительности по ландшафтам показал, что почти все из них (кроме сосняков долгомошных) встречаются в карстово-ледниковом ландшафте. В ЛЭК распространены все группы ассоциаций, кроме разнотравных и широколиственных, которые приурочены к карстовым полям и склонам карстовых логов и высокой пойме Сотки, не встречающихся в ЛЭК. В долинном ландшафте (долина р. Сотки) распространены широколиственные ельники и березняки, в карстогенном отсутствуют долгомошные и сфагновые леса (поскольку в этом ландшафте местообитания сильнее дренированы, чем в других), а также ельники и сосняки чернично-вороничные, зато широко распространены разнотравные группы ассоциаций, наряду с черничными (за некоторыми исключениями).

В центральной и юго-западной части заповедника на плоских поверхностях водоразделов морено-ледникового рельефа преоб-

ладают по площади сообщества влажнотравных, долгомошных, сфагновых и черничных групп ассоциаций еловых, сосновых и березовых лесов. Местами здесь встречаются редкие карстовые воронки, в которых произрастают ельники и березняки широколиственные (березняк аконитовый, ельник аконитовый).

Во всех остальных ландшафтах разнообразие увеличивается за счет разнотравных и широколиственных групп, которые могут приобретать даже абсолютное господство по площади. Так, например, в долинном ландшафте большую часть площади занимают ельники и березняки бруснично-костяничные (в пойме), ельники мелколиственно-черничные и березняки папоротничково-черничные (по склонам коренных берегов), а в карстово-ледниковом и карстогенном ландшафтах значительная часть площади приходится на осинники, лиственничники, ельники папоротничково-черничные, сосняки и ельники мелколиственно-черничные. Общая площадь заповедника составляет 51807,0 га. Занятая лесами площадь – 44866,3 га, что составляет 86,6% от площади заповедника. Площади, занятые сообществами разных групп ассоциаций, по заповеднику в целом, приводятся в таблице 17, из которой видно, что около половины всей лесопокрытой площади занимают ельники черничные (47,15%). Наименьшие доли площади приходятся на сфагновые, долгомошные, разнотравные и широколиственные группы ассоциаций. Это говорит о том, что в карстовых ландшафтах также преобладает по площади черничная группа ассоциаций. Особенно это относится к березнякам черничным, возобновляющимся в дренированных местообитаниях карстовых ландшафтов на местах старых гарей.

Таблица 17

Площади групп ассоциаций лесной растительности

Группа ассоциаций	Площадь	
	га	%
Березняки травяно-сфагновые	8,5	0,02
Березняки долгомошные	241,9	0,54
Березняки черничные	4952,5	11,04
Березняки разнотравные	7224,2	16,10
Березняки широколиственные	217,5	0,48
Березняки влажнотравные	96,7	0,22
Ельники сфагновые	418,4	0,93

Группа ассоциаций	Площадь	
	га	%
Ельники долгомошные	1800,4	4,01
Ельники черничные	21964,0	48,95
Ельники разнотравные	1273,7	2,84
Ельники широколиственные	287,5	0,64
Ельники влажнотравные	861,4	1,92
Сосняки сфагновые	639,6	1,43
Сосняки долгомошные	3,2	0,01
Сосняки черничные	4281,3	9,54
Лиственничники разнотравные	93,7	0,21
Осинники разнотравные	501,7	1,12
Всего	44866,2	100

В прошлом растительность заповедника неоднократно подвергалась различным нарушениям – рубкам и пожарам. В основном, пожары возникали на закарстованных ландшафтах, обходя стороной болотистый ЛЭК. Поэтому возобновление здесь начинается с березняков черничных (ассоциация березняк луговиково-зеленомошный). На старых гарях начинают появляться и другие сообщества.

За последние 200 лет на территории заповедника было 11 значительных по площади пожаров. Наиболее крупные из них – 1860, 1913, 1921 и 2004 гг. Анализ распространения гарей показывает, что все они приходятся на закарстованные ландшафты, где дренированность местообитаний достаточно высока, поэтому значительная часть площади свежих гарей занята березняком луговиково-зеленомошным, а не долгомошными ассоциациями. С этим связана и малая площадь долгомошных сообществ на гарях.

Вообще, большая часть их площади приходится на негоревшие территории, то есть они, при отсутствии пожаров, нормально возникают и развиваются на заболоченных морено-ледниковых равнинах. В то же время нельзя сказать, что долгомошные сообщества занимают большие площади. Их распространение связано с лощинами, по которым происходит сток с болот и с небольшими недостаточно дренированными депрессионными формами рельефа на основной поверхности водоразделов.

Лесная растительность Пинежского заповедника представлена 5 формациями: ельниками, березняками, лиственничниками, сосняками, осинниками. В них выделяются следующие группы ассоциаций: сфагновые, травяно-сфагновые, долгомошные, черничные, разнотравные, широколиственные и влажнотравные. В пределах групп ассоциаций растительность разных формаций сходна не только флористически, но и экотопически. Выделенные группы ассоциаций охватывают полный спектр местообитаний экологического пространства, поэтому лесную растительность заповедника можно считать репрезентативной для условий БКП, а сам заповедник рассматривать в качестве ключевой территории для изучения растительности плато.



А



Б



В



Г

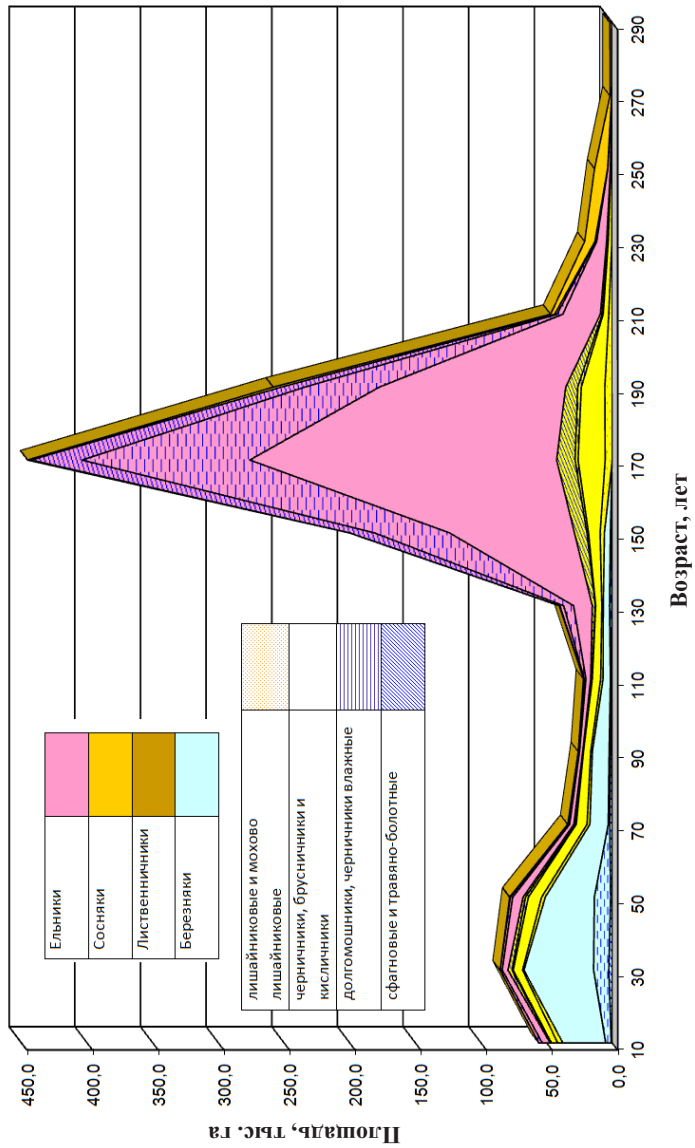


Д

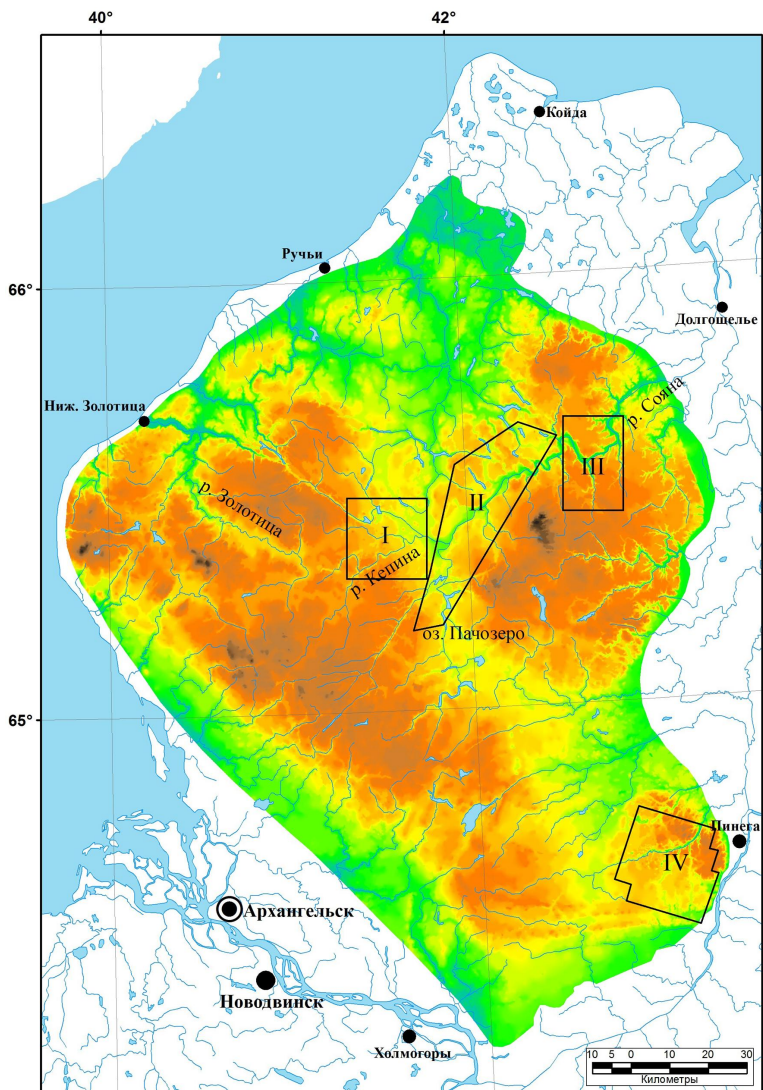


Е

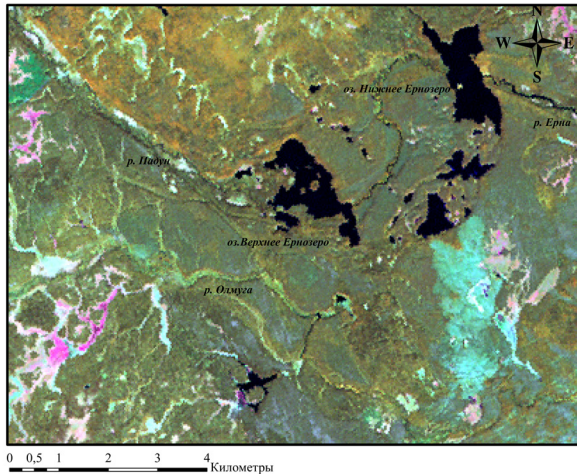
*Ил. 1. Некоторые почвы Беломорско-Кулойского плато:
А – подзолистая почва с микропрофилем подзола;
Б – подзол гумусово-железистый; В – карбо-литозем;
Г – сульфорендзина; Д – бурозем грубогумусированный;
Е – дерново-палево-подзолистая. Фото С.В. Горячкина*



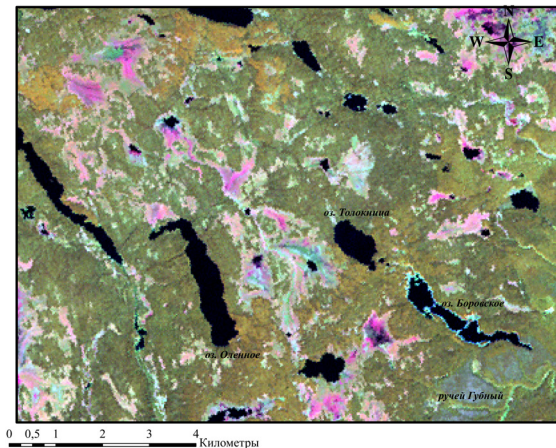
Ил. 2. Характеристика лесов на Беломорско-Кулойском плато



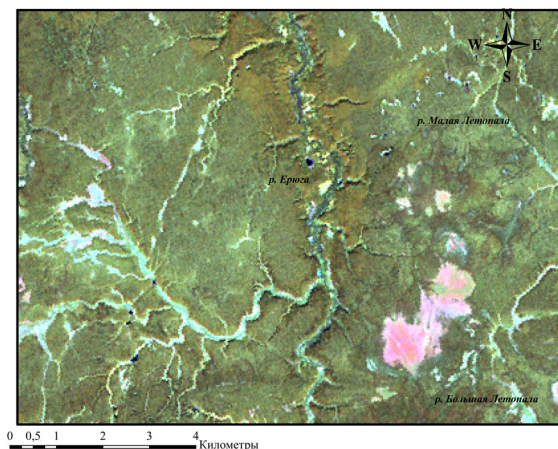
Ил. 3. Схема расположения ключевых участков проведения геоботанических исследований на территории Беломорско-Кулойского плато (I – Кепинский; II – Котужский и III – Летопальский, IV – Пинежский государственный заповедник) (на основе модели рельефа БКП, подготовленной М.Ю. Гофаровым)



Ил. 4. Фрагмент территории Кепинского ключевого участка на космическом снимке Landsat 8, разрешение 30×30 м (хорошо видны гари – небольшой зеленый (свежая) и крупный голубовато-зеленый (более старая) участки неправильной формы)



Ил. 5. Фрагмент территории Котужского ключевого участка на космическом снимке Landsat 8, разрешение 30×30 м (бирюзовая кайма по берегу оз. Боровского – песчаные и галечные участки, обнажившиеся при снижении уровня воды под влиянием карстовых процессов)



Ил. 6. Фрагмент территории Летоपालского ключевого участка на космическом снимке Landsat 8, разрешение 30×30 м (на этом и на представленных выше снимках вытянутые, извилистые или относительно прямые светлые структуры – карстовые лога, такие же структуры малинового цвета – сфагновые болота в карстовых логах, извилистые темные элементы – долины рек и ручьев, темные объекты неправильных очертаний – озера, малиновые пятна неправильной формы – массивы сфагновых болот (пестрые зеленовато-синие участки среди них – олиготрофные грядово-мочажинные комплексы, а ровные зеленые – осоковые и пушицевые ковры и топи), светло-рыжие и рыжие с зеленым зерном участки – массивы березовых лесов, бурые – еловых, серые – сосняков, елово-березовые редколесья выделяются благодаря серо-зеленому с буроватым и рыжеватым зерном цвету, лишайниковые сосняки – серые с сиреневым оттенком, участки с лиственницей – темно-рыжие и рыжевато-бурые)



*Ил. 7. Карстовые лога на территории Кепинского ключевого участка. На склонах хорошо заметна закономерная смена растительных сообществ. Фото *О.В. Сидоровой**



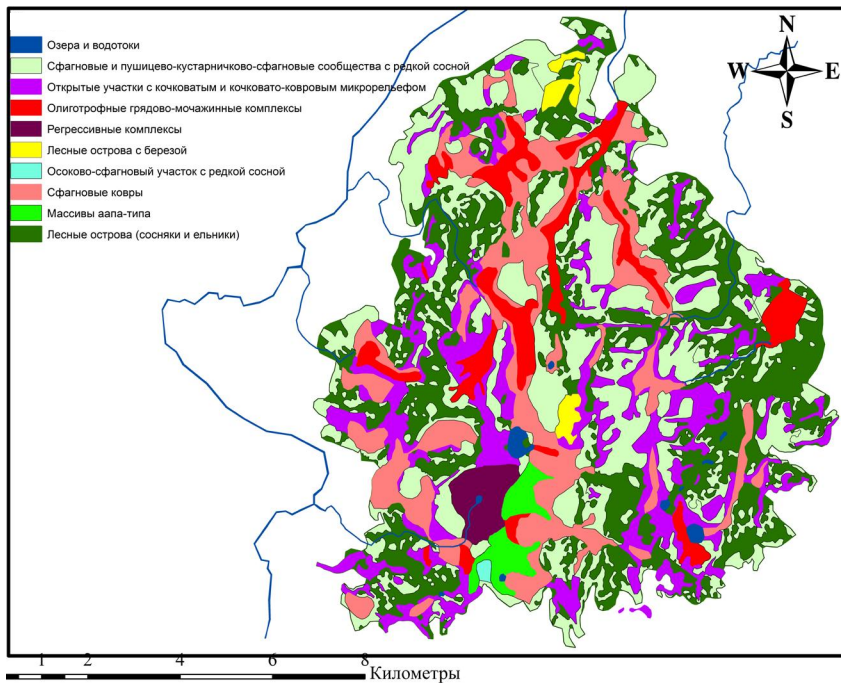
Ил. 8. Контрастность растительности на склонах северной и южной экспозиции. Фото В.Н. Мамонтова



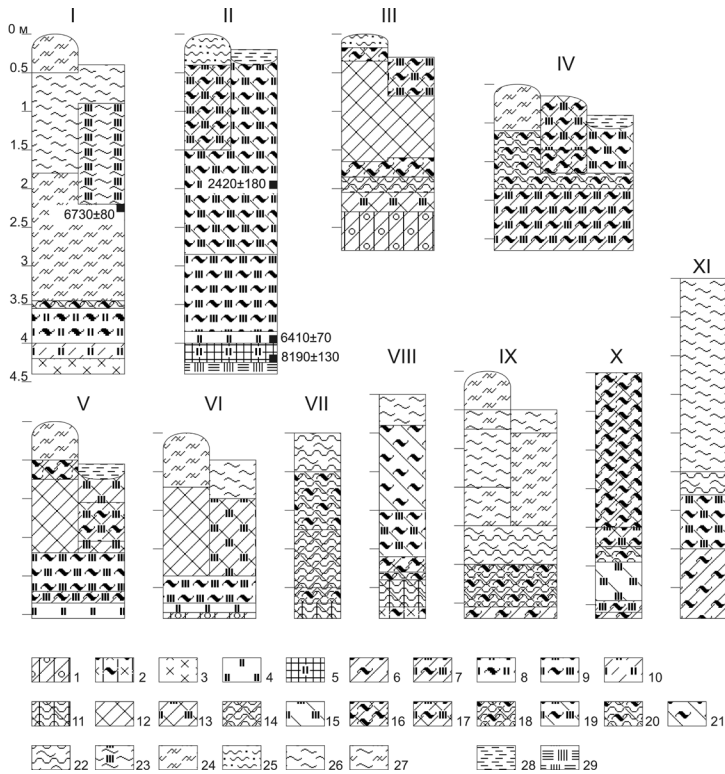
*Ил. 9. Полидоминантные низкотравные разнотравно-злаковые луговые сообщества в карстовых логах Кепинского ключевого участка.
Фото О.В. Сидоровой, В.Н. Мамонтова*



Ил. 10. Пустошные сообщества разных типов с кочковатым микрорельефом. Фото В.Н. Мамонтова



Ил. 11. Карта-схема болотной системы Котуга
 (выполнена на основе космического снимка
 Landsat 8, разрешение 30×30 м)



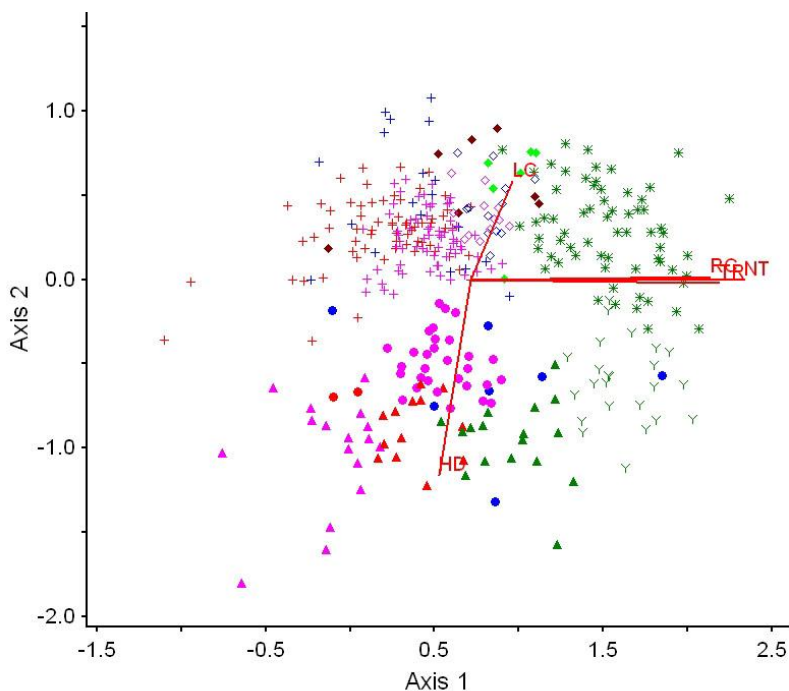
Ил. 12. Строение торфяной залежи на различных участках болотной системы Котуга: I – дистрофный ГМК, II – V – аапа ГМК, VI – ГМК по краю дистрофного участка, VII – олиготрофный ковер по лугу, VIII – олиготрофный ковер, IX – олиготрофный ГМК, X – мезоолиготрофная топь, XI – олиготрофный сфагновый ковер; 1-10 – низинные торфа: 1 – древесно-осоковый, 2 – древесно-хвощово-сфагновый, 3 – хвощовый, 4 – травяной, 5 – сапропелевидный травяной, 6 – осоково-сфагновый, 7 – осоково-шейхцириево-сфагновый, 8 – травяно-сфагновый, 9 – шейхцириево-сфагновый, 10 – травяно-гипновый; 11-21 – переходные торфа: 11 – древесно-пушицевый, 12 – осоковый, 13 – осоково-шейхцириевый, 14 – пушицево-осоковый, 15 – шейхцириевый, 16 – осоково-сфагновый, 17 – осоково-шейхцириево-сфагновый, 18 – пушицево-осоково-сфагновый, 19 – шейхцириево-сфагновый, 20 – пушицево-сфагновый, 21 – сфагновый; 22-28 – верховые торфа: 22 – пушицево-сфагновый, 23 – шейхцириево-сфагновый, 24 – шейхцириево-сфагновый комплексный, 25 – фускум торф, 26 – папиллозум торф, 27 – сфагновый мочажинный, 28 – сфагновый комплексный; 29 – вода, 30 – глина с растительными остатками



Ил. 13. Карстовые лога на территории Летоपालского ключевого участка. Фото Е.Ю. Чураковой, В.Н. Мамонтова



Ил. 14. Полидоминантные высокотравные злаково-разнотравные луговые сообщества на территории Летопальского ключевого участка. Фото Т.Ю. Браславской

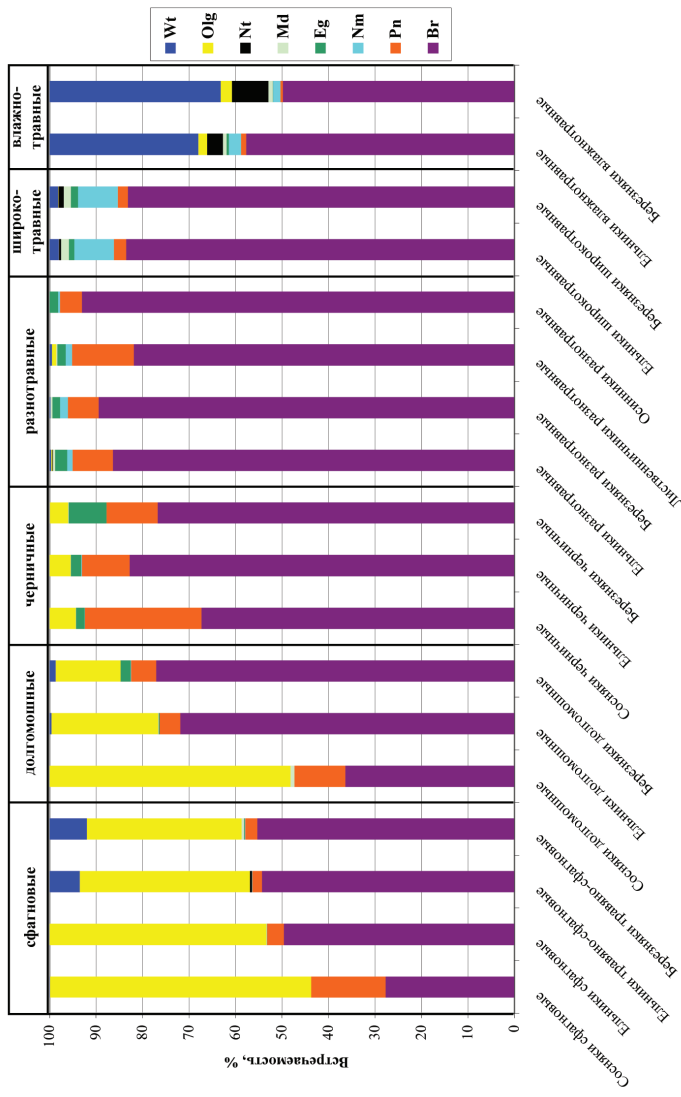


Группы ассоциаций:

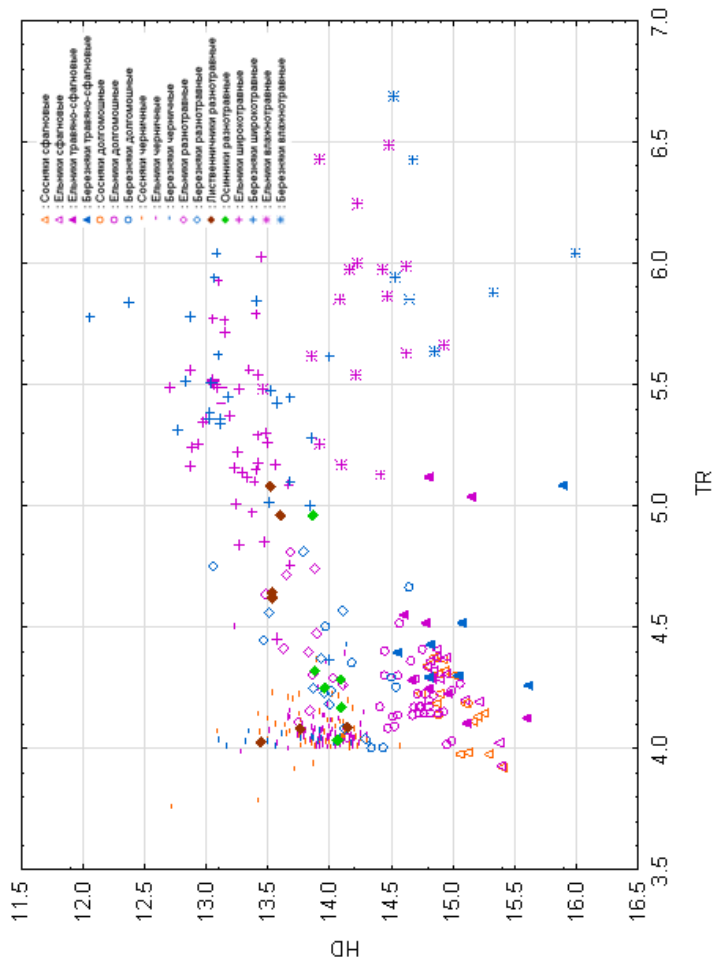
- | | |
|--|-------------------------------------|
| ▲ Березняк и ельники травяно-сфагновые | ◆ Лиственничники разнотравные |
| ▲ Ельники сфагновые | ◆ Осинники разнотравные |
| ▲ Сосняки сфагновые | + Сосняки черничные |
| ● Березняки долгомошные | ◇ Березняки разнотравные |
| ● Ельники долгомошные | ◇ Ельники разнотравные |
| ● Сосняки долгомошные | * Березняки и ельники широкотравные |
| + Березняки черничные | Y Березняки и ельники влажнотравные |
| + Ельники черничные | |

Ил. 15. Распределение групп ассоциаций еловых, сосновых, березовых, осиновых и лиственничных лесов в осях NMS-ординации.

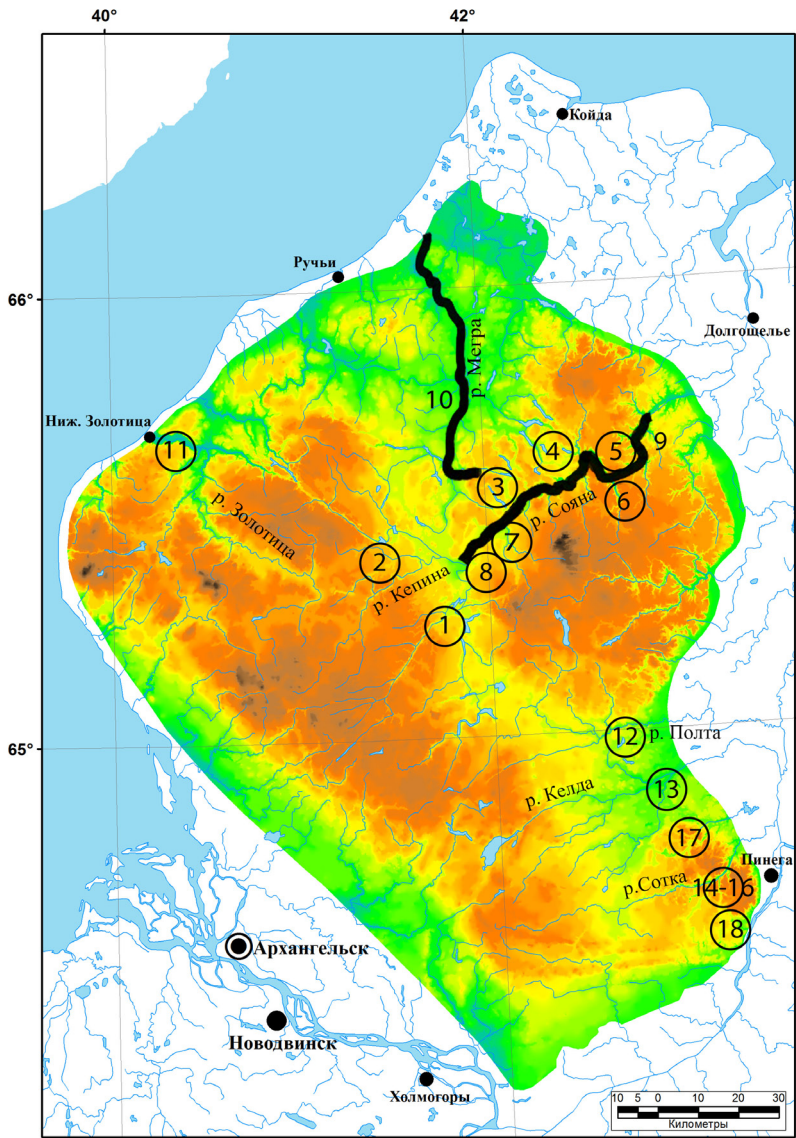
Оси, обозначенные красным цветом, соответствуют экологическим факторам Д.Н. Цыганова: LC – освещенность, RC – кислотность, NT – насыщенность азотом, TR – трофность, HD – увлажненность



Ил. 16. Экологоценотические спектры в группах ассоциаций осинников, лиственничников, сосняков, березняков и ельников. ЭЦ: Wt – водноболотная; Pn – боровая; Olg – олиготрофно-болотная; Nt – нитрофильная; Nm – неморальная; Md – луговая; Eg – опушенная; Br – борреальная



Илл. 17. Ординация описаний лесов в осях основных экологических факторов Д.Н. Цыганова.
 HD – увлажнение, TR – трофность



Ил. 18. Схема расположения участков проведения флористических исследований (на основе модели рельефа БКП, подготовленной М.Ю. Гофаровым)

Глава 3 ФЛОРА БЕЛОМОРСКО-КУЛОЙСКОГО ПЛАТО

3.1. Сосудистые растения

История изучения флоры Беломорско-Кулойского плато (БКП) тесно связана с флористическими исследованиями на Севере европейской части России, она включает 4 этапа, различающихся объемом и методами полевых исследований. Отличительной чертой I этапа (с начала до середины XX века) является общегеографический характер изучения Европейского Севера. Полевые флористические исследования проводились маршрутным методом по северным рекам, таким как Северная Двина, Пинега, Кулой, Сояна, Сотка и др. В результате экспедиций Р.Р. Поле [128], А. Устрецкого [129] и братьев Ал.А. и Ан.А. Федоровых [130] был установлен реликтовый характер флоры гипсовых и известняковых обнажений берегов указанных выше рек. В 1930-е годы экспедиции А.И. Толмачева на р. Пинега и р. Сотка подтвердили богатство бассейнов этих рек реликтовыми видами разных географических связей.

На II этапе (60–70 годы XX века) наряду с традиционным маршрутным методом получил признание новый метод флористических исследований – метод конкретных флор (КФ), разработанный на кафедре ботаники Ленинградского государственного университета А.И. Толмачевым. Этим методом сотрудниками и студентами ЛГУ на территории БКП были изучены 4 конкретные флоры, а именно КФ бассейнов рек Золотицы, Сотки, Полты и Келды.

После организации в 1974 году Пинежского государственного заповедника (ПГЗ) начинается III этап (с конца 1970-х до начала 2000 гг.), характеризующийся направленностью на полную инвентаризацию флоры заповедника. Флористические исследования проводились научными сотрудниками заповедника Н.С. Касаткиной и Е.В. Симачевой. Основные методы работы – маршрутный и ландшафтный. Ландшафтный метод, апробированный Е.В. Симачевой при изучении флоры заповедника, [131], заключается в изучении ландшафта исследуемой территории и выявлении и об-

следовании урочищ, потенциально несущих искомые ботанические объекты. Результатом работ явился аннотированный список флоры ПГЗ [132] и диссертационная работа Е. В. Симачевой [133]. Одновременно с инвентаризацией флоры проходило накопление гербарного фонда, в настоящее время гербарий ПГЗ насчитывает более 3000 листов. После 1988 года изучение редких видов, выявление новых видов флоры на территории заповедника и его охранной зоны проводилось Л. В. Пучниной [134–142].

На IV этапе (с начала 2000 гг. до настоящего времени) благодаря грантовой поддержке возобновились флористические исследования на территории БКП за пределами заповедника. В 2003 году в составе комплексной экспедиции Л. В. Пучниной обследованы флора долины р. Сояны в среднем течении реки. В 2004 году экспедицией Пинежского заповедника было проведено обследование флоры р. Мегры. В дальнейшем, в связи с начавшейся инвентаризацией региональных заказников, были обследованы флоры Соянского заказника (экспедиции ПГУ и САФУ, 2007–2008 и 2011–2014 гг.), заказника «Железные Ворота» и памятника природы «Голубинский карстовый массив» (экспедиции ПГЗ 2007–2008 гг.). В состав экспедиции САФУ входили специалисты ИЭПС УрО РАН (г. Архангельск), ЦЭПЛ РАН (г. Москва) и КарНЦ РАН (г. Петрозаводск). Кроме того, в 2006 году флора восточной части Пинежского заповедника, его охранной зоны и памятника природы «Голубинский карстовый массив» исследовалась сотрудником БИН РАН И. Б. Кучеровым, редкие виды сосудистых растений в долине р. Лаки изучались специалистом ИЭПС УрО РАН С. И. Дровниной [143].

Автор выражает искреннюю благодарность сотрудникам кафедры ботаники, общей экологии и природопользования Института естественных наук и технологий (САФУ) Н. В. Буровой, Е. А. Рай, О. В. Сидоровой, Е. Ю. Чураковой, специалистам ЦЭПЛ РАН Т. Ю. Браславской и КарНЦ РАН С. А. Кутенкову за предоставленные материалы. Особая благодарность сотруднику БИН РАН И. Б. Кучерову за предоставленные материалы, переопределение ряда спорных видов гербария Пинежского государственного заповедника, консультации и ценные замечания по данной публикации.

По районированию, принятому во «Флоре европейской части СССР» [144], вся территория БКП входит в Двино-Печорский флористический район. И. А. Перфильев [23] выделял на БКП два флористических района, проводя границу между ними с северо-запада на юго-восток от средней части Зимнего берега на

верховья реки Кулой. К югу от этой границы территория входила в средне-бореальный флористический район, к северу – в северный бореальный. Согласно флористическому районированию Архангельской области, предложенному В.М. Шмидтом [145], большая часть территории плато, за исключением северной оконечности, лежит в Беломорско-Кулойском флористическом районе. Часть плато к северу от д. Ручьи относится к Несскому флористическому району.

Границы Беломорско-Кулойского флористического района проходят по побережью Белого моря, рек Кулой, Пинега и Северная Двина, включая участки морского побережья и долин вышеуказанных рек. Несмотря на свое размещение в пределах северной тайги, территория данного района отличается повышенным флористическим богатством: по материалам В.М. Шмидта [145] здесь произрастает не менее 750 видов сосудистых растений, из которых только 38 являются литоральными. Но даже за вычетом последних флора района содержит 65 % видов флоры всей области. По мнению В.М. Шмидта [145], Беломорско-Кулойский район является одним из наиболее четко выделяющихся флористических районов области. Территория его исторически стала своеобразным рефугиумом реликтовых и редких видов растений, имеющих самое разное географическое происхождение, время и пути миграции.

В настоящей работе сделана попытка охарактеризовать флору собственно БКП на основе исследований последних лет и литературных данных. В анализ включены литературные сведения по конкретным флорам «Золотица», «Полта», «Келда», «Сотка» [145], отдельные данные (имеющие подтверждение гербарными образцами) по распространению видов на территории БКП [24], результаты флористической инвентаризации заказников и памятника природы [146–149], фондовые [150] и литературные данные [139, 151]. Названия видов приводятся в основном по С.К. Черепанову [32].

Флора района исследований насчитывает 661 вид (включая виды-агрегаты рода *Hieracium*), входящих в 291 род и 86 семейств, что составляет около 60% флоры Архангельской области. В последние годы общий список флоры области, по сравнению с опубликованным в монографии В.М. Шмидта [145], пополнился 18 видами, как правило, это таксоны, не выделявшиеся В.М. Шмидтом в ранг самостоятельного вида, но получившие этот статус в современ-

ной номенклатуре. К «новым» видам следует отнести *Huperzia appressa*, *Picea fennica*, *Potamogeton meinshausenii*, *Anthoxanthum alpinum*, *Calamagrostis pavlovii*, *Poa alpigena*, *Carex pallidula*, *Thalictrum macrophyllum*, *Drosera obovata*, *Cotoneaster antoninae*, *Monotropa hypopitys*, *Lonicera altaica*, *Erigeron politus*, *Hieracium* agg. *aestivum*, *H.* agg. *bifidum*, *H.* agg. *caesium*, *H.* agg. *diaphanoides*, *H.* agg. *vulgatum*. Сведения о произрастании некоторых видов из этого списка на территории области были опубликованы ранее [139, 151]. В то же время ряд таксонов, рассматривавшихся В.М. Шмидтом в ранге вида, учитываются в данной работе как подвиды.

В тройку крупнейших по числу видов семейств флоры БКП входят Asteraceae (65), Cyperaceae (60) и Poaceae (56 видов). Их господство характерно для бореальных флор в целом: так, во флоре Архангельской области [135] эти семейства также возглавляют десятку крупнейших: Asteraceae (115), Poaceae (102), Cyperaceae (85).

Примерное равенство числа представителей осоковых и злаковых, при заметном преобладании последних в пределах области, объясняется меньшим распространением луговой растительности на территории БКП.

В десятку ведущих семейств флоры плато входят, кроме того, Rosaceae (37), Ranunculaceae (34), Caryophyllaceae (29), Scrophulariaceae (27), Salicaceae (23), Fabaceae (23), Orchidaceae (21 вид). Наличие в составе 10 крупнейших семейств Orchidaceae, среди представителей которого велика доля кальцефильных видов, объясняется развитием в пределах плато карстовых процессов с выходом на поверхность гипса и других кальцийсодержащих пород, наличием береговых обнажений; отсутствие среди них семейства Brassicaceae – малонарушенностью территории. Богатство видами остальных семейств следующее – 25 семейств представлено 4 и более видами, 51 семейство – 1–3 видами.

К ведущим родам флоры относятся следующие: *Carex* – 44, *Salix* – 22, *Ranunculus* – 14, *Hieracium* – 12, *Viola* – 12, *Stellaria*, *Potamogeton* и *Rumex* по 10, *Poa* – 9 видов. Сразу несколько родов (*Calamagrostis*, *Alchemilla*, *Veronica*) состоят из 8 видов.

Общий список флоры БКП приведен в таблице 19. В ней представлены сведения о произрастании видов сосудистых растений в следующих районах БКП: участки 1–9 – Соянский биологический заказник, 10 – р. Мегра, 11–14 – КФ отдельных территорий по В.М. Шмидту [145], 15–18 – особо охраняемые природные территории юго-восточной части БКП (ил. 18, цв. вкл.).

Участок 1 – район оз. Суксома, оз. Нижнее Пачозеро, часть бассейна р. Пачуга. Расположен в южной части Соянского биологического заказника в районе слияния р. Солохи и р. Котуги. Участок 2 – район Верхнего Ернозера, расположен в западной части заказника в бассейне р. Олмуги, а также на водоразделах р. Олмуги и р. Кепины и р. Олмуги и р. Ерны. Участок 3 – район оз. Шепетовское, оз. Турецкое, кордона «Пережат», расположен в центральной части заказника на водоразделе р. Сояны и р. Мегры. Участок 4 – район оз. Оленье, оз. Боровское, ручья Губный, расположен в северной части заказника на водоразделе р. Сояны и р. Мегры. Участок 5 – район левобережья р. Сояны, расположен в центральной части заказника ниже бывшей почтовой станции Кучема. Участок 6 – район р. Ерюги, расположен в восточной части заказника на правом берегу р. Сояны в бассейнах ее притоков р. Ерюги и р. Малой Летопалы. Участок 7 – район слияния р. Большая Турья и р. Малая Турья, расположен в центральной части заказника. Участок 8 – крупная болотная система на правобережье Котуги в нижнем ее течении. Участок 9 – долина р. Сояны, включая карстовые лога, выходящие к реке и отдельные участки придолинной зоны шириной до 2 км. Участок 10 – долина р. Мегры, от истока до полевого стационара СевПИНРО (20 км от устья реки), оз. Мегорские. Участок 11 – КФ «Золотица», нижнее течение р. Золотицы и окрестности пос. Нижняя Золотица. Участок 12 – КФ «Полта», часть плато в среднем и нижнем течении р. Полты. Участок 13 – КФ «Келда», часть плато в верхнем и среднем течении р. Келды. Участок 14 – КФ «Сотка», участок местности в верхнем и среднем течении р. Сотки, включая прилегающие к долине реки водоразделы. Участок 15 – Пинежский государственный заповедник (несмотря на некоторое совпадение границ КФ «Сотка» и ПГЗ приводим конкретные флоры территорий отдельно, так же отдельно сведения о флоре этих районов приводятся и в монографии В.М. Шмидта [145]). Участок 16 – охранный зона ПГЗ, территория шириной от 2 до 4 км по периметру заповедника. Участок 17 – заказник «Железные Ворота». Участок 18 – памятник природы «Голубинский карстовый массив».

Из находок последних лет наиболее интересно обнаружение новых для флоры БКП видов: *Thelypteris palustris*, *Sparganium erectum*, *Nardus stricta*, *Carex panicea*, *Salix cinerea*, *Gentiana verna*, *Impatiens noli-tangere*, *Frangula alnus*, *Artemisia tanacetifolia*, отмеченных ранее только в южной части

Беломорско-Кулойского флористического района (окрестности поселков Пинега и Усть-Пинега [144]. Из адвентивных видов флоры впервые на плато отмечены *Elodea canadensis*, *Lamium purpureum*.

Новыми видами для Беломорско-Кулойского флористического района являются *Typha latifolia*, *Rhynchospora alba*, *Orchis militaris*, *Malaxis monophyllos*, *Ranunculus lingua* и *Monotropa hypopitys*, для Несского флористического района – *Hedysarum arcticum*. Пять из этих видов отмечены в Соянском биологическом заказнике, *Typha latifolia* – в тростниковых зарослях и у межозерных проток на оз. Пачозеро (кроме этого, вид отмечен по сырым обочинам лесовозных дорог в охранной зоне ПГЗ), *Rhynchospora alba* – в грядово-мочажинном комплексе на крупных верховых болотах, *Malaxis monophyllos* – на каменистом берегу оз. Боровского, *Ranunculus lingua* – в русле р. Сояны, неподалеку от устья р. Большой Туры. *Orchis militaris* обнаружен в ПГЗ на минеротрофном болоте, *Monotropa hypopitys* – в елово-осиновом разнотравном лесу в охранной зоне заповедника близ п. Голубино, *Hedysarum arcticum* – на известняковых обнажениях склонов в среднем течении р. Мегры. Интересно обнаружение в западной части плато видов, распространение которых в области ограничивается единичными находками (*Dracocephalum ruyschiana*, *Epilobium alsinifolium*, *Gypsophila uralensis* subsp. *pinagensis*), так, *Dracocephalum ruyschiana* на БКП был отмечен ранее только на р. Келде, а *Epilobium alsinifolium* – на р. Сояне.

При анализе географической структуры флоры использованы широтные и долготные группы, принятые в монографии В.М. Шмидта «Флора Архангельской области» [145], при этом все виды объединены в 9 широтных и 8 долготных фракций (табл. 18).

Наиболее многочисленной является бореальная фракция (64,1% флоры). Среди бореальных видов наибольшее распространение имеют виды, относящиеся к евроазиатской (34,3%), циркумбореальной (11,8%) и евроазиатско-американской (9,7%) долготным группам.

Одна из основных особенностей флоры БКП заключается в ее относительном богатстве гипоарктическими, гипоарктоальпийскими, арктическими и арктоальпийскими видами. В целом «северные» фракции составляют 15,9% состава флоры, среди них преобладают виды циркумполярной (5,3%) и евроазиатской (4,1%) долготных фракций. «Северные» фракции содержат в своем составе наибольшее число реликтовых видов, таких как *Tofieldia pusilla*, *Salix recurvigemmis*, *Salix reticulata*, *Minuartia verna*, *Saxifraga aizoides*, *Dryas punctata* и др.

Таблица 18
Географическая структура флоры сосудистых растений Беломорско-Кулойского плато

Широтная группа	Долготная группа											Всего
	Е	ЕА	ЕАМ	ЕААМ	ЦП	ЦБ	АМФ	ПМ				
А	2 (0,3)	2 (0,3)		1 (0,15)	5 (0,75)		1 (0,15)					11 (1,65)
АА	3 (0,45)	7 (1,07)	1 (0,15)	3 (0,45)	10 (1,51)		2 (0,3)					26 (3,93)
ГАА	3 (0,45)	9 (1,36)		6 (0,91)	4 (0,61)		1 (0,15)					23 (3,48)
ГА	8 (1,21)	9 (1,36)		10 (1,51)	16 (2,43)		2 (0,3)					45 (6,81)
Северные в целом	16 (2,43)	27 (4,1)	1 (0,15)	20 (3,02)	35 (5,26)		6 (0,91)					105 (15,89)
Б	51 (7,73)	226 (34,3)	3 (0,45)	64 (9,7)		79 (11,8)	1 (0,15)					424 (64,14)
БН	4 (0,61)	10 (1,51)		4 (0,6)		3 (0,45)						21 (3,18)
Н	7 (1,06)	1 (0,15)		1 (0,15)								9 (1,36)
ЛС	4 (0,61)	13 (1,96)		2 (0,3)								19 (2,87)
ПЛ		29 (4,39)		32 (4,84)		1 (0,15)						83 (12,57)
Всего	82 (12,43)	305 (46,14)	5 (0,75)	123 (18,63)	35 (5,25)	83 (12,56)	7 (1,06)	21 (3,18)			661 (100)	

Примечание. Приведенные данные означают абсолютное число видов, в скобках – в процентах.

Таблица 19

Распространение сосудистых растений на территории Беломорско-Кулойского плато

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
Athyriaceae																				
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth										+				+	+				Б	ЕААМ
<i>Cystopteris dickieana</i> R. Sim									+			+		+	+				ГА	ЦП
<i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh.	+		+							+					+				ПЛ	ПМ
<i>Diplazium sibiricum</i> (Turcz. ex G. Kunze) Kurata			+										+	+	+				Б	ЕА
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
<i>Gymnocarpium roberitatum</i> (Hoffm.) Newm.												+	+	+	+				Б	ЦБ
<i>Rhizomatopteris montana</i> (L.am.) A. Khokhr.									+			+	+	+	+				ГАА	ЦП
Onocleaceae																				
<i>Matteuccia struthiopteris</i> (L.) Todaro										+									Б	ЦБ
Dryopteridaceae																				
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P. Fuchs	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕААМ
<i>Dryopteris expansa</i> (C. Presl) Fraser-Jenk. et Jermy (incl. <i>D. assimilis</i> S. Walker)			+				+		+				+	+	+				БН	ЦБ

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
Thelypteridaceae																				
<i>Phegopteris connectilis</i> (Michx.) Watt (<i>Thelypteris phegopteris</i> (L.) Sloss.)								+			+	+	+	+	+	+		+	БН	ЦБ
<i>Thelypteris palustris</i> (L.) Schott			+																Б	ЕААМ
Aspleniaceae																				
<i>Asplenium viride</i> Huds*												+							Б	ЕААМ
Hypolepidaceae																				
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn													+	+	+			+	ПЛ	ПМ
Ophioglossaceae																				
<i>Ophioglossum vulgatum</i> L.																+			Б	ЕААМ
Botrychiaceae																				
<i>Botrychium lanceolatum</i> (S.G.Gmel.) Angstr*													+						Б	ЕА
<i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw.	+			+					+		+	+	+	+	+			ПЛ	ПМ	
<i>Botrychium multifidum</i> (S.G.Gmel.) Rupr.													+	+	+				Б	ЦБ
<i>Botrychium virginianum</i> (L.) Sw.														+	+				Б	ЦБ
Equisetaceae																				
<i>Equisetum arvense</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	ПЛ	ЦБ
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	ПЛ	ЕААМ

Таксоны	Районы произрастания																		Долг.	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		Шир.
<i>Equisetum hyemale</i> L.	+											+	+	+	+	+	+		Б	ЕААМ
<i>Equisetum palustre</i> L.	+	+	+	+	+	+	+					+	+	+	+	+	+		ПЛ	ЕААМ
<i>Equisetum pratense</i> Ehrh.	+	+	+	+	+	+		+			+	+	+	+	+	+	+		ПЛ	ЕААМ
<i>Equisetum scirpoides</i> Michx.	+	+		+		+						+	+	+	+	+	+		ГА	ЦП
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
Huperziaceae																				
<i>Huperzia appressa</i> (Desv.) A. et D. Löve. (<i>H. selago</i> subsp. <i>selago</i> var. <i>appressum</i> Desv.)															+				ГА	Е
<i>Huperzia selago</i> (L.) Bernh. ex Schrank et Mart.											+		+	+	+				ГА	ЦП
Lycopodiaceae																				
<i>Diphasiastrum alpinum</i> (L.) Holub.											+								АА	ЦП
<i>Diphasiastrum complanatum</i> (L.) Holub.	+	+	+	+	+	+	+		+		+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
<i>Diphasiastrum tristachyum</i> (Pursh) Holub.											+		+						Б	ЕАМ
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	+	+	+	+	+	+	+		+		+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
<i>Lycopodium clavatum</i> L.											+		+	+	+	+	+		Б	ЦБ
<i>Lycopodium dubium</i> Zoega (<i>L. pungens</i> (Desv.) La Pyl. ex IJjm)											+		+	+	+	+	+	+	ГА	ЦП

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
<i>Lycopodium lagopus</i> (Laest.) Zinsert. ex Kuzen. (<i>L. clavatum</i> subsp. <i>monostachyon</i> (Grev. & Hook.) Selander)											+	+		+					ГА	ЕААМ
Selaginellaceae																				
<i>Selaginella selaginoides</i> L. (Link.)	+			+				+			+	+	+	+	+	+			ГАА	ЕААМ
Pinaceae																				
<i>Larix sibirica</i> Ledeb.	+	+	+	+	+	+		+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst.												+	+	+	+	+	+	+	Б	Е
<i>Picea obovata</i> Ledeb.	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Picea x fennica</i> (Regel) Kom.	+	+	+	+	+	+		+	+						+	+	+	+	Б	Е
<i>Pinus sylvestris</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
Cupressaceae																				
<i>Juniperus communis</i> L.	+	+	+	+	+	+		+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕААМ
<i>Juniperus sibirica</i> Burgsd.											+	+	+	+	+	+	+	+	ГАА	ЕА
Thyphaceae																				
<i>Typha latifolia</i> L.	+		+													+			ПЛ	ЕААМ
Sparganiaceae																				
<i>Sparganium angustifolium</i> Michx. (<i>S. affine</i> Schinzl.)										+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА

Продолжение табл. 19

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
<i>Sparganium emersum</i> Rehmman		+										+	+	+	+				ПЛ	ЕААМ
<i>Sparganium erectum</i> L.	+																		ПЛ	ЕА
<i>Sparganium hyperboreum</i> Laest.														+					ГА	ЦП
<i>Sparganium minimum</i> Wallr.											+				+	+	+	Б	ЦБ	
Potamogetonaceae																				
<i>Potamogeton alpinus</i> Balb.											+	+	+	+	+	+			ПЛ	ЕА
<i>Potamogeton friesi</i> Rupr.										+				+					ПЛ	ЕААМ
<i>Potamogeton gramineus</i> L. (<i>P. heterophyllus</i> Schreb.)	+	+									+	+	+	+	+	+			ПЛ	ПМ
<i>Potamogeton lucens</i> L.	+			+				+						+					ПЛ	ЕААМ
<i>Potamogeton x meinshausenii</i> Juz. (<i>Stuckenia fennica</i> (Hagstr.) Holub.)								+										Б		Е
<i>Potamogeton natans</i> L.	+	+							+		+	+	+	+	+	+			ПЛ	ПМ
<i>Potamogeton obtusifolius</i> Mert. et W.D.J.Koch															+	+			ПЛ	ЕААМ
<i>Potamogeton pectinatus</i> L.	+											+	+	+	+	+			ПЛ	ПМ
<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	+								+		+	+	+	+	+	+			ПЛ	ЕААМ
<i>Potamogeton praelongus</i> Wulfen										+		+			+	+			ПЛ	ЕААМ
Juncaginaceae																				
<i>Triglochin maritimum</i> L.									+		+								ПЛ	ЕААМ
<i>Triglochin palustre</i> L.			+					+			+	+	+	+	+				ПЛ	ЕААМ

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
Scheuchzeriaceae																				
<i>Scheuchzeria palustris</i> L.	+		+	+				+	+			+	+	+					Б	ЕААМ
Alismataceae																				
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.										+				+	+				ПЛ	ЕААМ
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.													+						Б	ЕА
Hydrocharitaceae																				
<i>Elodea canadensis</i> Michx.	+																		ПЛ	ЕААМ
<i>Hydrocharis morsuranae</i> L.													+						ПЛ	ЕА
<i>Stratiotes aloides</i> L.											+		+			+			ПЛ	ЕА
Poaceae = Gramineae																				
<i>Agrostis canina</i> L.											+	+	+						Б	ЕААМ
<i>Agrostis gigantea</i> Roth.									+		+	+	+		+				Б	ЕА
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	+										+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.									+		+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.											+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ПБ
<i>Alopecurus geniculatus</i> L.										+									Б	Е
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	+								+		+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	+	+									+	+	+		+				Б	ЕА

Продолжение табл. 19

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
<i>Anthoxanthum alpinum</i> A. et D. Löve) (<i>A. odoratum</i> subsp. <i>alpinum</i> (A. Löve & D. Löve) B. M. G. Jones & Melderis)								+											АА	ЕА
<i>Apera spica-venti</i> (L.) Beauv.															+				Б	ЕА
<i>Arctagrostis latifolia</i> (R. Br.) Griseb.										+									А	ЦП
<i>Avenella flexuosa</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕААМ
<i>Briza media</i> L.												+							Б	Е
<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub.								+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Bromopsis pumpelliana</i> (Scribn.) Holub.												+	+	+	+				ГА	ЕААМ
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth.																+		+	Б	ЕА
<i>Calamagrostis canescens</i> (Weber) Roth.	+	+	+	+	+	+	+				+	+	+	+	+	+			Б	ЕА
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth.	+	+		+	+	+		+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Calamagrostis lapponica</i> (Wahlb.) Hartm.						+				+	+	+	+	+	+				ГА	ЦП
<i>Calamagrostis pavlovii</i> Roshev.															+	+	+	+	Б	ЕА

Таксоны	Районы произрастания																		Долг.	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		Шир.
<i>Calamagrostis neglecta</i> (Ehrh.) Gaertn., C.A.Mey. et Schreb.							+				+	+	+	+	+	+	+		Б	ЦБ
<i>Calamagrostis obtusata</i> Trin.														+	+	+			Б	ЕА
<i>Calamagrostis purpurea</i> (Trin.) Trin. (incl. <i>C. langsdorffii</i> (Link) Trin., <i>C. phragmitoides</i> C.Hartm.)	+	+	+	+	+	+		+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
<i>Dactylis glomerata</i> L.	+							+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	+	+	+	+	+	+		+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
<i>Elymus caninus</i> (L.) L.	+	+	+	+	+	+		+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Elymus fibrosus</i> (Schrenk) Tzvel.												+	+	+	+			+	Б	ЕА
<i>Elymus mutabilis</i> (Drobov) Tzvel.												+	+	+	+		+		ГА	ЕА
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	+								+		+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Festuca brachyphylla</i> Schult. et Schult. f.											+								А	ЦП
<i>Festuca ovina</i> L.	+				+	+		+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Festuca pratensis</i> Huds.								+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Festuca rubra</i> subsp. <i>arctica</i> (Hack.) Govor. (<i>F. richardsonii</i> Hook.)															+	+	+		А	ЦП

Таксоны	Районы произрастания																		Долг.	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		Шир.
<i>Festuca rubra</i> L.	+	+	+	+	+	+	+		+		+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
<i>Glyceria lithuanica</i> (Gorski) Gorski ⁺															+				Б	ЕА
<i>Glyceria notata</i> Chevall. (<i>G. plicata</i> (Fries) Fries)													+		+				Б	ЕА
<i>Hierochloa odorata</i> (L.) Beauv. s.l.	+												+	+	+	+			Б	ЕААМ
<i>Koeleria grandis</i> Bess. ex Gorski	+						+					+	+	+		+		+	Б	Е
<i>Lolium temulentum</i> L.														+					Б	ЕА
<i>Melica nutans</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Milium effusum</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+				+	+	+	+	+	+	+	БН	ЕААМ
<i>Nardus stricta</i> L.			+																Б	Е
<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert								+			+	+	+	+	+	+			Б	ЕААМ
<i>Phleum alpinum</i> L.											+	+	+	+	+				ГАА	ЕААМ
<i>Phleum phleoides</i> (L.) Karst.													+						ЛС	ЕА
<i>Phleum pratense</i> L.			+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	+	+	+	+	+		+					+	+	+	+				ПЛ	ПМ
<i>Poa alpigena</i> Lindm.									+										А	ЦП
<i>Poa alpina</i> L.				+				+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	АА	ЕААМ

Таксоны	Районы произрастания																		Долг.	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		Шир.
<i>Poa annua</i> L.	+							+			+	+	+	+	+	+	+	+	ПЛ	ПМ
<i>Poa nemoralis</i> L.						+				+	+	+	+	+	+	+	+	+	БН	ЕААМ
<i>Poa nemoralis</i> subsp. <i>lapponica</i> (Prokud.) Tzvel.								+							+	+	+	+	АА	Е
<i>Poa palustris</i> L.	+	+		+				+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕААМ
<i>Poa pratensis</i> L.	+					+			+		+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕААМ
<i>Poa pratensis</i> subsp. <i>angustifolia</i> (L.) Dumort.												+	+	+	+	+	+	+	ПЛ	ЕА
<i>Poa remota</i> Forselles ⁺															+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Poa tanfijewii</i> Roshev ⁺											+	+	+	+	+	+	+	+	ГА	Е
<i>Poa trivialis</i> L.											+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Scolochloa festucacea</i> (Willd.) Link														+					Б	ЕААМ
<i>Trisetum sibiricum</i> Rupr.			+	+	+	+	+	+	+			+	+						Б	ЕААМ
Cyperaceae																				
<i>Baeothryon alpinum</i> (L.) Egor. (<i>Trichophorum alpinum</i> (L.) Pers.)	+	+		+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
<i>Baeothryon cespitosum</i> (L.) A.Dietr. (<i>Trichophorum cespitosum</i> (L.) Hartm.)	+		+	+			+			+	+	+	+	+					АА	ЦП
<i>Carex acuta</i> L.								+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА

Таксоны	Районы произрастания																		Долг.	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		Шир.
<i>Carex alba</i> Scop. +								+	+			+		+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Carex appropinquata</i> Schum.			+		+			+	+			+			+				Б	ЕА
<i>Carex aquatilis</i> Wahlenb.	+						+	+		+		+	+	+	+	+		+	Б	ЦБ
<i>Carex atherodes</i> Spreng.	+		+				+	+							+	+			Б	ЕААМ
<i>Carex bohémica</i> Schreb.								+	+			+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Carex brunnescens</i> (Pers.) Poir.								+				+	+	+	+				Б	ЦБ
<i>Carex buxbaumii</i> Wahlenb.				+									+	+	+				Б	ЦБ
<i>Carex capillaris</i> L.								+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕААМ
<i>Carex capitata</i> L.															+				Б	ЦБ
<i>Carex cespitosa</i> L.	+	+	+			+		+			+	+	+	+	+	+	+		Б	ЕА
<i>Carex chondorrhiza</i> Ehrh.	+	+	+	+	+	+	+				+	+	+	+	+				Б	ЦБ
<i>Carex cinerea</i> Poll.						+		+	+		+	+	+	+	+	+	+		Б	ЦБ
<i>Carex diandra</i> Schrank							+	+				+	+	+	+	+	+		Б	ЦБ
<i>Carex digitata</i> L.	+		+		+	+		+				+	+	+	+	+	+	+	Н	Е
<i>Carex dioica</i> L.	+	+	+	+	+	+	+				+				+				Б	ЕА
<i>Carex disperma</i> Dew.		+	+				+								+	+			Б	ЦБ
<i>Carex elongata</i> L.								+			+			+	+	+			Б	ЕА
<i>Carex globularis</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА

Продолжение табл. 19

Таксоны	Районы произрастания																		Долг.	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		Шир.
<i>Carex juncella</i> (Fries) Th.Fries (<i>C. wiluica</i> Meinsh.)	+	+			+			+			+	+	+	+	+				Б	ЕА
<i>Carex leporina</i> L. (<i>C. ovalis</i> Good.)												+	+	+	+				Б	ЕА
<i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh.		+					+			+	+	+	+	+	+	+			Б	ЕААМ
<i>Carex limosa</i> L.	+	+	+	+	+	+	+												Б	ЦБ
<i>Carex loliacea</i> L.	+	+	+	+	+	+		+											Б	ЕААМ
<i>Carex media</i> R.Br.								+		+	+	+	+	+	+	+			Б	ЦБ
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard			+	+				+									+		Б	ЕААМ
<i>Carex omskiana</i> Meinsh.		+										+	+	+					Б	ЕА
<i>Carex ornithopoda</i> Willd.								+				+	+	+	+	+	+		Б	Е
<i>Carex pallescens</i> L.								+			+	+	+	+	+	+	+		Б	ЕААМ
<i>Carex pallidula</i> Harmaja (<i>C. pallens</i> (Frist.) Harmaja, <i>C. digitata</i> subsp. <i>pallens</i> (Frist.) Tzvel.)															+				Б	Е
<i>Carex panicea</i> L.									+										Б	ЕА
<i>Carex pauciflora</i> Lightf.	+		+	+			+			+	+	+	+	+	+	+			Б	ЦБ
<i>Carex paupercula</i> Michx. (<i>C. magellanica</i> subsp. <i>irrigua</i> (Wahlenb.) Hiitonen)	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+			ГА	ЦП

Таксоны	Районы произрастания																		Шир.	Долг.
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		
<i>Carex rhizina</i> Blytt ex Lindblom												+		+	+				БН	Е
<i>Carex rariflora</i> (Wahlenb.) Smith.	+						+	+	*		+								А	ЦП
<i>Carex rhynchophyta</i> C.A.Mey.								+		+	+				+				Б	ЕААМ
<i>Carex rostrata</i> Stokes	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
<i>Carex rotundata</i> Wahlenb.	+	+	+	+			+			+									А	ЕААМ
<i>Carex serotina</i> Merat (<i>C. viridula</i> Michx.) (incl. <i>C. bergrothii</i> Palmgr.)				+				+							+				Б	ЕААМ
<i>Carex tenuiflora</i> Wahlenb.												+							Б	ЕААМ
<i>Carex vaginata</i> Tausch.		+				+		+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
<i>Carex vesicaria</i> L.								+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Carex vulpina</i> L.														+	+				Б	ЕА
<i>Carex ericetorum</i> Poll.								+			+	+	+	+					Б	ЕА
<i>Eleocharis quinqueflora</i> (F.X.Hartm) O. Schwarz															+				Б	ЕААМ
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. et Schult.								+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕААМ
<i>Eleocharis uniglumis</i> (Link) Schult.								+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕААМ

Продолжение табл. 19

Таксоны	Районы произрастания																		Долг.	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		Шир.
<i>Eriophorum angustifolium</i> Honk. (<i>E. polystachion</i> L.)	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+					Б	ЦБ
<i>Eriophorum gracile</i> Koch.			+	+		+						+			+				Б	ЕААМ
<i>Eriophorum latifolium</i> Hoppe							+	+							+				Б	Е
<i>Eriophorum medium</i> Anderss.								+	+		+		+						ГА	ЕААМ
<i>Eriophorum russeolum</i> Fr. ex Hartm.	+	+		+			+			+									ГА	ЕААМ
<i>Eriophorum scheuchzeri</i> Hoppe								+		+					+				АА	ЦП
<i>Eriophorum vaginatum</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+					ГА	ЦП
<i>Rhynchospora alba</i> (L.) Vahl.				+			+												Б	ЕААМ
<i>Scirpus lacustris</i> L.	+		+					+			+	+	+	+					Б	ЕА
<i>Scirpus sylvaticus</i> L.										+									Б	ЕА
<i>Scirpus tabernaemontani</i> C.C.Gmel.												+			+				Б	ЕА
Araceae																				
<i>Calla palustris</i> L.											+				+				Б	ЦБ
Lemnaceae																				
<i>Lemna minor</i> L.										+	+	+	+	+	+	+			ПЛ	ПМ
<i>Lemna trisulca</i> L.	+	+									+	+	+	+	+	+			ПЛ	ПМ

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
Juncaceae																				
<i>Juncus articulatus</i> L. (incl. <i>J. geniculatus</i> Schrank), (<i>J. articulatus</i> subsp. <i>limosus</i> (Vorosh.) Vorosh.)											+		+		+				Б	ЦБ
<i>Juncus bufonius</i> L.											+		+		+				Б	ЦБ
<i>Juncus compressus</i> Jacq.													+						Б	ЕА
<i>Juncus filiformis</i> L.	+	+	+	+	+						+	+	+	+	+				Б	ЦБ
<i>Juncus nodulosus</i> Wahlend.											+		+		+				Б	ЦБ
<i>Luzula multiflora</i> (Ehrh.) Lej. (incl. <i>L. frigida</i> (Buchenaу) Sam. (<i>L. multiflora</i> subsp. <i>frigida</i> (Buchenaу) V. I. Krecz.)									+		+	+	+	+	+				Б	ЕА
<i>Luzula pallescens</i> Sw. (<i>L. pallidula</i> Kirshner)											+	+	+	+	+				Б	ЕА
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	+	+	+	+	+	+			+		+	+	+	+	+				Б	ЕААМ
<i>Luzula sudetica</i> (Willd.) DC.											+				+				АА	Е
Melanthiaceae																				
<i>Tofieldia pusilla</i> (Michx.) Pers.									+			+	+	+	+				АА	ЦП
<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.	+	+	+	+	+	+			+		+	+	+	+	+				Б	ЕА
Liliaceae																				
<i>Gagea granulosa</i> Turcz.												+			+				Б	ЕА
<i>Gagea lutea</i> (L.) Ker.-Gawl ⁺										+									Б	ЕА

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
Alliaceae																				
<i>Allium angulosum</i> L.								+			+								Б	ЕА
<i>Allium schoenoprasum</i> L.	+	+				+		+	+	+	+	+	+	+				+	Б	ЕААМ
Convallariaceae																				
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
Trilliaceae																				
<i>Paris quadrifolia</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	БН	ЕА
Orchidaceae																				
<i>Catypso bulbosa</i> (L.) Oakes ⁺⁺										+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
<i>Coeloglossum viride</i> (L.) Hartm.						+		+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕААМ
<i>Corallorhiza trifida</i> Chftel.						+		+						+	+	+	+	+	Б	ЦБ
<i>Cypripedium calceolus</i> L. ⁺⁺		+						+				+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Dactylorhiza baltica</i> (Klinge) Orlova ⁺⁺								+			+	+	+	+					Б	ЕА
<i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soó s.l.	+	+	+	+	+	+		+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Dactylorhiza incarnata</i> (L.) Soó		+		+		+					+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soó	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Dactylorhiza traunsteineri</i> (Saut.) Soó s.l. ⁺⁺	+			+	+								+	+	+	+	+	+	Б	ЕА

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
<i>Epiractis atrorubens</i> (Hoffm. ex Bernh.) Besser	+				+			+				+	+	+	+	+	+	+	Б	Е
<i>Epiractis helleborine</i> (L.) Crantz +								+	+										Б	ЕА
<i>Hammarbya paludosa</i> (L.) O. Kuntze							+								+				Б	ЕААМ
<i>Goodyera repens</i> (L.) R. Br.								+	+			+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕААМ
<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br.	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Epipogium aphyllum</i> Sw. ++														+	+	+	+		Б	ЕА
<i>Leucorchis albida</i> (L.) E.Mey +		+							+			+			+	+			ГАА	Е
<i>Listera cordata</i> (L.) R. Br.	+	+	+	+	+	+	+			+				+	+	+			Б	ЕААМ
<i>Listera ovata</i> (L.) R. Br.	+	+	+	+	+	+	+		+					+	+				Б	ЦБ
<i>Malaxis monophyllos</i> (L.) Sw.				+															Б	ЕААМ
<i>Orechis militaris</i> L. ++															+				Б	ЕА
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.											+			+	+	+			Б	ЕА
Salicaceae																				
<i>Populus tremula</i> L.	+	+	+	+	+	+	+		+		+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Salix acutifolia</i> Willd.															+			+	Б	ЕА
<i>Salix arbuscula</i> L. +						+			+			+	+	+	+	+	+	+	АА	Е
<i>Salix bebbiana</i> Sarg.								+	+			+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
<i>Salix caprea</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
<i>Salix cinerea</i> L.		+				+													Б	ЕА
<i>Salix dasyclados</i> Wimm.								+			+				+	+		+	Б	ЕА
<i>Salix glauca</i> L.	+	+	+	+		+		+		+	+	+	+	+				+	ГАА	ЦП
<i>Salix hastata</i> L.								+		+	+	+	+	+	+			+	ГАА	ЕА
<i>Salix jensiseensis</i> (Fr. Schmidt) Flod.													+	+	+				Б	ЕА
<i>Salix lapponum</i> L.	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+			ГА	ЕА
<i>Salix myrsinifolia</i> Salisb.	+	+	+		+	+	+	+				+	+	+	+	+	+	+	Б	Е
<i>Salix myrsinites</i> L.								+		+	+	+	+		+				А	Е
<i>Salix myrtilloides</i> L.				+	+	+				+	+	+	+	+	+	+			Б	ЕА
<i>Salix pentandra</i> L.								+		+	+	+		+	+	+		+	Б	ЕА
<i>Salix phyticifolia</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	ГА	ЕА
<i>Salix pyrolifolia</i> Ledeb.					+			+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Salix recurvigemmis</i> A. Skvortsov										+				+	+	+	+	+	АА	ЕА
<i>Salix reticulata</i> L.								+				+	+	+	+	+	+	+	АА	ЕААМ
<i>Salix rosmarinifolia</i> L.												+	+		+	+			Б	ЕА
<i>Salix starkeana</i> Willd.										+			+	+	+	+	+	+	Б	Е
<i>Salix triandra</i> L.										+	+			+				+	Б	ЕА
<i>Salix viminalis</i> L.								+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
Betulaceae																				
<i>Alnus incana</i> (L.) Moench	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	Е
<i>Betula humilis</i> Schrank	+	+	+	+	+			+	+			+	+	+	+				Б	ЕА
<i>Betula nana</i> L. (incl. <i>B. tundrae</i> Perfl.)	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+			ГАА	ЕААМ
<i>Betula pendula</i> Roth	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Betula pubescens</i> Tausch	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Betula pubescens</i> Ehrh. subsp. <i>czerepanovii</i> (N.I. Orlova) Hämet-Ahti (<i>B. czerepanovii</i> Orlova)	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+			+					ГА	АМФ
Urticaceae																				
<i>Urtica dioica</i> L.	+		+	+	+	+			+		+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕААМ
<i>Urtica sondenii</i> (Simm.) Avror. ex Geltm.											+								Б	Е
<i>Urtica urens</i> L.											+	+	+	+					Б	ЕА
Polygonaceae																				
<i>Bistorta major</i> Gray (<i>Polygonum bistorta</i> L.)	+	+	+	+	+	+	+	+				+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕААМ
<i>Bistorta vivipara</i> (L.) Gray (<i>Polygonum viviparum</i> L.)					+		+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	АА	ЦП

Таксоны	Районы произрастания																		Долг.	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		Шир.
<i>Fallopia convolvulus</i> (L.) A. Löve (<i>Polygonum convolvulus</i> L.)											+								Б	ЦБ
<i>Persicaria amphibia</i> (L.) Gray (<i>Polygonum amphibia</i> L.)	+	+						+			+	+	+	+	+	+			Б	ЦБ
<i>Persicaria lapathifolia</i> (L.) Gray (<i>Polygonum lapathifolium</i> L.)															+				Б	ЕА
<i>Polygonum aviculare</i> L.		+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		ПЛ	ПМ	
<i>Rumex acetosa</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ	
<i>Rumex acetosa</i> L. subsp. <i>fontano-paludosus</i> (Kalela) Hyl. (<i>R. fontano-paludosus</i> Kalela)							+													
<i>Rumex acetosella</i> L.										+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ	
<i>Rumex aquaticus</i> L.	+	+						+				+	+	+	+	+	+	Б	ЕА	
<i>Rumex crispus</i> L.			+	+		+	+	+	+	+	+							Б	ЦБ	
<i>Rumex confertus</i> Willd.	+											+						Б	ЕА	
<i>Rumex longifolius</i> DC.												+						Б	ЕА	
<i>Rumex maritimus</i> L.													+					ЛС	ЕА	
<i>Rumex obtusifolius</i> L.												+	+					БН	Е	
<i>Rumex pseudonatronatus</i> (Borb.) Borb. ex Murb.										+								Б	ЕА	
<i>Rumex thyrsiflorus</i> Fingerh.										+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА	

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
Chenopodiaceae																				
<i>Chenopodium album</i> L.										+	+	+	+	+	+			+	ПЛ	ПМ
Portulacaceae																				
<i>Monita fontana</i> L.										+									ГА	ЕААМ
Caryophyllaceae																				
<i>Arenaria pseudofrigida</i> (Ostenf. & Dahl) Juz. ex Schischk.								+				+							А	АМФ
<i>Arenaria serpyllifolia</i> L.											+		+						Б	ЕААМ
<i>Cerastium arvense</i> L.												+							Б	ЕААМ
<i>Cerastium holosteoides</i> Fries (C. caespitosum Gilib.) (incl. C. scandicum (H. Gartner) Kuzen.)								+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	ПЛ	ПМ
<i>Cerastium jensejense</i> Hult.								+		+									ГА	ЕААМ
<i>Coccyganthe flos-cuculi</i> (L.) Four. (Coronaria flos-cuculi (L.) R. Br.)								+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Dianthus deltooides</i> L.											+	+							Б	ЕА
<i>Dianthus superbus</i> L.		+						+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Gypsophila uralensis</i> Less. subsp <i>pingensis</i> (Perf) Kamelin ⁺								+						+					ГА	Е
<i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke								+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
<i>Minuartia verna</i> (L.) Heim								+						+	+				ГАА	ЕА
<i>Moehringia lateriflora</i> (L.) Fenzl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
<i>Oberna behen</i> (L.) Ikonn. (<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Gareke, <i>S. cucubalus</i> Wib.)	+							+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕААМ
<i>Sagina nodosa</i> (L.) Fenzl								+			+								Б	ЦБ
<i>Sagina saginoides</i> (L.) Karst.											+								АА	ЦП
<i>Sagina procumbens</i> L.											+			+	+			+	ПЛ	ПМ
<i>Silene tatarica</i> (L.) Pers.											+							+	ЛС	Е
<i>Spargula arvensis</i> L. s.l.																			ПЛ	ЕААМ
<i>Spargula sativa</i> Boenn.												+	+	+					Б	ЕА
<i>Stellaria bungeana</i> Fenzl								+			+	+	+	+	+			+	Б	ЕА
<i>Stellaria cahycantha</i> (Ledeb.) Bong.								+					+	+	+				ГА	ЕААМ
<i>Stellaria crassifolia</i> Ehrh.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				ГА	ЕААМ
<i>Stellaria graminea</i> L.	+					+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Stellaria hebecalyx</i> Fenzl											+								Б	ЕА
<i>Stellaria holostea</i> L.														+	+				БН	ЕА
<i>Stellaria longifolia</i> Muehl. ex Willd.								+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.											+	+	+	+	+				ПЛ	ПМ

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
<i>Stellaria nemorum</i> L.						+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Н	Е
<i>Stellaria palustris</i> Retz.	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
Nymphaeaceae																				
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith		+	+	+		+		+		+	+	+	+	+	+	+			ПЛ	ЕА
<i>Nuphar pumila</i> (Timm) DC ⁺															+				Б	ЕА
<i>Nymphaea candida</i> J. et C. Presl ⁺			+							+	+	+	+	+	+	+			Б	ЕА
<i>Nymphaea tetragona</i> Georgi												+			+				Б	ЕААМ
Ceratophyllaceae																				
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	+								+	*				+					ПЛ	ЕААМ
Paeoniaceae																				
<i>Paeonia anomala</i> L. ⁺						+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		Б	ЕА
Ranunculaceae																				
<i>Aconitum septentrionale</i> Koelle (<i>A. excelsum</i> Reichenb.)	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Actaea erythrocarpa</i> Fisch.			+			+		+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕААМ
<i>Actaea spicata</i> L.									+	*			+	+	+	+	+	+	Н	Е
<i>Anemone altaica</i> Fisch ex C.A. Mey ⁺													+						Б	ЕА
<i>Anemone sylvestris</i> L.		+	+			+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	ЛС	ЕА
<i>Atragene sibirica</i> L.	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
<i>Batrachium circinatum</i> (Sibth.) Spach (<i>B. foeniculaceum</i> (Gilib.) V. Krecz.)												+	+	+					Б	ЕААМ
<i>Batrachium kauffmannii</i> (Clerc) V. Krecz.	+							+				+	+	+	+				Б	ЦБ
<i>Batrachium trichophyllum</i> (Chaix) Bosch										+		+	+		+				Б	ЦБ
<i>Caltha palustris</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕААМ
<i>Delphinium elatum</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill. ⁺	+	+					+					+	+	+					ЛС	Е
<i>Ranunculus acris</i> L.	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
<i>Ranunculus auricomus</i> L.									+			+	+	+	+				Б	ЕА
<i>Ranunculus cassubicus</i> L.									+										Н	Е
<i>Ranunculus glabriusculus</i> Rupr.												+	+		+				ГА	ЕА
<i>Ranunculus gmelinii</i> DC.												+		+					ГА	ЕААМ
<i>Ranunculus lapponicus</i> L.	+		+	+			+				+		+	+	+	+	+	+	ГА	ЦП
<i>Ranunculus lingua</i> L.							+												Б	ЕА
<i>Ranunculus monophyllus</i> Ovcz.		+				+			+				+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Ranunculus polyanthemus</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Ranunculus borealis</i> Trautv. (<i>R. subborealis</i> Tzvel)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	ГА	ЕА

Таксоны	Районы произрастания																		Долг.	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		Шир.
<i>Ranunculus repens</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Ranunculus reptabundus</i> Rupr.												+	+	+					ГА	Е
<i>Ranunculus reptans</i> L.											+	+	+	+	+			+	Б	ЕААМ
<i>Ranunculus sceleratus</i> L.											+	+	+	+	+				Б	ЦБ
<i>Thalictrum alpinum</i> L.															+				АА	ЦП
<i>Thalictrum aquilegifolium</i> L.												+							Н	Е
<i>Thalictrum flavum</i> L.	+	+	+	+	+	+	+		+				+						Б	ЕА
<i>Thalictrum lucidum</i> L.												+							Б	Е
<i>Thalictrum macrophyllum</i> V. Boczantzeva (<i>T. minus</i> subsp. <i>macrophyllum</i> (V. Boczantzeva) Крупкона)															+				Б	ЕА
<i>Thalictrum minus</i> L. subsp. <i>kemense</i> (Fries) Cajand. (<i>T. kemense</i> (Fries) W.D.J. Koch)						+			+			+	+	+	+	+	+		Б	ЕА
<i>Thalictrum simplex</i> L.	+				+	+			+		+	+	+	+	+	+	+		Б	ЕА
<i>Trollius europaeus</i> L.	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	Е
Fumariaceae																				
<i>Corydalis solida</i> (L.) Clairv. ⁺											+				+	+	+	+	Н	Е
<i>Corydalis capnoides</i> (L.) Pers. ⁺															+	+	+	+	Б	ЕА

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
Brassicaceae = Cruciferae																				
<i>Arabis gerardii</i> (Besser) W.D.J. Koch															+				Б	ЕА
<i>Arabis sagittata</i> (Bertol.) DC.												+	+	+	+				ЛС	ЕААМ
<i>Barbarea stricta</i> Andr.											+	+	+	+					Б	ЕА
<i>Barbarea vulgaris</i> R. Br.		+									+	+	+	+					Б	Е
<i>Bunias orientalis</i> L.												+	+	+					ПЛ	ЕА
<i>Brassica campestris</i> L.											+	+	+	+					ПЛ	ЕААМ
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medikus									+		+	+	+	+	+		+		ПЛ	ПМ
<i>Cardamine amara</i> L.									+		+	+	+	+	+				Б	ЕА
<i>Cardamine dentata</i> Schult.		+							+		+	+	+	+	+				Б	ЦБ
<i>Cardamine pratensis</i> L.		+							+		+	+	+	+					Б	ЦБ
<i>Descurainia sophia</i> (L.) Webb ex Prantl													+						ПЛ	ЕААМ
<i>Erysimum cheiranthoides</i> L.									+			+	+	+	+				ПЛ	ЕААМ
<i>Erysimum hieracifolium</i> L.									+		+	+	+	+	+			+	Б	ЕААМ
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Besser														+					Б	ЕА
<i>Rorippa palustris</i> (L.) Besser											+	+	+	+	+		+		ПЛ	ЕААМ
<i>Rorippa sylvestris</i> (L.) Besser											+								ПЛ	ЕА
<i>Raphanus raphanistrum</i> L.												+	+						Б	ЕА

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
<i>Sinapis arvensis</i> L.													+						ПЛ	ЕА
<i>Thlaspi arvense</i> L.											+	+	+	+					ПЛ	ЕААМ
<i>Turritis glabra</i> L.											+				+				Б	ЕА
Droseraceae																				
<i>Drosera anglica</i> Huds.	+		+	+	+			+			+					+			Б	ЦБ
<i>Drosera</i> × <i>obovata</i> Mert. et Koch															+				Б	ЦБ
<i>Drosera rotundifolia</i> L.	+	+	+	+	+	+	+				+	+	+	+	+				Б	ЦБ
Crassulaceae																				
<i>Sedum telephium</i> L. (incl. <i>Sedum purpureum</i> (L.) Schult.)				+		+								+					Б	ЕА
<i>Sedum acre</i> L.															+				ПЛ	ЕААМ
Parnassiaceae																				
<i>Parnassia palustris</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
Saxifragaceae																				
<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.	+	+	+	+	+	+	+				+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Saxifraga aizoides</i> L. +						+								+	+	+			АА	АМФ
<i>Saxifraga hirculus</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+			ГА	ЦП
Grossulariaceae																				
<i>Ribes hispidulum</i> (Jancz.) Pojark.											+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Ribes nigrum</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
<i>Ribes rubrum</i> L.						+		+				+							Б	ЕА
<i>Ribes spicatum</i> Robson (<i>R. pubescens</i> (C. Hartm.) Hedl.)	+	+	+	+	+	+		+				+	+	+	+		+		Б	Е
Rosaceae																				
<i>Alchemilla acutiloba</i> Opiz											+				+				Б	Е
<i>Alchemilla baltica</i> Sam. ex Juz.												+					+		Б	Е
<i>Alchemilla glabriformis</i> Juz.											+								ГА	Е
<i>Alchemilla glomerulans</i> Bus.									+										АА	ЕАМ
<i>Alchemilla hirsuticaulis</i> H. Lindb.															+				Б	ЕА
<i>Alchemilla monticola</i> Opiz													+	+	+				Б	ЕА
<i>Alchemilla murbeckiana</i> Buser											+	+		+	+				АА	ЕА
<i>Alchemilla subcrenata</i> Buser									+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	Е
<i>Comarum palustre</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
<i>Cotoneaster</i> × <i>antoninae</i> Juz. ex Orlova																+		+	ГА	Е
<i>Cotoneaster melanocarpus</i> Fisch. ex Blytt								+				+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Cotoneaster uniflorus</i> Bunge	+				+	+	+	+				+	+	+	+		+		ГАА	ЕА
<i>Dryas octopetala</i> L. ⁺												+	+	+	+	+	+	+	АА	ЦП
<i>Dryas punctata</i> Juz. ⁺												+	+	+	+	+	+	+	АА	ЕА
<i>Filipendula denudata</i> (J. et C. Presl) Fritsch											+	+	+	+	+				БН	Е

Продолжение табл. 19

Таксоны	Районы произрастания																		Шир.	Долг.
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	БН	ЕА
<i>Fragaria vesca</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Geum rivale</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕААМ
<i>Radus avium</i> Mill. (<i>P. racemosa</i> (Lam.) Gilib.)	+				+			+			+	+	+	+	+	+	+	+	БН	ЕА
<i>Potentilla anserina</i> L.								+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
<i>Potentilla crantzii</i> (Crantz) C. Beck ex Fritsch														+					ГАА	АМФ
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.										+	+	+	+						Б	ЕА
<i>Potentilla goldbachii</i> Rupr. (<i>P. thuringiaca</i> Bernh.)												+	+						Б	ЕА
<i>Potentilla impolita</i> Wahlenb. (<i>P. inclinata</i> Vïll.)										+		+	+						ЛС	ЕА
<i>Potentilla intermedia</i> L.												+							Б	Е
<i>Potentilla norvegica</i> L.												+	+	+	+				Б	ЕА
<i>Rosa acicularis</i> Lindl.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕААМ
<i>Rosa majalis</i> Herm. (<i>R. cinnamomea</i> L.)					+			+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Rubus arcticus</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	ГА	ЕААМ
<i>Rubus chamaemorus</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	ГА	ЦП
<i>Rubus humilifolius</i> C.A. Mey.	+	+	+									+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
<i>Rubus idaeus</i> L.	+	+	+	+	+	+		+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Rubus saxatilis</i> L.	+	+	+	+	+	+		+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.								+			+	+	+	+			+		Б	ЕААМ
<i>Sorbus aucuparia</i> L. s.l.	+	+	+	+	+	+		+			+	+	+	+	+	+	+	+	ГА	ЕА
<i>Sorbus sibirica</i> Hedl.											+			+	+	+			Б	ЕА
<i>Spiraea media</i> Schmidt														+	+				Б	ЕА
Fabaceae = Leguminosae																				
<i>Amoria hybrida</i> (L.) C. Presl (<i>Trifolium hybridum</i> L.)											+	+	+	+	+				Б	Е
<i>Amoria montana</i> (L.) Soják (<i>Trifolium montanum</i> L.)												+							ЛС	Е
<i>Amoria repens</i> (L.) C. Presl (<i>Trifolium repens</i> L.)	+	+	+	+	+			+			+	+	+	+	+	+	+	+	ПЛ	ЕА
<i>Anthyllis arenaria</i> (Rupt.) Juz.												+	+	+					Б	Е
<i>Anthyllis macrocephala</i> Wend.												+							Б	Е
<i>Astragalus arenarius</i> L.*												+	+	+					Б	Е
<i>Astragalus danicus</i> Retz.	+							+			+	+	+	+	+	+	+	+	ЛС	ЕА
<i>Astragalus frigidus</i> (L.) A. Gray	+			+				+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	ГАА	ЕА
<i>Astragalus gorczakovii</i> L.I. Vassiljeva (<i>A. uralensis</i> Litv., <i>A. australis</i> auct. Lam) ⁺												+							ГАА	ЕА

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
<i>Astragalus subpolaris</i> Boriss. et Schischk.															+				А	ЦП
<i>Chrysoaspis spadicea</i> (Poll.) Greene (<i>Trifolium spadiceum</i> L.)											+	+	+						ПЛ	ЕА
<i>Hedysarum alpinum</i> L.								+			+	+	+			+			ЛС	ЕА
<i>Hedysarum arcticum</i> B.Fedtsch.									+				+			+			А	ЕА
<i>Lathyrus palustris</i> L.	+			+				+	+		+	+	+			+			ПЛ	ЕА
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+			+			ПЛ	ЕА
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+			+			БН	ЕА
<i>Lotus dhvinensis</i> Min. et Ulle																		+	Б	Е
<i>Oxytropis sordida</i> (Willd.) Pers. +								+					+			+			А	ЕА
<i>Trifolium medium</i> L.								+				+	+			+			ПЛ	ЕА
<i>Trifolium pratense</i> L.	+	+	+	+	+			+	+		+	+	+			+			ПЛ	ЕА
<i>Vicia cracca</i> L.	+	+	+	+				+	+		+	+	+			+			Б	ЕА
<i>Vicia sepium</i> L.			+					+	+		+	+	+			+			Б	ЕА
<i>Vicia sylvatica</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+			+			Б	ЕА
Geraniaceae																				
<i>Geranium albiflorum</i> Ledeb.			+									+							ГАА	ЕА
<i>Geranium palustre</i> L.										+									Б	Е
<i>Geranium pratense</i> L.												+							Б	ЕА

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
<i>Geranium sylvaticum</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+			Б	ЕА
Oxalidaceae																				
<i>Oxalis acetosella</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕААМ
Polygalaceae																				
<i>Polygala amarella</i> Crantz	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	Е
<i>Polygala vulgaris</i> L.	+	+			+			+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	Е
Euphorbiaceae																				
<i>Euphorbia borodini</i> Sambuk														+					Б	Е
<i>Euphorbia virgata</i> Waldst. et Kit.												+						+	ЛС	ЕА
Callitricheae																				
<i>Callitriche hermaphroditica</i> L. (<i>C. autumnalis</i> L.)											+		+	+		+			Б	ЦБ
<i>Callitriche palustris</i> L. (<i>C. verna</i> L.)												+	+	+	+				Б	ЦБ
Empetraceae																				
<i>Empetrum hermaphroditum</i> Hagerup	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	ГА	ЦП
<i>Empetrum nigrum</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	ГАА	ЦП
Balsaminaceae																				
<i>Impatiens noli-tangere</i> L.																+			БН	ЕААМ

Продолжение табл. 19

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
Rhamnaceae																				
<i>Frangula alnus</i> Mill.															+				БН	ЕА
Hypericaceae																				
<i>Hypericum maculatum</i> Crantz										+	+	+	+	+	+			+	ПЛ	ЕА
Violaceae																				
<i>Viola arvensis</i> Murr.												+							Б	ЕААМ
<i>Viola biflora</i> L.								+		+				+					ГАА	ЕА
<i>Viola canina</i> L. s.l.		+						+		+		+	+	+				+	Б	ЕА
<i>Viola collina</i> Besser		+				+		+			+	+	+	+				+	Б	ЕА
<i>Viola epipsila</i> Ledeb.		+						+		+	+	+	+	+				+	Б	ЕА
<i>Viola mauritii</i> Tepl. +												+	+	+	+			+	Б	ЕА
<i>Viola mirabilis</i> L.		+						+				+	+	+	+			+	Н	ЕА
<i>Viola palustris</i> L.		+	+	+				+		+		+							Б	Е
<i>Viola riviniana</i> Reichenb.															+		+	+	Б	Е
<i>Viola rupestris</i> F.W. Schmidt								+				+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Viola rupestris</i> subsp. <i>glaberrima</i> (Murb.) V. Nikitin, (<i>V. sergievskiae</i> Tzvel.)												+	+	+	+			+		
<i>Viola tricolor</i> L.		+						+		+	+	+	+	+	+			+	Б	ЕА

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
Thymelaeaceae																				
<i>Daphne mezereum</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	БН	ЕА
Onagraceae																				
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
<i>Epilobium alsinifolium</i> Vill.	+							+	+										ГАА	Е
<i>Epilobium davuricum</i> Fisch. ex Hornem.								+	+										АА	ЕА
<i>Epilobium montanum</i> L.									+						+				Б	ЕА
<i>Epilobium palustre</i> L.		+		+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
<i>Epilobium roseum</i> Schreb.															+				Б	Е
Haloragaceae																				
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.									+		+	+	+	+	+	+	+	+	ПЛ	ПМ
<i>Myriophyllum verticillatum</i> L.	+											+	+	+	+	+	+	+	ПЛ	ПМ
Hippuridaceae																				
<i>Hippuris vulgaris</i> L.	+	+	+	+	+		+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
Apiaceae = Umbelliferae																				
<i>Aegopodium podagraria</i> L.										+	+	+	+	+	+	+	+	+	БН	ЕА
<i>Angelica archangelica</i> L.	+					+				+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	Е
<i>Angelica sylvestris</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА

Таксоны	Районы произрастания																		Долг.	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		Шир.
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	+	+	+	+	+	+		+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	Е
<i>Carum carvi</i> L.														+	+	+		+	Б	ЕА
<i>Cenolophium denudatum</i> (Hornem.) Tutin											+							+	Б	ЕА
<i>Chaerophyllum prescottii</i> DC. (<i>Chaerophyllum bulbosum</i> subsp. <i>prescottii</i> (DC.) Nyman)										+	+	+	+	+	+			+	Б	ЕА
<i>Cicuta virosa</i> L.								+			+	+	+	+	+				Б	ЕА
<i>Kadenia dubia</i> (Schkuhr) Lavrova et V. Tichom. (<i>Cnidium dubium</i> (Schkuhr) Thell.)										+									Б	ЕА
<i>Contioselinum tataricum</i> Hoffm. (<i>C. vaginatum</i> Thell.)	+				+	+		+			+	+	+	+	+	+	+		Б	ЕА
<i>Heracleum sibiricum</i> L.								+			+	+	+	+	+	+		+	Б	ЕА
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.								+				+	+	+	+	+		+	III	ЕА
<i>Pleurospermum uralense</i> Hoffm.									+						+	+		+	Б	ЕА
<i>Seseli condensatum</i> (L.) Reichenb. fil. (<i>Libanotis condensata</i> (L.) Crantz)															+				Б	ЕА
<i>Sium latifolium</i> L.								+				+	+	+	+				Б	ЕА

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
<i>Thyselium palustre</i> (L.) Raf. (<i>Calestania palustris</i> (L.) K.-Pol., <i>Peucedanum</i> <i>palustre</i> (L.) Moench)	+	+	+	+	+	+	+				+	+	+	+	+				Б	ЕА
Cornaceae																				
<i>Chamaeperichymentum suecicum</i> (L.) Aschers. et Graebn. (<i>Cornus</i> <i>suecica</i> L.)	+	+	+	+	+	+					+	+	+	+	+	+			ГА	АМФ
Pyrolaceae																				
<i>Moneses uniflora</i> (L.) A. Gray	+					+					+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
<i>Orthilia obtusata</i> (Turcz.) H. Hara (<i>O. secunda</i> subsp. <i>obtusata</i> (Turcz.) Böcher)								+			+	+	+	+			+	+	ГА	ЕА
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House (<i>Ramischia secunda</i> (L.) Garcke)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
<i>Pyrola chlorantha</i> Sw.											+			+	+	+	+	+	Б	ЕААМ
<i>Pyrola media</i> Sw.										+	+	+					+	+	Б	ЕА
<i>Pyrola minor</i> L.	+		+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
Ericaceae																				
<i>Andromeda polifolia</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng.							+		+		+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
<i>Arctous alpina</i> (L.) Nied.	+							+			+			+	+	+	+	+	АА	ЦП
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	+	+	+	+				+		+		+	+	+	+	+	+	+	Б	АМФ
<i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench	+	+	+	+	+		+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
<i>Ledum palustre</i> L.	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	ЦЛ	ЕААМ
<i>Monotropa hypopitys</i> L. (<i>Hypopitys monotropa</i> Crantz)															+				Б	Е
<i>Oxycoccus microcarpus</i> Turcz. ex Rupr.	+	+	+	+				+			+	+	+	+	+	+	+	+	ГА	ЦП
<i>Oxycoccus palustris</i> Pers.	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕААМ
<i>Vaccinium uliginosum</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	ГА	ЦП
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
Primulaceae																				
<i>Androsace filiformis</i> Retz.									+						+				Б	ЕА
<i>Cortusa matthioli</i> L.	+							+		+		+							Б	ЕА
<i>Lysimachia nummularia</i> L.																			Б	ЕАМ
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.								+		+				+	+	+	+	+	Б	ЕА

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
<i>Naumburgia thyrsiflora</i> (L.) Reichenb.	+							+			+	+	+	+	+				Б	ЦБ
<i>Tridentalis europaea</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕААМ
Gentianaceae																				
<i>Gentiana verna</i> L. (<i>G. verna</i> var. <i>arctica</i> (Grossh.) Tolm) ⁺		+																	АА	Е
<i>Gentianopsis dolichanovii</i> (Grossh.) Tzvel. (<i>Gentiana dolichanovii</i> Grossh.) ⁺								+	*			+		+		+			Б	ЕА
<i>Gentianella lingulata</i> (C. Agardh) N.M. Pritch. (<i>Gentiana lingulata</i> Agardh)								+			+	+	+	+	+	+			Б	ЕА
Menyanthaceae																				
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
Polemoniaceae																				
<i>Polemonium coeruleum</i> L.								+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
Boraginaceae																				
<i>Myosotis arvensis</i> (L.) Hill										+	+	+	+	+					Б	ЕА
<i>Myosotis asiatica</i> (Vestergren) Schischk. & Serg.										+									АА	ЕААМ
<i>Myosotis cespitosa</i> Schultz								+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	ПЛ	ЕААМ
<i>Myosotis sparsiflora</i> Pohl										+	+	+	+	+					Б	ЕА

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
<i>Myosotis palustris</i> (L.) L.		+	+	+	+	+	+		+		+		+	+					Б	ЕА
<i>Myosotis sylvatica</i> Ehrh. ex Hoffm.								+		+				+	+				Б	ЕА
Lamiaceae = Labiatae																				
<i>Dracosepalum ruyschiana</i> L.	+	+										+							ЛС	ЕА
<i>Galeopsis bifida</i> Boenn.										+	+	+	+	+					Б	ЕА
<i>Galeopsis speciosa</i> Mill.										+	+	+	+	+					Б	ЕА
<i>Glechoma hederacea</i> L.								+		+	+	+	+	+					БН	ЕА
<i>Lamium album</i> L.								+		+		+			+				ПЛ	ЕААМ
<i>Lamium purpureum</i> L.								+											Н	ЕААМ
<i>Mentha arvensis</i> L.								+		+	+	+	+	+	+	+			Б	ЕА
<i>Prunella vulgaris</i> L.								+		+	+	+	+	+	+	+			ПЛ	ЕА
<i>Scutellaria galericulata</i> L.		+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+			Б	ЕА
<i>Stachys palustris</i> L.														+					Б	ЕА
<i>Thymus serpyllum</i> L.										+	+	+	+	+					ЛС	Е
<i>Thymus talijevii</i> Klokov et Des.-Shost ⁺							+		+			+	+	+	+	+			ГА	Е
Scrophulariaceae																				
<i>Bartsia alpina</i> L.								+				+	+	+	+	+			АА	АМФ
<i>Euphrasia brevipila</i> Burnat et Gremli											+	+	+	+	+	+			Б	ЕА

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
<i>Euphrasia fennica</i> Kihlm.								+				+	+	+	+	+		+	Б	Е
<i>Euphrasia frigida</i> Pugsley												+	+	+	+		+		ГА	АМФ
<i>Euphrasia hirtella</i> Jord. ex Reut.											+	+		+	+	+		+	Б	ЕА
<i>Euphrasia parviflora</i> Schag.												+		+					Б	Е
<i>Euphrasia stricta</i> D.Wolff ex J.F. Lehm.												+	+	+	+				БН	Е
<i>Euphrasia vernalis</i> List												+			+				Б	ЕА
<i>Limosella aquatica</i> L.											+				+				ПЛ	ПМ
<i>Linaria vulgaris</i> L.									+			+	+	+	+	+		+	Б	ЕА
<i>Melampyrum pratense</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Melampyrum sylvaticum</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Pedicularis lapponica</i> L.									+				+	+	+	+	+	+	ГАА	ЦП
<i>Pedicularis palustris</i> L.		+				+		+	+	+	+	+	+	+	+	+			Б	ЕАМ
<i>Pedicularis sceptrum-carolinum</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Pedicularis uraltensis</i> Vved.												+							Б	ЕА
<i>Pedicularis verticillata</i> L.				+															Б	ЕА
<i>Rhinanthus minor</i> L.									+		+				+				Б	ЕА
<i>Rhinanthus vernalis</i> (N.W.Zinger) Schischk. et Serg.	+	+	+	+				+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
<i>Veronica alpina</i> L.								+											АА	ЦП
<i>Veronica anagallis-aquatica</i> L.	+												+						ПЛ	ЕААМ
<i>Veronica beccabunga</i> L.														+					Б	ЕААМ
<i>Veronica chamaedrys</i> L.								+			+	+	+	+	+	+	+	+	БН	ЕААМ
<i>Veronica longifolia</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Veronica officinalis</i> L.										+				+					ПЛ	ЕА
<i>Veronica scutellata</i> L.										+	+	+							Б	ЕА
<i>Veronica serpyllifolia</i> L.	+									+	+	+	+	+	+	+	+	+	ПЛ	ЕААМ
Lentibulariaceae																				
<i>Pinguicula alpina</i> L.†								+				+	+	+	+	+	+	+	ГАА	ЕААМ
<i>Pinguicula villosa</i> L.													+						ГАА	ЕААМ
<i>Pinguicula vulgaris</i> L.				+		+	+				+	+			+				ГАА	ЕААМ
<i>Utricularia intermedia</i> Hayne		+		+							+		+	+	+	+	+	+	ПЛ	ЕААМ
<i>Utricularia minor</i> L.															+	+			ПЛ	ЕААМ
<i>Utricularia vulgaris</i> L.		+	+	+	+	+					+	+	+	+	+	+	+	+	ПЛ	ЕААМ
Plantaginaceae																				
<i>Plantago lanceolata</i> L.	+		+								+								ПЛ	ЕА
<i>Plantago major</i> L.	+		+	+				+			+	+	+	+	+	+	+	+	ПЛ	ЕА
<i>Plantago media</i> L.								+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
Rubiaceae																				
<i>Galium boreale</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Galium mollugo</i> L. s.l.								+			+	+	+	+	+	+		+	Б	ЕААМ
<i>Galium palustre</i> L.	+	+		+							+	+	+	+	+		+	+	Б	ЕААМ
<i>Galium physocarpum</i> Ledeb.												+	+	+	+				Б	ЕААМ
<i>Galium trifidum</i> L. (<i>G. ruprechitii</i> Pobed., <i>G. brandegei</i> A. Gray)											+	+			+	+			Б	ЕА
<i>Galium uliginosum</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+			Б	ЕА
<i>Galium verum</i> L.												+		+					ЛС	ЕА
Caprifoliaceae																				
<i>Linnaea borealis</i> L.	+	+	+	+	+	+					+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ
<i>Lonicera altaica</i> Pall. ex DC. (<i>L. caerulea</i> subsp. <i>altaica</i> (Pall.) Gladkova) (incl. <i>Lonicera</i> × <i>subarctica</i> Pojark.)																+		+	Б	ЕА
<i>Lonicera pallasii</i> Ledeb. s.l. (<i>L. caerulea</i> subsp. <i>pallasii</i> (Ledeb.) Browicz)	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЕА
<i>Lonicera xylosteum</i> L.															+				Н	Е
Adoxaceae																				
<i>Adoxa moschatellina</i> L.											+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ЦБ

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
Valerianaceae																				
<i>Valeriana capitata</i> Pall. ex Link			+	+				+											АА	ЕА
<i>Valeriana wolgensis</i> Kazak.	+		+	+	+			+			+	+	+		+	+			Б	Е
Dipsacaceae																				
<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.									+		+	+	+		+				Б	ЕА
Campanulaceae																				
<i>Campanula glomerata</i> L.								+				+	+		+				Б	ЕА
<i>Campanula patula</i> L.	+									+		+							Б	ЕА
<i>Campanula rotundifolia</i> L.	+			+	+			+			+	+	+		+	+			Б	ЕА
Asteraceae = Compositae																				
<i>Achillea millefolium</i> L.	+		+	+				+		+	+	+	+		+	+			ПЛ	ЕА
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	+		+	+	+			+		+	+	+	+		+	+			Б	ЕА
<i>Arnica alpina</i> (L.) Olin. (<i>A. angustifolia</i> subsp. <i>alpina</i> (L.) I. K. Ferguson) ⁺												+							А	Е
<i>Artemisia glauca</i> Pall. ex Willd.								+	*										ЛС	ЕААМ
<i>Artemisia tanacetifolia</i> L.								+											Б	ЕААМ
<i>Artemisia vulgaris</i> L.								+		+	+	+	+		+				Б	ЕААМ
<i>Bidens tripartita</i> L.										+	+								ПЛ	ПМ
<i>Cacalia hastata</i> L.										+					+	+			Б	ЕА

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
<i>Carduus crispus</i> L.	+							+			+	+	+	+	+				ПЛ	ЕА
<i>Centaurea jacea</i> L.													+	+		+			ЛС	ЕА
<i>Centaurea phrygia</i> L.								+				+	+	+	+		+		ЛС	ЕА
<i>Centaurea scabiosa</i> L.												+	+	+	+		+		ЛС	ЕА
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop. (incl. <i>C. setosum</i> (Willd.) Bess.)								+				+	+	+	+	+	+		Б	ЕА
<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+		Б	ЕА
<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.								+				+	+	+	+	+	+		Б	ЕА
<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.											+								Б	ЕА
<i>Crepis chrysantha</i> (Ledeb.) Turcz. +								+	*					+	+				АА	ЕА
<i>Crepis multicaulis</i> Ledeb. +								+						+	+				ГАА	Е
<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench					+			+			+				+	+			БН	ЕА
<i>Crepis sibirica</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+		Б	ЕА
<i>Crepis tectorum</i> L.								+	*		+	+	+	+	+	+	+		Б	ЕА
<i>Dendranthema zawadskii</i> (Herbich) Tzvel. +					+			+				+				+			Б	ЕА
<i>Erigeron acris</i> L.	+	+			+	+		+			+	+	+	+	+	+	+		Б	ЦБ
<i>Erigeron polius</i> Fr. (<i>E. acris</i> subsp. <i>polius</i> (Fr.) H. Lin)														+	+	+			ГА	ЦП
<i>Filaginella uliginosa</i> (L.) Opiz (<i>Gnaphalium uliginosum</i> L.)														+					Б	ЦБ

Продолжение табл. 19

Таксоны	Районы произрастания																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	Шир.	Долг.
<i>Hieracium</i> agg. <i>aestivum</i> Fries.															+	+			Б	Е
<i>Hieracium</i> agg. <i>bifidum</i> Kit.															+	+		+	Б	Е
<i>Hieracium</i> agg. <i>caesium</i> (Fries.) Fries.															+	+	+		Б	Е
<i>Hieracium</i> agg. <i>diaphanoides</i> Lindeb.															+	+		+	Б	Е
<i>Hieracium</i> agg. <i>laevigatum</i> Willd. (incl. <i>H. lapponicum</i> Fries.)										+	+	+	+	+	+	+		+	Б	ЕА
<i>Hieracium</i> agg. <i>murorum</i> L.									+		+	+	+	+	+	+		+	Б	ЕА
<i>Hieracium</i> agg. <i>preanthoides</i> Vill.										+					+				Б	ЕА
<i>Hieracium</i> agg. <i>umbellatum</i> L.	+			+		+			+		+	+	+	+	+	+	+	+	ПЛ	ЕААМ
<i>Hieracium virosum</i> Pall. +											+			+					ПЛ	ЕА
<i>Hieracium</i> agg. <i>vulgatum</i> Fries (<i>H. lachenalii</i> auct. p.p.).															+	+		+	Б	Е
<i>Imula britannica</i> L.											+							+	ПЛ	ЕА
<i>Imula salicina</i> L.												+							ПЛ	ЕА
<i>Lactuca sibirica</i> (L.) Benth. ex Maxim. (<i>Mulgedium sibiricum</i> (L.) Less).					+										+	+	+		Б	ЕААМ
<i>Lactuca tatarica</i> (L.) C.A. Mey. (<i>Mulgedium tataricum</i> (L.) DC)													+						ПЛ	ЕА
<i>Leontodon autumnalis</i> L.									+		+	+	+	+	+	+		+	Б	ЕА

Таксоны	Районы произрастания																		Долг.	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		Шир.
<i>Lepidotheca suaveolens</i> (Pursh) Nutt. (<i>Chamomilla suaveolens</i> (Pursh) Rydb.)								+			+	+	+	+	+				ПЛ	ЕААМ
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.								+			+	+	+	+	+	+		+	ПЛ	ЕА
<i>Ligularia sibirica</i> (L.) Cass.	+	+	+	+	+	+			+		+	+	+	+	+	+		Б		ЕА
<i>Omalotheca sylvatica</i> (L.) Sch. Bip. et F. W. Schultz (<i>Gnaphalium sylvaticum</i> L.)	+		+	+		+			+		+	+	+	+	+	+	+	Б		ЕААМ
<i>Petasites frigidus</i> (L.) Fries (<i>Nardosmia frigida</i> (L.) Hook.)	+	+	+	+	+	+		+			+			+	+			ГА		ЦП
<i>Petasites radiatus</i> (J.F. Gmel.) J. Toman (<i>Nardosmia laevigata</i> (Willd.) DC., <i>N. radiata</i> (J.F. Gmel.) Holub)	+	+	+	+	+	+		+			+	+	+	+	+	+		ГА		ЕА
<i>Petasites spurius</i> (Retz.) Reichenb.											+							ЛС		ЕА
<i>Picris hieracioides</i> L.														+				ПЛ		ЕА
<i>Pilosella caespitosa</i> (Dumort.) P.D. Sell & C. West (<i>Hieracium caespitosum</i> Dumort.)								+			+	+	+		+	+		Б		ЕА
<i>Pilosella lactucella</i> (<i>Hieracium lactucella</i> Wallr.) P.D. Sell & C. West															+			Б		Е
<i>Pilosella officinarum</i> Vaill. (<i>Hieracium pilosella</i> L.)	+											+	+	+	+		+	Б		Е

Окончание табл. 19

Таксоны	Районы произрастания															
<i>Pilosella</i> agg. <i>vaillantii</i> (Tausch) Soják sensu Schljak. (<i>P.</i> agg.) <i>cytosa</i> (L.) F. Schulz et Sch. Bip. s.l., <i>Hieracium cytosum</i> L.)																
<i>Saussurea alpina</i> (L.) DC.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Scorzonera glabra</i> Rupr. (<i>S. ruprechtiana</i> Lipsch.)	+	+														
<i>Senecio nemorensis</i> L.																
<i>Senecio vulgaris</i> L.																
<i>Solidago virgaurea</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Sonchus arvensis</i> L.																
<i>Tanacetum vulgare</i> L.																
<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg.																
<i>Taraxacum perfiljevii</i> N.I. Orlova																
<i>Tephrosia integrifolia</i> (L.) Holub (<i>Senecio integrifolius</i> (L.) Clairv.)																
<i>Tragopogon pratensis</i> L.																
<i>Tripleurospermum perforatum</i> (Mérat) M. Lainz (<i>T. inodorum</i> L.) Sch. Bip., <i>Matricaria perforata</i> Merat.)																
<i>Tussilago farfara</i> L.	+															

Примечание. Знаком «+» отмечены виды региональной Красной книги, «+++» – виды Красной книги РФ, «*» – виды, включенные в таблицу по литературным данным [143, 144, 145].

В таблице 19 даны следующие обозначения: долготные группы: Е – европейская, ЕА – евроазиатская, ЕАМ – европейско-американская, ЕААМ – евроазиатско-американская, ЦП – циркумполярная, ЦБ – циркумбореальная, АМФ – амфиатлантическая, ПМ – плюримериональная; широтные группы: А – арктическая, АА – арктоальпийская, ГА – гипоарктическая, ГАА – гипоарктоальпийская, Б – бореальная (включая арктобореальные и гипоарктобореальные элементы), БН – бореально-неморальная, Н – неморальная, ЛС – лесостепная, ПЛ – плюризональная.

Роль «южных» фракций в сложении флоры плато незначительна, неморальные, бореонеморальные и лесостепные виды составляют 7,4% ее состава. Заметная роль принадлежит плюризональным видам (12,6%).

На долю видов евроазиатско-американской и евроазиатской долготных групп приходится соответственно 4,8% и 4,4%.

На территории плато произрастают 8 из 12 видов флоры Архангельской области, включенных в Красную книгу Российской Федерации [152]. В региональную Красную книгу [52] включен 41 вид (вместе с видами КК РФ), что составляет более 45% списка краснокнижных видов Архангельской области. Еще один вид – *Dactylorhiza baltica* – требует включения в Красную книгу Архангельской области как вид федеральной Красной книги. Два вида КК РФ – *Cypripedium calceolus* и *Calypso bulbosa* – достаточно широко распространены на плато, главным образом в его юго-восточной части. Они представлены репрезентативными локальными популяциями, состоящими из нескольких десятков ценопопуляций, численность которых колеблется от единичных особей до нескольких сотен. Рассеянно встречается на болотах в пределах всего плато *Dactylorhiza traunsteineri*. *Gypsophilla uralensis* subsp. *pinensis* отмечен на реках Сояне и Сотке. На Сотке он встречается на гипсовых обнажениях склонов долины, на Сояне – на мергелевых осыпях и скалах из огипсованного известняка, как в долине реки, так и в карстовых логах, выходящих к ней. Два вида – *Epipogium aphyllum* и *Orchis militaris* – встречаются только в Пинежском заповеднике. Для *O. militaris* отмечено единственное местонахождение на ключевом болоте, а малочисленные популяции *Epipogium aphyllum* встречаются в тавологовых ельниках в южной части заповедника. Для *Arnica alpina* и *Dactylorhiza baltica* необходимо подтверждение мест произрастания, т.к. последние сведения о присутствии этих видов на БКП относятся к 70-м годам прошлого века.

Из видов региональной Красной книги довольно широкое распространение в пределах плато имеют *Carex alba*, *Salix arbuscula*, *S. recurvigemmis*, *Paeonia anomala*, *Thymus talijevii*, *Pinguicula alpina*. Реже встречаются *Leucorchis albida*, *Nymphaea tetragona*, *Pulsatilla patens*, *Corydalis solida*, *Saxifraga aizoides*, *Crepis multicaulis*. Редчайшими видами флоры плато являются *Glyceria lithuanica*, *Gagea lutea*, *Arenaria pseudofrigida*, *Anemone altaica*, *Corydalis capnoides*, *Astragalus arenarius*, *A. gorczakovskii*, *Oxytropis sordida*, *Gentiana verna*, *Crepis chrysantha*, *Hieracium virosum*.

Большая часть «краснокнижных» видов, произрастающих на БКП, охраняется на федеральных и региональных ООПТ. В Пинежском заповеднике произрастает 28 «краснокнижных» видов, в Соянском заказнике – 23, в заказнике «Железные Ворота» – 11. Следует отметить ботаническую ценность Памятника природы «Голубинский карстовый массив», где на площади в 210 га отмечено 12 видов региональной Красной книги.

Такие виды, как *Anemone altaica*, *Asplenium viride*, *Astragalus arenarius*, *A. gorczakovii*, *Arnica alpina*, *Botrychium lanceolatum*, *Gagea lutea*, не отмечены ни на одной ООПТ Беломорско-Кулойского плато. *Dactylorhiza baltica* по литературным данным [24, 153] был отмечен в бассейне р. Сотка и на р. Сояна. Вполне возможно его произрастание в Пинежском заповеднике и Соянском заказнике. Необходимо подтверждение мест произрастания данных видов в пределах плато и разработка рекомендаций по их сохранению.

3.2. Листостебельные мхи

Разнообразие листостебельных мхов на территории Беломорско-Кулойского плато изучено слабо. Исключение составляет лишь территория Пинежского государственного заповедника и его окрестностей [154–156]. Для других районов сведения о разнообразии мхов фрагментарны и связаны с проведением геоботанических [10, 35, 41, 83] и флористических [157] исследований.

Материалы, ставшие основой для подготовки данной работы, были собраны в период с 2008 по 2014 гг. Обследовано 9 ключевых участков (участки 1–9 в разделе 3.1) на территории Соянско-го биологического заказника и вблизи его границ, а также территория Пинежского заповедника (участок 10). Обработано около 700 гербарных образцов (основная часть включена в Архангельский научный гербарий (AR)). Определение видов проводилось по

стандартной методике [27, 28]. Номенклатура приведена согласно каталогу видов флоры мхов России [158]. При проведении географического анализа использована система географических элементов М.С. Игнатова [159] с дополнениями И.Б. Кучерова [160] и автора, при этом все виды объединены в 7 долготных и 5 крупных широтных групп. Отдельно из разных широтных групп выделены монтанные виды, наиболее распространенные в горных районах (табл. 20). Среди видов, относящихся к разным долготным группам, преобладают голарктические (121 вид, или 50%) и преимущественно голарктические, встречающиеся также в горных районах за пределами голарктического флористического царства (45 видов, или 19%). Несмотря на обширность ареалов, у подавляющего большинства видов, некоторые из них являюся редкими, поскольку приурочены к специфическим субстратам.

Таблица 20

**Географическая структура флоры мхов
Беломорско-Кулойского плато**

Географические группы видов	Е	АФ	ЕА	ГО	ГО-МТ	БП	К	Число видов по широтным группам
Арктическая			2	16	4	3		25 (11%)
В том числе:								
аркто-монтанная			2	10	4	3		19
аркто-гипоарктическая				4				4
гипоарктическая				2				2
Таяжная	3	3	17	73	24	12	5	137 (57%)
В том числе:								
аркто-бореальная			2	30	9	2	4	47
гипоаркто-бореальная	1			16	4	8	1	30
бореальная	1	2	1	23	4	2		33
бореально-неморальная	1	1	14	4	7			27
Южная	2	1	2					5 (2%)
В том числе:								
неморальная		1	1					2

Географические группы видов	Е	АФ	ЕА	ГО	ГО-МТ	БП	К	Число видов по широтным группам
лесостепная и степная	2		1					3
Аридная				5	2		1	8 (3%)
Плюризональная			1	27	15	10	12	65 (27%)
В том числе:								
с широким распространением в умеренной зоне			1	8	6	3		18
с широким распространением в умеренной зоне и в Арктике				6	2	4	2	14
с широким распространением в умеренной зоне, субтропиках и тропиках				8	4		1	13
собственно плюризональная				5	3	3	9	20
Монтанная**		1	2	18	11	4	3	39
Число видов по долготным группам	5 (2%)	4 (2%)	22 (9%)	121 (50%)	45 (19%)	25 (10%)	18 (8%)	240

Примечание. Долготные группы: Е – европейская, АФ – амфиатлантическая, ЕА – евроазиатская, Г – голарктическая, ПГ – преимущественно голарктическая с присутствием в горных районах тропиков за пределами голарктического флористического царства, БП – биполярная, К – космополитная.

**Монтанная – виды предыдущих фракций, преимущественно распространенные в горных районах.

Среди широтных групп по числу видов лидируют таежная (137 видов, или 57%) и плюризональная (65 видов, 27%). Много видов относится к арктической группе (25 видов, 11%), прежде всего это аркто-горные (аркто-монтаные) виды. Доля южных (неморальных, лесостепных и степных) видов незначительна (5 видов, 2%), и это исключительно западные – европейские и амфиатлантические мхи. В то же время среди арктической группы европейских и амфиатлантических видов нет.

Таблица 21

Распространение листостебельных мхов на территории Беломорско-Кулойского плато

Таксоны	Номера пунктов флористических исследований															Географические группы		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	15	Дополнительно	Широтные	Долготные					
Sphagnaceae																		
<i>Sphagnum angustifolium</i> (С.Е.О. Jensen ex Russow) С.Е.О. Jensen	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+						д. Ижма	ГА-Б	ГО
<i>S. aongstroemii</i> Hartm.		+															ГА-Б	ГО
<i>S. balticum</i> (Russow) С.Е.О. Jensen	+	+	+	+	+	+	+	+							+	д. Ижма	ГА-Б	ГО
<i>S. capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.	+	+	+	+	+	+	+	+							+	д. Ижма	ГА-Б	БП
<i>S. centrale</i> С.Е.О. Jensen		+													+	д. Ижма	Б	БП
<i>S. compactum</i> Lam. & DC.	+							+							+		ГА-Б	БП
<i>S. contortum</i> Schultz															+		ГА-Б	ГО
<i>S. cuspidatum</i> Ehrh. ex Hoffm.								+									ГА-Б	БП
<i>S. fallax</i> (H. Klinggr.) H. Klinggr.	+							+							+		Б	ГО
<i>S. fimbriatum</i> Wilson	+	+															АБ	ГО-МТ
<i>S. flexuosum</i> Dozy & Molk.	+	+	+	+	+	+	+	+							+		ГА-Б	ГО
<i>S. fuscum</i> (Schimp.) H. Klinggr.	+	+	+	+	+	+	+	+							+	д. Ижма	ГА-Б	ГО
<i>S. girgensohnii</i> Russow	+	+							+						+		ГА-Б	ГО
<i>S. jensei</i> H. Lindb.	+	+						+							+	д. Ижма	ГА	ГО
<i>S. lindbergii</i> Schimp.	+	+						+							+	д. Ижма	ГА	ГО
<i>S. magellanicum</i> Brid.	+	+	+	+	+	+	+	+							+	д. Ижма	ГА-Б	БП

Таксоны	Номера пунктов флористических исследований															Географические группы	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	15	Дополнительно	Широтные	Долготные	ГА-Б	ГО		
<i>S. majus</i> (Russow) C.E.O. Jensen	+	+	+	+	+	+	+	+		+		д. Ижма	ГА-Б	ГО			
<i>S. obtusum</i> Warnst.	+												ГА-Б	ГО			
<i>S. papillosum</i> Lindb.	+	+	+	+	+	+	+			+			ГА-Б	БП			
<i>S. riparium</i> Ångstr.	+							+	+	+		д. Ижма	ГА-Б	ГО			
<i>S. russowii</i> Warnst.	+	+	+	+	+	+	+	+		+		д. Ижма	АБ	ГО			
<i>S. squarrosum</i> Crome	+	+	+	+	+	+	+	+		+		д. Ижма	АБ	ГО			
<i>S. subsecundum</i> Nees	+							+	+	+			ГА-Б	БП			
<i>S. tenellum</i> (Brid.) Perss. ex Brid.								+					Б	АФ			
<i>S. teres</i> (Schimp.) Ångstr.	+							+	+	+		д. Золотица [184]	ГА-Б	ГО			
<i>S. warnstorffii</i> Russow	+	+	+	+	+	+	+	+		+		д. Ижма	ГА-Б	ГО			
<i>S. wulfianum</i> Girg.		+								+			Б	ГО			
Polytrichaceae																	
<i>Atrichum tenellum</i> (Röhl.) Bruch et al.		+												Н	ГО		
<i>Polytrichastrum longisetum</i> (Sw. ex Brid.) G.L. Sm.	+									+		д. Ижма	ГА-Б	ГО-МТ			
<i>Pogonatum dentatum</i> (Brid.) Brid.	+	+								+			АБ	ГО			
<i>P. urnigerum</i> (Hedw.) P.Beauv.									+			Р. Золотица [184]	Б	ГО-МТ			
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		д. Ижма	ГА-Б	ГО-МТ			

Таксоны	Номера пунктов флористических исследований															Географические группы	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	15	Дополнительно	Широтные	Долготные	Б	К		
<i>P. juniperinum</i> Hedw.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				Б	К		
<i>P. piliferum</i> Hedw.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				ГА-Б	К		
<i>P. strictum</i> Brid.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				ГА-Б	БП		
Tetraphidaceae																	
<i>Tetraphis pellucida</i> Hedw.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				Б	ГО		
Buxbaumiaceae																	
<i>Buxbaumia aphylla</i> Hedw.							+		+	+				Б	БП		
Timmiaceae																	
<i>Timmia austriaca</i> Hedw.							+			+				АМ	ГО-МТ		
<i>T. bavarica</i> Hessel.										+				Б-ЛС	ГО		
<i>T. megapolitana</i> Hedw.	+	+							+	+				БН	ГО		
Catoscopiaceae																	
<i>Catoscopium nigrinum</i> (Hedw.) Brid.				+	+	+			+	+				АГА	ГО		
Funariaceae																	
<i>Funaria hygrometrica</i> Hedw.	+	+								+				ПЗ	К		
Encalyptaceae																	
<i>Encalypta rhaptoparpa</i> Schwägr.							+		+	+				АМ	БП		
<i>E. streptocarpa</i> Hedw.										+				ПЗ У-СТ	ГО		

Таксоны	Номера пунктов флористических исследований															Географические группы		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	15	Дополнительно	Широкие	Долготные					
<i>E. vulgaris</i> Hedw.		+							+					+		ПЗ У	ГО	
Grimmiaceae																		
<i>Bucklandiella heterosticha</i> (Hedw.) Bednarek-Ochyra & Ochyra			+						+					+		Б М	АФ	
<i>Schistidium apocarpum</i> (Hedw.) Bruch et al.							+									Б М	ГО-МТ	
<i>S. boreale</i> Poelt								+						+		Б	Е-СА	
<i>S. papillosum</i> Culm.						+		+								Б	ГО	
<i>S. rivulare</i> (Brid.) Podp.		+												+		ГА-Б М	БП	
<i>S. submuticum</i> Broth. ex H.H. Blom														+		ГА-Б	Е	
Seligeriaceae																		
<i>Seligeria campylopoda</i> Kindb.						+								+		Б	ГО	
<i>S. pusilla</i> (Hedw.) Bruch et al.							+									БН	ГО	
<i>S. calcarea</i> (Hedw.) Bruch et al.							+									ЛС-С	Е-СА	
<i>S. galinae</i> Mogensen & I. Goldberg						+	+									М	ЕА	
Fissidentaceae																		
<i>Fissidens adiantoides</i> Hedw.	+	+	+	+		+			+					+		ПЗ	ГО	
<i>F. bryoides</i> Hedw.	+	+					+		+					+		ПЗ	ГА-МТ	

Таксоны	Номера пунктов флористических исследований															Географические группы	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	15	Дополнительно	Широтные	Долготные				
Schistostegaceae																	
<i>Schistostega pennata</i> Hedw.																Б	ГО
Dicranaceae																	
<i>Dicranum acutifolium</i> (Lindb. & Arnell) C.E.O. Jensen					+									+		АБ	ГО
<i>D. bonjeanii</i> De Not.	+			+				+						+		АБ	ГО
<i>D. brevifolium</i> (Lindb.) Lindb.									+					+		АБ	ГО
<i>D. drummondii</i> Müll.Hal.	+			+										+		БМ	ЕА
<i>D. elongatum</i> Schleich. ex Schwaegr.		+														АМ	ГО
<i>D. flexicaule</i> Brid.			+							+				+		АМ	ГО
<i>D. fragilifolium</i> Lindb.	+	+	+	+	+			+						+		Б	ГО
<i>D. fuscescens</i> Turner	+	+	+	+	+			+						+		Б	ГО
<i>D. laevidens</i> R.S.Williams										+							
<i>D. majus</i> Turner	+	+	+	+	+			+						+		АБ М	ГО
<i>D. montanum</i> Hedw.		+								+						БН	ГО
<i>D. polysetum</i> Sw.	+	+	+	+	+			+						+		Б	ГО
<i>D. scoparium</i> Hedw.	+	+	+	+	+			+						+		ПЗ У	ГО-МТ
<i>D. spadiceum</i> J.E. Zetterst.																АМ	ЕА
<i>D. undulatum</i> Schrad. ex Brid.	+	+											+		д. Ижма	АБ	ГО

Продолжение табл. 21

Таксоны	Номера пунктов флористических исследований															Географические группы	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	15	Дополнительно	Широкие	Долготные	АБ	ГО	АБ	ГО
<i>Dicranella cerviculata</i> (Hedw.) Schimp.				+	+				+	+				АБ	ГО		
<i>D. crispa</i> (Hedw.) Schimp.										+				АБ	ЕА		
<i>D. grevilleana</i> (Brid.) Schimp.											д. Ижма			ПЗ У	ГО-МТ		
<i>D. heteromalla</i> (Hedw.) Schimp.					+			+	+	+				БН	БП		
<i>D. rufescens</i> (Dicks.) Schimp.							+		+					ПЗ У	ГО		
<i>D. schreberiana</i> (Hedw.) Hilp. ex H.A. Crum & L.E. Anderson										+				ПЗ УА	БП		
<i>D. subulata</i> (Hedw.) Schimp.	+									+				АБ	ГО		
<i>D. varia</i> (Hedw.) Schimp.		+					+	+	+	+				ПЗ	ГО		
Rhabdoweisiaceae																	
<i>Dichodontium pellucidum</i> (Hedw.) Schimp.									+	+				Б Г	ГО		
<i>Oncophorus virens</i> (Hedw.) Brid.									+	+				АМ	ГО		
<i>O. wahlenbergii</i> Brid.	+							+	+	+				АБ	ГО		
Ditrichaceae																	
<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.	+	+	+	+				+	+	+				ПЗ	К		
<i>Distichum capillaceum</i> (Hedw.) Bruch et Schimp.							+		+	+				АБ М	ГО-МТ		
<i>Ditrichum flexicaule</i> (Schwägr.) Hampe	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				АМ	ГО-МТ		

Таксоны	Номера пунктов флористических исследований															Географические группы			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	15	Дополнительно	Широтные	Долготные	ПЗ УТ	ГО	ГА-БМ	ГО-МТ		
<i>D. heteromallum</i> (Hedw.) E. Britton															+			ГО	
<i>Saelania glaucescens</i> (Hedw.) Broth.		+													+			ГО-МТ	
Pottiaceae																			
<i>Aloina brevirostris</i> (Hook. & Grev.) Kindb.															+			АБ	ГО
<i>Barbula convoluta</i> Hedw.															+			ГА-АР	ГО-МТ
<i>B. unguiculata</i> Hedw.		+													+			АР	К
<i>Bryoerythrophyllum recurvirostrum</i> (Hedw.) P.C. Chen		+													+			АБ М	К
<i>Didymodon fallax</i> (Hedw.) Zander									+						+			АР	ГО
<i>D. icmadophilus</i> (Schimp. ex Müll. Hal.) R.H. Zander										+								ПЗ УА	ГО
<i>D. rigidulus</i> Hedw.																		ПЗ УА	ГО
<i>Hymenosyllum recurvirostre</i> (Hedw.) Dixon															+			АБ М	ГО-МТ
<i>Tortella fragilis</i> (Hook. & Wilson) Limpr.															+			ПЗ М	ГО
<i>T. tortuosa</i> (Hedw.) Limpr.															+			АР	ГО-МТ
<i>Tortula mucronifolia</i> Schwägr.															+			АБ	ГО

Таксоны	Номера пунктов флористических исследований															Географические группы		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	15	Дополнительно	Широтные	Долготные	БН	М	БП	БП	
<i>O. speciosum</i> Nees	+								+									
Бруссее																		
<i>Bryum argenteum</i> Hedw.			+						+								ПЗ	К
<i>B. bimum</i> (Schreb.) Turner									+								ПЗ	БП
<i>B. caespiticium</i> Hedw.	+																ПЗ	К
<i>B. capillare</i> Hedw.									+								ПЗ	К
<i>B. creberrimum</i> Taylor									+								ПЗ	ГО-МТ
<i>B. elegans</i> Nees									+								БН	ГО
<i>B. funkii</i> Schwägr.			+						+								ПЗ У	ЕА
<i>B. intermedium</i> (Brid.) Blandow																	АБ	ГО-МТ
<i>B. moravicum</i> Podp.	+								+								ПЗ У	ГО
<i>B. lonchocaulon</i> Müll. Hal.			+														ПЗ УТ	К
<i>B. pallens</i> Sw. ex anon.	+		+		+				+								ПЗ У	ГО-МТ
<i>B. pseudoত্রিquetrum</i> (Hedw.) P.Gaertn., B.Mey. & Scherb.	+		+		+				+								ПЗ	К
<i>B. turbinatum</i> (Hedw.) Turner																	ПЗ УТ	ГО-МТ
<i>B. pallescens</i> Schleich. ex Schwägr.																	ПЗ У	БП
<i>B. weigelii</i> Spreng.	+				+				+								АБ	ГО
<i>Rhodobryum roseum</i> (Hedw.) Limpr.	+		+		+				+								Б	ГО

Таксоны	Номера пунктов флористических исследований															Географические группы	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	15	Дополнительно	Широтные	Долготные	Широтные	Долготные		
Melichhoferiaceae																	
<i>Pohlia athropurpurea</i> (Wahlenb.) H. Lindb.										+				ПЗ УСТ		ГО	
<i>P. andalusica</i> (Höhn.) Broth.										+				Б		ГО	
<i>P. bulbifera</i> (Warnst.) Warnst.										+				АБ		ГО	
<i>P. cruda</i> (Hedw.) Lindb.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				ПЗ		БП	
<i>P. melanodon</i> (Brid.) A.J. Shaw		+												ПЗ УСТ		ГО	
<i>P. nutans</i> (Hedw.) Lindb.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				ПЗ УА М		К	
<i>P. prolifera</i> (Kindb.) Lindb. ex Broth.										+				ПЗ		ГО	
<i>P. vexans</i> (Limprr.) H. Lindb.										+				ПЗ У		ГО	
<i>P. wahlenbergii</i> (F. Weber & D. Mohr) A.L. Andrews	+	+			+	+	+		+	+				ПЗ		БП	
Mniaceae																	
<i>Mnium lycopodioides</i> Schwägr.		+							+	+				АМ		ЕА	
<i>M. spinosum</i> (Vöit) Schwägr.									+	+				АБ		ГО	
<i>M. stellare</i> Hedw.	+	+							+	+				БН		ГО	
<i>Rhizomnium magnifolium</i> (Horik.) T.J.Kop.		+												Б М		ГО	
<i>R. pseudopunctatum</i> (Bruch & Schimp.) T.J. Kop.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				АБ		ГО	

Таксоны	Номера пунктов флористических исследований															Географические группы	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	15	Дополнительно	Широтные	Долготные	БН	БН	ГО	ГО
<i>R. punctatum</i> (Hedw.) T.J. Kop.	+	+	+	+	+	+	+		+	+				БН	БН	ГО	ГО
<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T.J. Kop.	+	+	+	+	+	+	+		+	+	д. Ижма			БН	БН	ГО	ГО
<i>P. elatum</i> (Bruch et al.) T.J. Kop.		+							+	+				БН	БН	ЕА	ЕА
<i>P. ellipticum</i> (Brid.) T.J. Kop.	+	+	+	+	+	+	+		+	+				ПЗ УА	ПЗ УА	БП	БП
<i>P. medium</i> (Bruch. et al.) T.J. Kop.	+								+	+				БН	БН	ГО	ГО
<i>P. rostratum</i> (Scharld.) T.J. Kop.	+	+								+				БН	БН	ГО-МТ	ГО-МТ
<i>Cinclidium stygium</i> Sw.	+	+	+	+	+	+			+	+				АБ	АБ	ГО-МТ	ГО-МТ
<i>Pseudobryum cinclidioides</i> (Huebener) T.J. Kop.	+	+	+	+	+	+	+		+	+				Б	Б	ГО	ГО
Aulacomniaceae																	
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.	+	+	+	+	+	+	+		+	+				ПЗ У	ПЗ У	К	К
<i>A. turgidum</i> (Wahlendb.) Schwägr.													+	АМ	АМ	ГО-МТ	ГО-МТ
Bartramiaceae																	
<i>Plagiopus oederianus</i> (Sw.) H.A.Crum & L.E.Anderson		+					+							АМ	АМ	БП	БП
<i>Philonotis caespitosa</i> Jur.												+		Н	Н	ЕА	ЕА
<i>Philonotis fontana</i> (Hedw.) Brid.	+	+	+	+	+	+	+		+	+	д. Ижма			ПЗ УТ	ПЗ УТ	ГО-МТ	ГО-МТ

Таксоны	Номера пунктов флористических исследований															Географические группы		
	Amblystegiaceae															Широтные	Долготные	
																		1
<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) Bruch. et al.	+	+	+	+	+	+	+				+						ПЗ УА	ГО-МТ
<i>Campyladelphus chrysophyllus</i> (Brid.) R.S. Chopra	+	+			+	+	+				+						АБ	ГО
<i>Campylidium calcareum</i> (Crundw. & Nyholm) Ochyra											+	+					НЛСС М	Е
<i>C. sommerfeltii</i> (Myrtn) Ochyra	+	+			+	+	+				+	+					БН	ГО
<i>Campylium protensum</i> (Brid.) Kindb.		+			+						+	+					ПЗ УА	ГО
<i>C. stellatum</i> (Hedw.) C.E.O. Jensen	+				+	+	+				+	+					ПЗ УА	БП
<i>Cratoneuron filicinum</i> (Hedw.) Spruce	+	+			+	+	+				+	+					ПЗ	К
<i>Drepanocladus aduncus</i> (Hedw.) Warnst.	+	+			+	+	+				+						ПЗ УА	ГО-МТ
<i>D. polygamus</i> (Bruch. et al.) Hedenäs												+					ПЗ УА	БП
<i>Hygroamblystegium fluviatile</i> (Hedw.) Loeske																	ПЗ	ГО-МТ
<i>Hygrohypnum luridum</i> (Hedw.) Jenn. Warnst.	+										+						ПЗ УА	ГО
<i>Leptodictyum riparium</i> (Hedw.) Warnst.	+										+	+				д. Ижма	ПЗ У	ГО-МТ
<i>Palustriella commutata</i> (Hedw.) Ochyra																	ПЗ УА М	ГО-МТ

Таксоны	Номера пунктов флористических исследований															Географические группы	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	15	Дополнительно	Широтные	Долготные	АМ	ГО-МТ	АМ	ГО
<i>P. decipiens</i> (De Not.) Ochytz		+							+								ГО-МТ
<i>Pseudocallicteron trifarium</i> (F. Weber & D. Mohr) Loeske					+					+						АМ	ГО
<i>Serpoteskea confervoides</i> (Brid.) Loeske										+						ПЗ У	ГО
<i>S. subtilis</i> (Hedw.) Loeske		+					+		+						БН	ГО	ГО
<i>Drepanium recurvatum</i> (Lindb. & Arnell) G. Roth										+					АБ	ГО	ГО
<i>Myrinia pulvinata</i> (Wahlenb.) Schimp.									+						Б	ГО	ГО
<i>Tomentypnum nitens</i> (Hedw.) Loeske	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				АГА	ГО	ГО	ГО
Brachytheciaceae																	
<i>Brachytheciastrum velutinum</i> (Hedw.) Ignatov & Huttunen										+					АР	ГО	ГО
<i>Brachythecium cirrosium</i> (Schwägr.) Schimp.										+					АМ	ГО	ГО
<i>B. erythrorrhizon</i> Bruch et al.										+					АБ	ГО	ГО
<i>B. glareosum</i> (Bruch ex Spruce) Bruch et al.										+					ПЗ У	ГО-МТ	ГО-МТ
<i>B. mildeanum</i> (Schimp.) Schimp.					+	+	+	+	+	+					ПЗ У	ГО	ГО
<i>B. rivulare</i> Bruch et al.	+	+			+	+	+	+	+	+					БН	БП	БП

Таксоны	Номера пунктов флористических исследований															Географические группы	
																Широтные	Долготные
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	15							
<i>B. salebrosum</i> (F. Weber & D. Mohr) Bruch et al.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	БН	БП
<i>B. turgidum</i> (Hartm.) Kindb.																АМ	ГО
<i>Cirriphyllum piliferum</i> (Hedw.) Grout	+	+	+	+	+	+	+									Б	ГО
<i>Eurhynchiastrum pulchellum</i> (Hedw.) Ignatov & Huittunen																ПЗ У	ГО-МТ
<i>Sciuro-hypnum curtum</i> (Lindb.) Ignatov	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ГО
<i>S. reflexum</i> (Starke) Ignatov & Huittunen			+						+	+	+	+	+	+	+	Б	ГО
<i>S. starkei</i> (Brid.) Ignatov & Huittunen	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Б	ГО
Calliergonaceae																	
<i>Warnstorfia exannulata</i> (Bruch et al.) Loeske	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	АБ	К
<i>W. fluitans</i> (Hedw.) Loeske	+		+	+					+					+		АБ	К
<i>W. pseudostraminea</i> (Müll. Hal.) Tuom. & T. J. Kop.									+							АБ	ГО
<i>Calliergon cordifolium</i> (Hedw.) Kindb.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	АБ	ГО
<i>C. giganteum</i> (Schimp.) Kindb.	+	+				+			+				+	+	+	АБ	ГО

Таксоны	Номера пунктов флористических исследований															Географические группы	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	15	Дополнительно	Широтные	Долготные	АГА	АБ	ГО	ГО
<i>C. richardsonii</i> (Mitt.) Kindb.								+	+	+							
<i>Stramineogon stramineum</i> (Dicks. ex Brid.) Hedenäs	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+							
Climaciaceae																	
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F. Weber & D. Mohr	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+							
Fontinalaceae																	
<i>Dichelyma falcatum</i> (Hedw.) Myrin		+															
<i>Fontinalis antipyretica</i> Hedw.	+	+							+	+							
Hylacomiaceae																	
<i>Hylacomiastrum pyrenaicum</i> (Spruce) M. Fleisch.																	
<i>Hylacomium splendens</i> (Hedw.) Bruch et al.	+	+	+	+	+	+	+	+									
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	+	+	+	+	+	+	+										
<i>Rhytidadelphus squarrosus</i> (Hedw.) Warnst.	+																
<i>R. subpinnatus</i> (Lindb.) T.J. Kop.	+	+	+	+	+	+	+	+									
<i>R. triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.	+	+	+	+	+	+	+	+									

Таксоны	Номера пунктов флористических исследований															Географические группы
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	15	Дополнительно	Широкие	Долготные			
<i>Leskea polycarpa</i> Hedw.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		ПЗ УСТ	ГО			
Leskeaceae																
<i>Neckera pennata</i> Hedw.												БН	ГО-МТ			
Neckeraceae																
Plagiotheciaceae																
<i>Isotrygiopsis pulchella</i> (Hedw.) Z. Iwats.	+								+			ПЗ УА	БП			
<i>Myurella julacea</i> (Schwägr.) Bruch et al.						+			+			ПЗ УА	БП			
<i>Orthothecium strictum</i> Lorentz												АМ	ГО			
<i>Plagiothecium cavifolium</i> (Brid.) Z. Iwats.										+		БН	ГО			
<i>P. curvifolium</i> Schlieph. ex Limpr.										+		БН	Е			
<i>P. denticulatum</i> (Hedw.) Bruch et al.								+		+		ПЗ	К			
<i>P. laetum</i> Bruch et al.						+		+		+		БН	БП			
<i>Platydictya jungermannioides</i> (Brid.) H.A. Crum												АБ	ГО			
Pseudoleskeaceae																
<i>Pseudoleskeella tectorum</i> (Funck ex Brid.) Kindb. ex Broth.									+			ПЗ М	ГО			
<i>P. nervosa</i> (Brid.) Nyholm									+			ПЗ УА М	ГО			

Таксоны	Номера пунктов флористических исследований															Географические группы		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	15	Дополнительно	Широтные	Долготные					
Pylaisiaceae																		
<i>Breidleria pratensis</i> (W.D.J.Koch ex Spruce) Loeske	+							+									Б	ГО
<i>Callicladium haldanianum</i> (Grev.) Crum.																	ПЗ У	ГО
<i>Calliargonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	+	+				+		+									Б	ГО-МТ
<i>C. lindbergii</i> (Mitt.) Hedenäs	+	+	+	+	+	+		+									ПЗ У	ГО
<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.	+	+	+	+	+	+	+	+									Б	ГО
<i>Pylaisia polyantha</i> (Hedw.) Bruch. et al.	+	+	+	+	+	+	+	+									ПЗ УСТ	ГО
<i>Stereodon bambergeri</i> (Schimp.) Lindb.																	АМ	ГО
<i>S. holmenii</i> (Ando) Ignatov & Ignatova										+							АГА	ГО
<i>S. pallescens</i> (Hedw.) Mitt.																	БН	ГО
<i>S. vaucheri</i> (Lesq.) Lindb. ex Broth.											+						АР	ГО
Rhytidiaceae																		
<i>Rhytidium rugosum</i> (Hedw.) Kindb.											+						АБ М	ГО-МТ
Scorpidiaceae																		
<i>Hamatocaulis vernicosus</i> (Mitt.) Hedenäs												+					ПЗ УА М	ГО

Таксоны	Номера пунктов флористических исследований										Географические группы		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	15	дополнительно	Широтные	Долготные
<i>Hygrohypnella ochracea</i> (Turner ex Wilson) Ignatov & Ignatova	+								+	+		ПЗ УА М	ГО
<i>Sanonia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		АБ	К
<i>Scorpidium cossonii</i> (Schimp.) Hedenäs	+			+	+		+	+	+	+		АМ	ГО-МТ
<i>S. revohvens</i> (Sw. ex anon.) Rubers				+					+	+		АМ	БП
<i>S. scorpioides</i> (Hedw.) Limpr.	+			+	+				+	+		АБ	БП
Thuidiaceae													
<i>Abietinella abietina</i> (Hedw.) M.Fleisch.	+	+			+	+	+	+	+	+		ЛС	ГО
<i>Helodium blandowii</i> (F. Weber & D.Mohr) Warnst	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		ГА-Б	ГО
<i>Thuidium recognitum</i> (Hedw.) Lindb.		+								+		БН	ГО
ВСЕГО	109	114	68	71	77	71	98	59	135	207			

Примечание. Широтные географические группы видов: АМ – аркто-монтанная, АГА – аркто-гипоарктическая, ГА – гипоарктическая, АБ – аркто-бореальная, ГА-Б – гипоаркто-бореальная, Б – бореальная, БН – бореально-неморальная, Н – неморальная, ЛС и С – лесостепная и степная, АР – аридная, ПЗ У – пльоризональная с широким распространением в умеренной зоне, ПЗ УА – пльоризональная с широким распространением в умеренной зоне и в Арктике, ПЗ УСТ – пльоризональная с широким распространением в умеренной зоне, субтропиках и тропиках, М – виды предущих групп, преимущественно распространенные в горных районах. Долготные географические группы видов: Е – европейская, АФ – амфиатлантическая, ЕА – евроазиатская, ГО – голарктическая, ГО-МТ – преимущественно голарктическая с присутствием в горных районах тропиков за пределами голарктического флористического царства, БП – биполярная, К – космополитная.

Главной особенностью флоры мхов БКП является высокая доля северных видов, широко распространенных в тундровой зоне и высокоширотной Арктике, а также видов, тяготеющих к горным районам (монтанные). Ее высокое богатство (общее число видов – 240, а всего во флоре материковой части области около 300) обусловлено присутствием целого ряда видов специфических экологических групп: эрозиофилов (поселяющихся подвижных эродированных субстратах, например на речном делювии, осыпях), копрофилов (на помете млекопитающих и погадках хищных птиц), кальцефилов (приуроченных к минеральным болотам, выходам грунтовых вод и скальным обнажениям). Оно поддерживается благодаря специфике рельефа, температурному и гидрологическому режиму, высокому разнообразию и слабой антропогенной нарушенности большинства характерных для плато лесных, болотных и водных экосистем.

3.3. Особенности биологии и экологии редких видов флоры в карстовых ландшафтах Беломорско-Кулойского плато

3.3.1. *Калипсо луковичная* – *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (Orchidaceae)

Одна из отличительных особенностей флоры БКП – повышенное видовое разнообразие представителей семейства Орхидных. В пределах плато отмечен 21 вид орхидей из 26, произрастающих в Архангельской области. Это связано, прежде всего, с наличием уникальных карстовых ландшафтов с особыми формами рельефа, характеризующимися выходом на поверхность горных пород (гипса, известняка, доломита) и минерализованных вод, формирующим специфичных почв, богатых минеральными составляющими. Специфичными для территории являются долины карстовых рек с частыми обнажениями склонов и богатыми аллювиально-дерновыми карбонатными почвами пойм. Эти ландшафтные особенности плато создают благоприятные условия для существования кальцефильных видов, в том числе орхидей.

Одной из редких орхидей, произрастающих на плато, является калипсо луковичная.

Калипсо луковичная занесена в Красную книгу Российской Федерации [152] со статусом 3б, редкий вид и в Красную книгу Архангельской области (статус 3, редкий вид) [52].

В Архангельской области вне БКП встречается на юге Онежского р-на, реках Ваге, Вычегде, в бассейне Пинеги и Кулоя (реках Пинега, Чуга, Кулой, Келда, Полта). Отмечена на территории Кенозерского национального парка, Кулойского и Чугского заказников [52].

На территории БКП известные места произрастания вида сосредоточены в его юго-восточной части. С 60–70-х годов прошлого века имеются сведения о произрастании вида в окр. п. Нижняя Золотица, в долинах Полты, Келды, Сотки, Пинежском заповеднике [145], в конце 70-х вид был обнаружен в окрестностях п. Голубино (ныне это территория охранной зоны заповедника и памятника природы «Голубинский карстовый массив»). В 2008 году вид был отмечен в заказнике «Железные Ворота» [147].

Изучение состояния ценопопуляций *Calypso bulbosa* (L.) Oakes по методике наблюдений за ценопопуляциями редких видов [161], а также изучение сезонной динамики вида по методике Бейдеман [162] начато в Пинежском заповеднике и на прилегающих к нему территориях в начале 80-х годов прошлого века. С 1997 года мониторинг динамики ценопопуляций проводится на 19 стационарных площадях, из них 17 расположено на территории заповедника в пойме Сотки и на склоне долины реки, 2 площади – в карстовых логах в охранной зоне заповедника и на территории памятника природы Голубинский карстовый массив (ПП ГКМ). Размер постоянных площадей примерно соответствует площади ценопопуляции и варьирует от 13,2 до 190 м². Мониторинг состояния ценопопуляций включает изучение динамики их численности, определение возрастной структуры, проведение морфометрических измерений особей на ряде постоянных площадей. При определении возрастной структуры учитывались ювенильные, имматурные, взрослые вегетативные и генеративные возрастные группы.

Фенологические наблюдения проводятся на 4 феноплощадях (ФП) размером 10×10 м: на склонах карстовых логов (ПП ГКМ: ФП1 и ФП2, охранная зона заповедника: ФП3) и на склоне долины реки Сотки в урочище Филипповская: ФП4 (Пинежский заповедник).

Calypso bulbosa – бореальный циркумбореальный вид, бриофил. В пределах заповедника встречается рассеянно в местах сильно развитого карста, наиболее крупная локальная популяция вида приурочена к долине Сотки. По приуроченности к горным породам вид характеризуется довольно широкой амплитудой, встречаясь как на чистых сульфатных породах (гипс, ангидрит), так и на сульфатных породах с примесью карбонатов (гипс с просяями известняков и доломитов). В долине Сотки ценопопуляции

вида отмечаются сразу после появления скальных береговых обнажений. Известняки, распространенные на прилегающих к северу от заповедника территориях (долина р. Тимтомы), мало пригодны для произрастания *C. bulbosa*, т.к. для данных ландшафтов характерно развитие травяных лесов на сухих дерново-карбонатных почвах со слабо развитым моховым покровом.

Места произрастания *C. bulbosa* – пойменные и логовые ельники: аконитово-разнотравные (Е. аконитовый по С.Ю. Попову в данной монографии), грушанково-зеленомошные и бруснично-разнотравно-зеленомошные (Е. бруснично-костяничный, по С.Ю. Попову), с хорошо развитым моховым покровом, в котором доминируют *Rhytidiadelphus triquetrus* и *Hylocomium splendens*, и разреженным травяно-кустарничковым ярусом. Кроме того, в долине Сотки и карстовых логах калипсо луковичная часто встречается в нижней части склонов в еловых, елово-лиственничных ивняково-зеленомошных и грушанково-зеленомошных редколесьях и в их средней части в сосновых дриадово-толокнянковых и лиственничных арктоусово-брусничных редколесьях. Для всех типов редколесий характерны слабая сомкнутость древостоя (0,1–0,2), состоящего из 2–3 пород, и его низкий бонитет, слаборазвитые почвы с близким подстиланием гипса. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Vaccinium vitis-idaea* и *Arctostaphylos uva-ursi*, значительно участие арктоальпийских реликтовых видов – *Dryas punctata*, *Arctous alpina*. Проективное покрытие травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового яруса от 30 до 50%. Калипсо луковичная произрастает на участках с сомкнутым моховым покровом.

Небольшие популяции вида встречаются также в смешанных лиственнично-сосновых и елово-березовых травяно-брусничных лесах на шлопняковом карсте, где особи чаще встречаются на глыбах и останцах гипса.

В пойменных и логовых ельниках постоянные спутники *C. bulbosa* – *Atragene sibirica*, *Carex digitata*, *Oxalis acetosella*, *Pyrola rotundifolia*, *Rubus saxatilis*, *Stellaria nemorum*, *Thalictrum minus*. Общее проективное покрытие сообществ с участием *C. bulbosa*, по результатам геоботанических описаний постоянных площадей в пойме р. Сотки, сделанных в июле 2009 года, составляет в среднем 50%. В описаниях, проведенных в 1997 году в те же календарные сроки на тех же площадях, проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляло в среднем 25%. Даже с учетом более прохладного июля 2009 года фиксируется значительное увеличение проективного покрытия травостоя. Являясь слабоконку-

рентным видом *C. bulbosa* быстро выпадает из состава травяно-кустарничкового яруса при разрастании в ценозе отдельных видов (*Carex digitata*, *Vaccinium vitis-idaea*).

Для мест произрастания вида в пойме реки характерны аллювиально-дерновые и аллювиально-дерновые карбонатные, часто оторфяненные почвы с толщиной подстилки до 18–20 см. Дерновый горизонт мощностью до 15 см на глубине 20–30 см подстилается карбонатными песками. На склонах долины реки и карстовых логов, а также на шелопняковом карсте преобладают слаборазвитые грубогумусовые почвы, на глубине 5–15 см подстилающиеся гипсом. Подземная часть растения обычно располагается в толще подстилки со слабокислой или нейтральной реакцией среды ($\text{pH}_{\text{вод}} 6,17\text{--}7,37$) [164].

Вегетация *Calypso bulbosa* начинается одновременно со сходом снегового покрова, по многолетним данным (1981–2015 гг.), средняя дата начала вегетации отмечается 9–21 мая (табл. 22). Начало цветения в среднем наступает 30 мая–2 июня, продолжительность цветения 13–21 день. Наиболее ранние сроки цветения вида за весь период наблюдений отмечались в 2010 году (18.05), что было обусловлено необычно высокими температурами воздуха во II декаде мая (среднесуточная температура декады +17 °С при среднеголетнем значении температуры воздуха мая +6,1 °С). Период созревания семян длится 43–49 дней, средние сроки созревания семян – 2–7.08. Отрастание нового листа отмечается в середине августа. Самоподдержание популяций происходит семенным и вегетативным способами.

Calypso bulbosa – короткокорневищное клубнелуковичное растение со шнуровидными придаточными корнями. Клубнелуковица орхидеи развивается во мху или под слоем опада. Некоторые авторы называют подземный видоизмененный вегетативный побег калипсо луковичной псевдобульбой [165]. Однако клубнелуковицы располагаются под землей или на уровне почвы, часто входят в состав корневища и не фотосинтезируют. Псевдобульбы – это утолщенные, фотосинтезирующие надземные побеги орхидных [166]. Некоторые молодые растения имеют, кроме того, коралловидное корневище, которое является по своему происхождению разросшимся протокормом, иногда оно сохраняется до генеративного состояния особи и возможно используется для вегетативного размножения [167]. Генеративный побег высотой 8–15 см одет двумя перепончатыми влагалищами. Лист одиночный, прикорневой, с довольно длинным черешком, яйцевидный, заостренный, сверху темно-зеленый, складчатый и волнистый по краю, снизу более бледный. Цветок одиночный, поникший. Плод – коробочка.

Таблица 22
**Сроки наступления основных фенофаз *Salixo babosa* на стационарных площадях
 в период с 1981 по 2015 г.**

№ ст. пл.	Период наблюдений, дней	Начало вегетации			Начало цветения			Массовое цветение			Окончание цветения			Начало созревания плодов		
		Средняя дата	Наиболее ранняя	Наиболее поздняя	Средняя дата	Наиболее ранняя	Наиболее поздняя	Средняя дата	Наиболее ранняя	Наиболее поздняя	Средняя дата	Наиболее ранняя	Наиболее поздняя	Средняя дата	Наиболее ранняя	Наиболее поздняя
1	35	14.5	22.4	4.6	2.6	18.5	14.6	7.6	21.5	21.6	18.6	2.6	2.7	5.8	18.7	14.8
2	35	14.5	27.4	4.6	1.6	18.5	19.6	6.6	21.5	17.6	20.6	2.6	9.7	2.8	18.7	12.8
3	35	9.5	18.4	4.6	2.6	20.5	26.6	5.6	18.5	17.6	15.6	2.6	25.6	3.8	24.7	14.8
4	13	21.5	4.5	1.6	30.5	21.5	11.6	9.6	25.5	20.6	20.6	9.6	29.6	7.8	28.7	18.8

В таблице 23 приводятся морфометрические показатели генеративных особей калипсо луковичной, произрастающих в карстовых логах в листовенничных арктоусово-брусничных редколесьях в окрестностях пос. Голубино (лог Тараканья Щелья, ст. пл. 1 и Голубинский лог, ст. пл. 2). Несмотря на несколько различающиеся условия произрастания (ст. пл. 1 расположена на склоне северной экспозиции более «холодного» каньонообразного лога, ст. пл. 2 – на склоне юго-западной экспозиции относительно широкого лога), морфометрические показатели особей двух ценопопуляций довольно близки. Можно только отметить несколько большую высоту генеративного побега и размер цветка *Calypso bulbosa* в логу Тараканья Щелья.

По имеющимся за 1998 год данным, на территории заповедника средние морфометрические показатели (см) генеративных особей калипсо луковичной были следующими: на склоне долины Сотки в елово-лиственничном ивнячково-зеленомошном редколесье – высота побега $11,4 \pm 0,34$, длина листа $3,81 \pm 0,11$, ширина листа $2,68 \pm 0,07$, размер цветка $2,35 \pm 0,02$; в ельнике костянично-разнотравном в пойме Сотки – высота побега $12,2 \pm 0,47$, длина листа $4,26 \pm 0,1$, ширина листа $2,74 \pm 0,08$, размер цветка $2,15 \pm 0,02$.

Некоторые различия по годам в размерах надземных органов могут объясняться вступлением в генеративную фазу большего или меньшего числа молодых особей, которые, как правило, имеют меньшие размеры. Коррелятивных связей размеров особей с погодными условиями сезонов (температурами мая и августа предыдущего года) не выявлено.

Ценопопуляции *C. bulbosa*, как правило, малочисленны: от 2–3 до нескольких десятков особей, редко более сотни, имеют правосторонний возрастной спектр, доля молодых особей может колебаться от 0 до 30%. Доля цветущих от общего числа особей (рис. 1) в локальной популяции в пойме Сотки в период с 1997 по 2015 годы составляла от 18 до 79%, максимальная доля цветущих особей наблюдалась в 1997 году, минимальная – в 2006 г. Доля плодоносящих особей от числа цветущих в отдельных ценопопуляциях (данные по 4 стац. площадям) составляла в этот период от 0 до 100% (в 2015 г.).

Амплитуда динамики численности ценопопуляций колебалась от 0 (полное отсутствие особей) до 475%. За 100% принималась численность предыдущего года. Динамика общей численности ценопопуляций калипсо луковичной в пойме р. Сотки (по результатам учетов на постоянных площадях) представлена на рисунке 2. С 2002 по 2015 годы наблюдается значительное снижение численности локальной популяции *C. bulbosa*. В период с 1998 по 2015 годы наблюдается рост среднегодовых температур и среднемесячных температур июля и августа.

Морфометрические показатели (см) генеративных особей *Calypso bulbosa* на стационарных площадях в период с 1988 по 2015 г.*

Год	Стационарная площадь 1					Стационарная площадь 2				
	Выс. поб.	Дл. листа	Шир. листа	Разм. цв.	Выс. поб.	Дл. листа	Шир. листа	Разм. цв.		
1998	9,3±0,38	3,75±0,22	2,14±0,13	2,15±0,03	9,18±0,08	4,06±0,03	2,46±0,02	2,09±0,01		
2000	9,77±0,32	3,62±0,16	2,26±0,06	2,23±0,03	10,85±0,07	4,55±0,03	2,64±0,03	2,21±0,08		
2001	9,89±0,75	3,82±0,23	2,27±0,09	2,2±0,05	9,63±0,14	4,25±0,04	2,56±0,03	2,08±0,12		
2002	9,43±0,55	4,01±0,19	2,31±0,14	2,28±0,1	9,83±0,81	4,3±0,24	2,6±0,14	1,97±0,05		
2003	11,25±0,57	4,11±0,19	2,3±0,07	2,27±0,07	11,45±0,26	4,31±0,09	2,49±0,06	2,13±0,01		
2004	9,75±0,96	4,14±0,21	2,45±0,1	2,11±0,03	8,33±0,64	4,04±0,14	2,62±0,09	1,77±0,06		
2005	11,13±0,44	4,1±0,3	2,4±0,15	2,32±0,06	9,5±0,22	4,26±0,04	2,09±0,05	1,92±0,01		
2006	10,8±0,37	4,23±0,22	2,63±0,07	2,4±0,06	9,5±0,35	3,8±0,35	2,2±0,07	2,15±0,04		
2007	9,93±0,44	4,0±0,24	2,32±0,08	2,43±0,06	8,63±0,12	4,13±0,1	2,37±0,03	2,15±0,05		
2008	11,17±0,48	3,77±0,34	2,33±0,19	2,46±0,07	9,57±0,16	4,19±0,05	2,33±0,03	2,27±0,02		
2009	10,5±0,51	4,25±0,3	2,67±0,13	2,22±0,04	8,81±0,14	4,04±0,06	2,39±0,03	2,11±0,02		
2010	10,29±0,39	3,53±0,25	2,27±0,16	2,25±0,07	9,14±0,12	3,71±0,04	2,36±0,02	1,97±0,02		
2011	9,03±0,36	3,39±0,18	2,2±0,11	2,26±0,04	8,59±0,14	3,57±0,05	2,23±0,04	2,03±0,01		
2012	8,88±0,73	3,03±0,22	2,03±0,15	2,36±0,06	10,25±0,33	3,38±0,14	2,1±0,07	2,08±0,06		
2013	9,46±0,71	3,81±0,16	2,33±0,11	2,18±0,05	9,75±0,65	3,78±0,12	2,18±0,04	2,1±0,18		
2014	11,64±0,26	4,26±0,17	2,44±0,14	2,3±0,08	10,17±0,63	4,35±0,4	2,35±0,16	2,2±0,07		
2015	14±1	4,1±0,1	2,3±0,2	2,15±0,05	12,5±0,35	3,4±0,07	2,05±0,18	отщепили		
Средн.	10,37	3,88	2,33	2,27	9,75	4,00	2,35	1,95		

* Данные за 1999 г. отсутствуют.

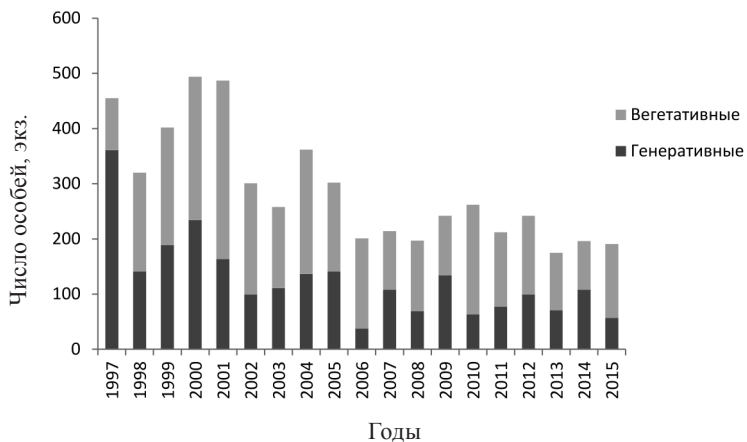


Рис. 1. Соотношение вегетативных и генеративных особей *Calypso bulbosa* в локальной популяции поймы р. Сотки (на 15 стационарных площадях)

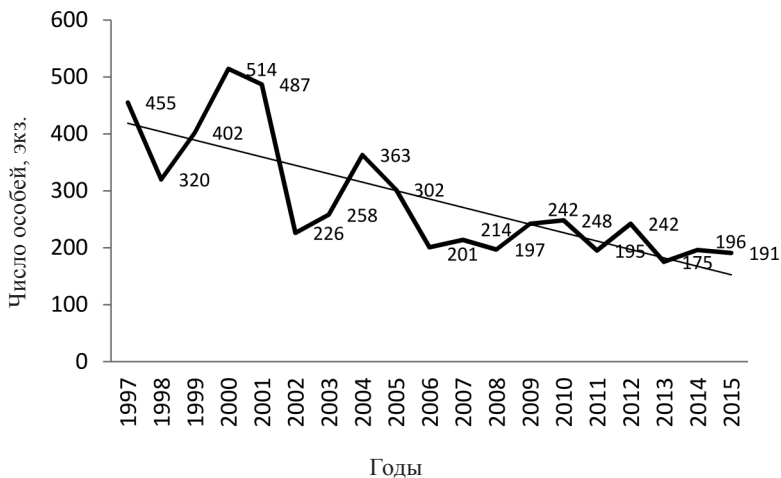


Рис. 2. Динамика численности популяций *Calypso bulbosa* в пойме р. Сотки

Так, по данным ГМС п. Пинега, по сравнению с предыдущим двадцатилетним периодом наблюдений, среднемесячная температура июля за этот период выросла с 14,7 до 16,8 °С. В отдельные годы (2003, 2004, 2010) она была выше обычного на 3,5–3,7 °С. Высокие июльские температуры сопровождалась крайне низким количеством выпавших осадков, что приводило к перегреву и пересыханию подстилки и верхних слоев почвы и отрицательно воздействовало на состояние особей калипсо луковичной во всех возрастных группах. Несмотря на тенденцию к снижению летних температур (2014–2015 гг.) численность ценопопуляций остается по-прежнему на низком уровне. Возможно, что не менее отрицательным фактором, влияющим на жизнеспособность популяций, является увеличение общего проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса сообществ с участием *C. bulbosa*. По результатам повторных геоботанических описаний стационарных площадей в пойме р. Сотки, сделанных в июле 2009 года, проективное покрытие трав за 10 лет увеличилось вдвое (с 25 до 50%), что явилось следствием повышения летних температур. Заметно полное выпадение локусов калипсо луковичной на отдельных площадях в местах разрастания *Carex digitata* и *Vaccinium vitis-idaea*. Одновременно с численностью уменьшается и плотность особей, так, в первые годы наблюдений (1997–2001) ее значение (среднее для всех постоянных площадей) в разные годы колебалось от 0,26 до 0,36 ос./м², доходя на отдельных площадях до 1,25 ос./м², в последние годы (2013–2015) плотность составляла 0,13–0,19 ос./м².

Воздействие неблагоприятных природных факторов усиливается увеличившимся антропогенным прессом. Часто места произрастания калипсо луковичной находятся вблизи уникальных геологических объектов – пещер, водопадов, карстовых цирков. С начала века число туристов, посещающих уникальные карстовые ландшафты БКП, возросло в десятки раз. Заметны признаки деградации ценозов с произрастанием вида на территории памятника природы «Голубинский карстовый массив», в охранной зоне заповедника вблизи п. Голубино. К сожалению, мер по сохранению редких видов в условиях возрастающего туристического потока не принимается.

Калипсо луковичная сокращается в численности по всему ареалу [167], так, в Ленинградской области осталось последнее место произрастания вида, в котором также произошло резкое сокращение численности. С 2007 года здесь насчитывается ежегодно не более 15 генеративных особей [168]. Крайне малочисленны популяции вида в Республике Коми [169] со статусом 1б, как исчезаю-

щий вид занесена *Calypso bulbosa* в Красную книгу Мурманской области [170]. В Красную книгу Архангельской области [52] вид занесен со статусом 3. Необходим пересмотр статуса вида на 2, как сокращающегося в численности, продолжение мониторинга за состоянием ценопопуляций вида, разработка мер по его охране в местах, затронутых хозяйственной деятельностью, в т.ч. туризмом.

3.3.2. Башмачок настоящий – *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae)

Популяционные исследования *Cypripedium calceolus* L. проводились в разных частях его ареала. На европейском севере России популяции вида изучались в Мурманской области [170, 171], в Карелии [172–174], в Республике Коми [175, 176]. В Архангельской области изучение состояния ценопопуляций *C. calceolus* проводилось в Пинежском заповеднике и на прилегающих территориях [177–180].

Башмачок настоящий занесен в Красную книгу Российской Федерации [152] со статусом 3б, редкий вид, и в Красную книгу Архангельской области [52] со статусом 3, редкий вид.

В Архангельской области вне БКП *C. calceolus* встречается спорадически, в среднем течении Онеги, верховьях Емцы, средним и нижнем течении Пинеги и Чуги, в нижнем течении Келды и Полты, на реках Сев. Двине, Кулое, Мезени и Мезенской Пижме, в окрестностях озер – Кенозера, Лекшмозера и Кожозера [178]. Крупные ценопопуляции вида отмечены на склонах Кулогорского уступа вдоль канала, соединяющего реки Пинега и Кулой. В последние годы вид был обнаружен на юго-востоке области в Вилегодском и Котласском заказниках [179, 180]. На Беломорско-Кулойском плато места произрастания вида приурочены, в основном, к его центральной и юго-восточной частям (р. Сояна, Полта, Келда, Тимтома, Сотка; уступу БКП и карстовым логом). Редко вид встречается на водоразделах по заболоченным берегам озер, в местах выхода минерализованных вод. В Пинежском заповеднике *Cypripedium calceolus* распространен в долине Сотки, вне ее отмечено два местонахождения вида в южной части заповедника.

Изучение состояния ценопопуляций *C. calceolus* по общепринятой методике [181], а также изучение сезонной динамики вида по методике Бейдемана [162] начато в Пинежском заповеднике одновременно с изучением калипсо луковичной в начале 80-х годов прошлого века. С 1997 года мониторинг динамики ценопопуляций проводится на 19 стационарных площадях, из них 17 расположено на

территории заповедника в пойме Сотки и на склоне долины реки, 2 площади – в карстовых логах в охранной зоне заповедника (ОЗ) и на территории памятника природы «Голубинский карстовый массив» (ПП ГКМ). Фенологические наблюдения за *C. calceolus* проводятся на тех же 4 площадях, где проводится феномониторинг калипсо луковичной (раздел 3.3.1). Размер постоянных площадей соответствует площади ценопопуляции и варьирует от 32 до 228 м², размер феноплощадей – 100 м. При определении численности ценопопуляций использовали понятие «условные особи» [182], принимая за одну условную особь один надземный побег.

Башмачок настоящий – бореальный евроазиатский вид, кальцефил. В Пинежском заповеднике орхидея встречается на сульфатных породах с примесью карбонатов (гипс с прослоями известняков и доломитов). В других районах БКП встречается также в местах выхода известняков и доломитов (долины рек Тимтомы, Сояны, карстовые лога заказника «Железные Ворота»), образуя в данных местах произрастания крупные популяции с повышенной жизненностью особей.

Фитоценотическая амплитуда *C. calceolus* достаточно широка. В пойме Сотки башмачок настоящий встречается в еловых, березовых, ольховых и смешанных аконитово-разнотравных, костянично-разнотравных и гераниево-разнотравных лесах. Здесь его постоянные спутники – *Aconitum septentrionale*, *Atragene sibirica*, *Crepis sibirica*, *Galium boreale*, *Geranium sylvaticum*, *Melica nutans*, *Pyrola rotundifolia*, *Rubus saxatilis*, *Saussurea alpina*, *Thalictrum minus* subsp. *kemense*, *Trollius europaeus*, *Vaccinium vitis-idaea*. Почвы – аллювиальные дерновые и дерново-перегнойные с нейтральной или слабощелочной реакцией среды (рН_{вод} 6,39–7,44), с 5–20 см, подстилающиеся карбонатным слоистым аллювием [164].

Произрастает башмачок настоящий и по склонам долины Сотки и карстовых логов в сосново-лиственничных толокнянково-брусничных, в елово- и сосново-лиственничных костянично-разнотравных редколесьях в верхних частях склонов, а также в еловых костянично-зеленомошных редколесьях в их нижних частях. Для всех редколесных ассоциаций характерны маломощные щебнисто-сухоторфянистые почвы. На полузадерненных склонах особи *C. calceolus* произрастают, как правило, в ложбинообразных понижениях рельефа. В южной части заповедника вид встречается по заболоченным берегам озер в сосняках травяно-болотных на торфяных почвах, в местах их подпитки минерализованными водами.

Начало вегетации *C. calceolus* приходится на 19–25 мая (табл. 24), начало цветения – 16–23 июня, средняя продолжитель-

ность цветения – 16–20 дней. Период созревания семян длится 61–65 дней, средние сроки созревания семян – 6–8.09. Наиболее ранние сроки зацветания отмечены у башмачка настоящего, как и у калипсо луковичной, в 2010 г. – 2.06. В популяциях *C. calceolus* в поймах рек преобладает вегетативный способ самоподдержания, на полузадерненных склонах отмечается и семенное возобновление.

Таблица 24

Сроки наступления основных фенофаз *Cypripedium calceolus* на стационарных площадях за период с 1981 по 2015 г.

№ ст. пл.	Период набл., дней	Начало вегетации			Начало цветения			Массовое цветение			Окончание цветения			Начало созревания плодов		
		Средняя дата	Наиболее ранняя	Наиболее поздняя	Средняя дата	Наиболее ранняя	Наиболее поздняя	Средняя дата	Наиболее ранняя	Наиболее поздняя	Средняя дата	Наиболее ранняя	Наиболее поздняя	Средняя дата	Наиболее ранняя	Наиболее поздняя
1	31	22.5	6.5	5.6	18.6	2.6	28.6	23.6	4.6	4.7	4.7	20.6	21.7	6.9	18.8	23.9
2	35	25.5	3.5	16.6	23.6	9.6	4.7	29.6	14.6	12.7	9.7	20.6	24.7	8.9	31.8	21.9
3	35	19.5	25.4	9.6	17.6	2.6	5.7	23.6	4.6	8.7	3.7	17.6	20.7	6.9	18.8	26.9
4	11	25.5	12.5	8.6	16.6	8.6	29.6	26.6	19.6	4.7	6.7	27.6	16.7	-	-	-

Cypripedium calceolus – многолетнее короткокорневищное растение [163]. Корневище с многочисленными жесткими корнями, наземный побег высотой 20–40 (50) см несет 1–2 влагалищных низовых листа с недоразвитым пластинками, 3 листа срединной формации и 1–2 (3) зеленых листа верховой формации, в пазухах которых развиваются цветки [163].

Цветки одиночные или по 2 (редко 3) на верхушке стебля (в единственном случае в долине р. Тимтомы был отмечен побег с 4 цветками). Цветки с красновато-бурыми листочками околоцветника и светло-желтой губой. Иногда в долине Сотки у отдельных маркированных номерками особей отмечались цветки с желтыми листочками околоцветника. Как показали дальнейшие наблюдения, в следующем сезоне у данных растений развивались цветки обычной окраски. Плод – коробочка.

В таблице 25 приводятся морфометрические показатели генеративных особей башмачка настоящего, произрастающих в карстовых логах в сосново-лиственничном толокнянково-брусничном (лог Тараканья Щелья, ст. пл. 1) и елово-лиственничном костянично-разнотравном (Голубинский лог, ст. пл. 2) редколесьях. В целом морфометрические показатели на ст. пл. 2 немного выше, чем на ст. пл. 1. Отчасти это объясняется чуть более «теплыми» условиями произрастания в Голубинском логу, в результате лучшего прогрева его в весенне-летний период.

Лог Тараканья Щелья более подвержен осыпям склонов, в результате чего отдельные особи башмачка настоящего оказываются засыпаны гипсовым щебнем (2012 год), проросшие на 2–3 недели позже других эти побеги отличаются меньшей высотой. Одним из отрицательных факторов, влияющим на состояние ценопопуляции *C. calceolus* в логу Тараканья Щелья, является деградация места произрастания вида из-за увеличившегося антропогенного пресса. В нарушении Положения о памятнике природы «Голубинский карстовый массив» группы организованных и неорганизованных туристов совершают экскурсии по днищу лога, вытаптывая, в числе других редких видов, и особи *C. calceolus*. На рисунках 3 и 4 видны тренды уменьшения высоты генеративных побегов и размера цветков на ст. пл. 1. На ст. пл. 2, где антропогенная нагрузка значительно ниже, напротив, просматривается тенденция к увеличению этих показателей. Ценопопуляции *C. calceolus* в Пинежском заповеднике насчитывают от 5–7 до нескольких сотен особей. В пойме Сотки в популяциях башмачка настоящего преобладают взрослые особи, на полузадерненных склонах долины реки и карстовых логов – возрастной спектр их бимодальный, с пиками в имматурной и генеративной группах.

За период наблюдений с 1997 по 2015 год доля цветущих от общего числа растений (рис. 5) составляла от 37 до 72% (среднее значение для 15 ценопопуляций, пойма Сотки). В 2003, 2007 и 2009 годах отмечалось снижение доли генеративных побегов (14, 24 и 22% соответственно), что связано с неблагоприятными условиями начала вегетационных сезонов. Доля завязавшихся и вызревших плодов от числа цветков колебалась в период с 1997 по 2015 годы от 0 до 45% (данные по 4 стац. площадям). Амплитуда динамики численности особей на площадях составила от 23 до 422%.

Морфометрические показатели (см) генеративных особей *Syrphidium caeseolus* на стационарных площадях в период с 1988 по 2015 г.*

Год	Стационарная площадь 1 (Ст. пл. 1)						Стационарная площадь 2 (Ст. пл. 2)					
	Выс. поб.	Дл. листа	Шир. листа	Разм. цв.	Выс. поб.	Дл. листа	Шир. листа	Разм. цв.	Выс. поб.	Дл. листа	Шир. листа	Разм. цв.
1998	30,1±0,6	11,3±0,5	6,0±0,3	3,2±0,05	28,3±1,1	11,8±0,4	7,1±0,3	3,5±0,01				
2000	31,1±1,3	12,1±0,4	5,8±0,3	-	32,1±0,9	12,5±0,4	6,8±0,31	-				
2001	26,5±0,8	12,2±0,3	4,7±0,2	3,5±0,04	27,2±1,2	11,7±0,5	5,6±0,3	3,8±0,07				
2002	28-1,0	11,6±0,4	5,5±0,3	3,5±0,07	32,4±1,8	12,6±0,6	7,0±0,4	3,7±0,08				
2003	24,7±1,6	11,5±0,5	6,2±0,3	3,6±0,04	27,8±2,4	13,5±1,4	8,3±1,3	-				
2004	26,7±1,1	12,3±0,4	5,8±0,2	3,4±0,03	23,6±1,2	10,6±0,4	5,5±0,2	3,5±0,1				
2005	29,2±0,8	13,2±0,3	6,2±0,4	3,6±0,05	28,2±1,3	12,6±0,3	6,3±0,2	-				
2006	28,9±1,0	11,8±0,2	5,7±0,2	3,5	27,2±1,0	11,8±0,3	6,2±0,2	-				
2007	30,6±0,8	12,8±0,3	6,8±0,2	3,5±0,05	34,5±1,0	13,5±0,5	8,0±0,3	3,3±0,08				
2008	29,3±0,9	13,1±0,4	6,6±0,2	3,6±0,04	29,2±0,8	12,4±0,4	6,8±0,3	3,8±0,07				
2009	27,5±0,9	13,6±0,3	5,9±0,2	3,3±0,05	29,9±0,7	12,7±0,2	6,0±0,2	3,4±0,06				
2010	29,6±1,1	12,1±0,3	5,8±0,2	3,4±0,06	32,8±1,3	13,3±0,4	7,1±0,4	3,6±0,07				
2011	27,1±0,8	11,2±0,2	5,1±0,2	3,3±0,04	29,1±0,8	11,9±0,3	5,9±0,3	3,5±0,08				
2012	26,3±1,0	12,0±0,3	5,5±0,2	3,5±0,07	30,1±1,3	12,5±0,4	7,0±0,3	3,8±0,07				
2013	27,8±0,9	11,4±0,3	5,5±0,2	3,4±0,05	28,4±1,2	11,7±0,4	5,5±0,3	3,5±0,08				
2014	25,5±1,0	11,5±0,3	5,2±0,2	3,4±0,06	31,6±1,3	12,7±0,4	6,4±0,3	3,7±0,08				
2015	28,8±1,1	12,1±0,4	6,4±0,3	3,3±0,06	33,6±1,2	13,3±0,4	7,7±0,4	-				
Средн.	28,1	12,1	5,8	3,4	29,8	12,4	6,7	3,6				

* Данные за 1999 г. отсутствуют.

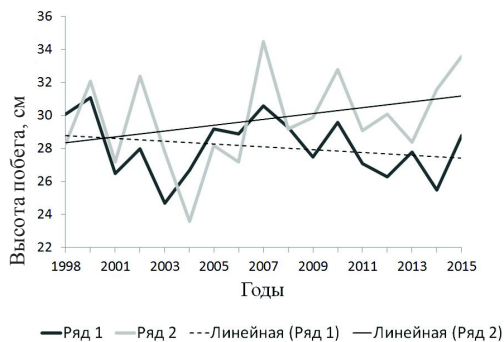


Рис. 3. Средняя высота генеративных побегов *Cypripedium calceolus* на ст. пл.1 (ряд 1) и ст. пл. 2 (ряд 2)

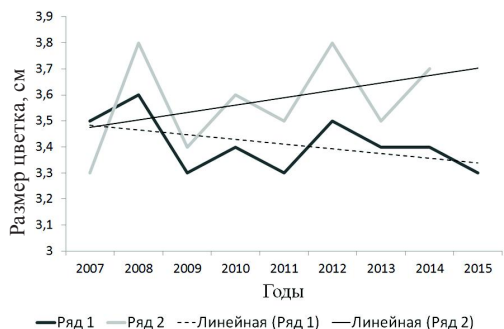


Рис. 4. Средний размер цветков *C. calceolus* на ст. пл. 1 (ряд 1) и ст. пл. 2 (ряд 2)

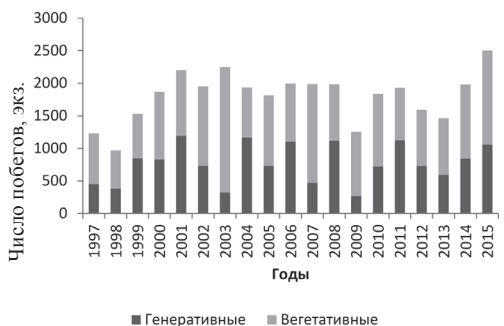


Рис. 5. Соотношение вегетативных и генеративных побегов *C. calceolus* в локальной популяции поймы р. Сотки (на 15 стационарных площадях)

Динамика общей численности ценопопуляций башмачка настоящего в пойме реки Сотки (по результатам учетов на стационарных площадях) представлена на рисунке 6. С 1997 по 2015 г. отмечается тенденция к увеличению числа особей башмачка настоящего, в основном за счет более активного вегетативного размножения, обусловленного благоприятными для вида погодными условиями летних сезонов. Одновременно с численностью возрастает и значение плотности особей, так, в первые годы наблюдений (1997–1999 гг.) ее значение (среднее для всех постоянных площадей) колебалось от 0,94 до 1,17 ос./м², в последние годы (2014–2015 гг.) значение плотности составляло 1,49–1,95 ос./м², доходя на отдельных площадях в 2015 году до 3,1 ос./м².

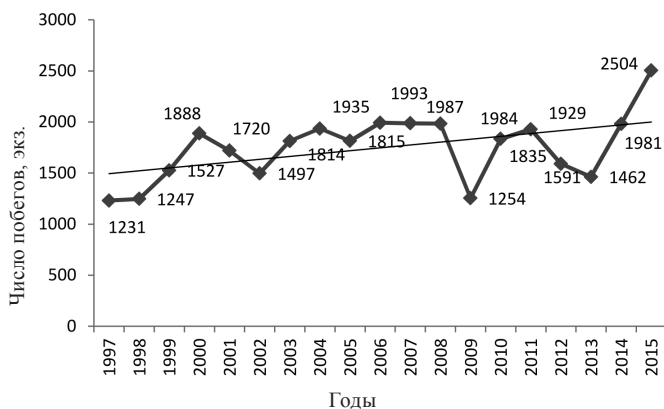


Рис. 6. Динамика численности популяций *Cypripedium calceolus* в пойме реки Сотки

В Архангельской области башмачок настоящий охраняется в Пинежском заповеднике, Кенозерском НП, ряде региональных заказников и памятников природы. Кроме заповедника на территории БКП вид находится под охраной в Соянском заказнике, заказнике «Железные Ворота», памятнике природы «Голубинский карстовый массив». В целом состояние большинства изученных ценопопуляций можно считать устойчивым с тенденцией к росту численности. Вызывает опасение популяция вида в карстовом логу Тараканья Щелья, где прослеживается деградация места произрастания, что отрицательно сказывается на состоянии данной популяции. Необходим контроль за исполнением Положения о Памятнике природы региональными природоохранными органами.

3.3.3. Прострел раскрытый – *Pulsatilla patens* (L.) Mill. (Ranunculaceae)

Прострел раскрытый (*Pulsatilla patens* (L.) Mill.) – лесостепной и боровой европейско-западносибирский вид, ареал которого охватывает Западную Европу, европейскую часть России, Урал и прилегающие к нему территории юга Западной Сибири [183–185]. В Архангельской области встречается на правом берегу р. Онеги, в бассейнах рек Сев. Двины, Вычегды распространен спорадически [52]. Северная граница ареала проходит по р. Союне, спускается на юг по р. Пинеге на с. Карпогоры, а восточнее вновь поднимается на север через южную часть Лешуконского района [144].

Экологический диапазон прострела не очень широк: предпочитает открытые место-обитания и светлые леса на сухих и влажных почвах со слабо- или умеренно-переменным увлажнением [38]. Встречается в условиях лугово-степного, сухо- и влажно-лугового режимов увлажнения; может расти на небогатых или богатых почвах; выносит слабо- или умеренно-переменное увлажнение; предпочитает открытые местообитания и светлые леса.

На европейской части России почти все места произрастания вида приурочены к светлым сосновым лесам, опушкам, гарям, известняковым склонам [184]. В Центрально-Черноземных областях, Поволжье прострел раскрытый встречается в сосновых лесах, по их опушкам, в кустарниковых и злаковых степях [187]. В Западной Сибири растет на каменистых и щебнистых склонах, в сухих остепненных борах, луговых степях, разреженных березовых перелесках, на лесных полянах и опушках [188].

На БКП *P. patens* распространен преимущественно в западной и центральной части (бассейны рек Падун, Ерны, Светлой Пачуги, Золотицы, Черной, Сояны). В восточной части плато отмечен в долинах рек Кёлды и Полты [193]. Здесь вид встречается в сосняках лишайниковых, мохово-лишайниковых, брусничных, в карстовых логах на склонах южной и юго-западной экспозиции произрастает в редкостойных березняках, сообществах низкотравных лугов и лишайниковых пустошей, реже – в долинах рек на склонах южной экспозиции.

Для определения экологических позиций *P. patens* в карстовых ландшафтах плато было проанализировано 25 геоботаничес-

ких описаний, выполненных в период с 2010 по 2013 годы в местах его произрастания. Оценку экологических режимов местообитаний проводили с применением амплитудных шкал Д.Н. Цыганова [38]. Экологическую толерантность вида определяли по методике, предложенной Л.А. Жуковой [189].

Таблица 26

Экологическая характеристика *Pulsatilla patens*

Экологические шкалы*		Потенциальный диапазон фактора	РЕV**	Группа толерантности***	Реализованный диапазон фактора	REV	К. ес.еф. (%)
Климатические шкалы	Tm (1–17)	5–11	0,41	ГСВ	6,35–7,67	0,08	19,5
	Kn (1–15)	7–12	0,40	ГСВ	8,08–9,23	0,08	20,0
	Om (1–15)	7–10	0,27	СВ	8,06–8,89	0,06	22,2
	Cr (1–15)	5–9	0,33	СВ	6,0–7,75	0,12	36,4
Почвенные шкалы	Hd (1–23)	5–13	0,39	ГСВ	11,91–13,5	0,06	15,4
	Nt (1–11)	-	-	-	3,63–6,10	0,23	-
	Rc (1–13)	-	-	-	5,14–7,33	0,17	-
	fH (1–11)	5–7	0,27	СВ	4,10–5,76	0,15	55,6
	Tr (1–19)	4–9	0,32	СВ	4,25–6,61	0,12	37,5
Освещенность/затенение	Lc (1–13)	1–5	0,56	МВ	3,31–4,73	0,16	28,6

* Экологические шкалы: Tm – термоклиматическая, Kn – континентальности климата, Om – омброклиматическая (аридности-гумидности), Cr – криоклиматическая, Hd – увлажнения почв, Tr – солевого режима почв, Nt – богатства почв азотом, Rc – кислотности почв, fH – переменности увлажнения, Lc – освещенности-затенения.

** РЕV – потенциальная экологическая валентность, REV – реализованная экологическая валентность; К. ес.еф. – показатель экологической эффективности.

*** Группы толерантности: СВ – стеновалентная, ГСВ – гемистеновалентная, МВ – мезовалентная.

Из таблицы 26 видно, что амплитуда реализованного экологического пространства *P. patens* на обследованной территории почти по всем факторам не выходит за пределы диапазонов его экологического ареала. Наблюдается лишь незначительное расширение амплитуды по отношению к факторам увлажнения почвы и переменности

увлажнения. Степень освоения экологического пространства видом в условиях карстовых ландшафтов плато для разных факторов варьирует от 15,4 до 55,6%. При этом наибольшие экологические возможности реализованы лишь по шкале переменности увлажнения почвы (К. ес. еф. – 55,6%), наименьшие – увлажнения почвы (К. ес. еф. – 15,4%). По отношению к факторам кислотности почв и богатства азотом, прострел проявляет стеновалентные позиции: на территории плато произрастает в условиях нейтральных и слабых почв, бедных или достаточно обеспеченных азотом.

Pulsatilla patens – многолетнее травянистое поликарпическое, короткокорневищно-стережнекорневое каудексовое растение, с ортотропными побегами, гемикриптофит. Вегетативные побеги укороченные, листья простые, длинночерешковые; листовые пластинки дважды-тройчато-рассеченные, молодые опушенные, позднее оголяются. Генеративные побеги прямостоячие, высотой 7–45 см, густоопушенные, оканчиваются крупным цветком [190]. Прицветные листья, разделенные на узколинейные доли и сросшиеся своими основаниями, собраны в мутовку и образуют т.н. цветочное покрывало. Цветки с простым венчиковидным синевато-фиолетовым околоцветником, большим количеством тычинок и пестиков; гинецей апокарпный. Прострел обладает определенной последовательностью созревания тычинок и рылец пестиков, что устраняет самоопыление (протогиния). В конце цветения возможна автогамия. Плод – многоорешек, орешки с длинными волосистыми столбиками. Зрелые плодики «зарываются» в почву с помощью ости, которая гигроскопична и под влиянием изменения влажности воздуха начинает закручиваться и ввинчивать плодики в почву [190]. Семена прорастают сразу после созревания или сохраняют всхожесть в течение двух лет.

Прострел – раннецветущее растение. На территории БКП цветение обычно происходит во второй половине мая. Плодоносит в июне-июле. Генеративные побеги развиваются раньше вегетативных, быстро проходят все фазы развития и затем отмирают. По мере цветения побеги удлиняются за счет пропорционального вытягивания базального междоузлия и цветоножки. Розеточные побеги, несущие длинночерешковые листья, развиваются позже и вегетируют до осени.

Это перекрестноопыляемое растение. Основными опылителями являются шмели, пчелы, реже жуки, мухи и как похитители нектара – муравьи и трипсы [190]. Весной служит пищей для глухарей и тетеревов, зайцев. Летом становится крайне ядовитым для животных.

Изучение состояния ценопопуляций *Pulsatilla patens* проведены по общепринятым методикам [181–191] и шкалам возрастных состояний [192, 193]. Счетной единицей была принята особь. В пределах исследуемых сообществ закладывали трансекты размером 1×20 м, которые разбивали на учетные площадки 1 м². На каждой площадке подсчитывали число особей изучаемого вида и регистрировали их онтогенетическое состояние. Места произрастания изученных ценопопуляций приведены в таблице 27.

Обследованные ценопопуляции (ЦП) занимают площадь от 50 до 1250 м² (табл. 28), наиболее крупные из них формируются на хорошо освещенных сухих склонах южной и юго-восточной экспозиции и днищам неглубоких логов. Размещение растений по площади биотопов контагиозное в виде локусов, в пределах групп – равномерное. Плотность ценопопуляций значительно варьирует: от 0,5 до 12,4 ос./м². При наличии семенного возобновления плотность ценопопуляции увеличивается за счет молодых особей. Например, вследствие прорастания семян по незначительным нарушениям напочвенного покрова на крутых склонах (45–50°) воронок в карстовых логах, в ЦП 5 и ЦП 14 плотность достигает 10,4 и 12,4 ос./м². Самые низкие показатели плотности выявлены для ЦП 11 в злаково-лишайниковом сообществе (с участием *Calamagrostis epigeios*), где растения прострела растут разреженно (плотность составляет 0,4 ос./м²), для ЦП 6 в склоновом березняке лишайниковом (0,5 ос./м²) и ЦП 3 в сосняке бруснично-лишайниково-зеленомошном (0,5 ос./м²). При этом площадь этих ЦП не превышает 150 м². Невысокая плотность отмечена и для ЦП 15 на разнотравном лугу в пойме реки Падун (0,7 ос./м²), однако ее площадь больше и составляет 450 м².

Анализ возрастной структуры показал, что все ценопопуляции *Pulsatilla patens* нормальные, устойчивые в развитии. В онтогенетических спектрах преобладают особи генеративного периода, преимущественно молодые и зрелые, реже – виргинильного возрастного состояния. Это обусловлено длительным генеративным периодом. О семенном возобновлении в популяциях прострела можно судить по наличию ювенильных и имматурных особей, иногда многочисленных, выявленных в ценопопуляциях на склонах карстовых логов (ЦП 4, 13). Возможно, семенное размножение происходит нерегулярно и требует определенных условий. В ходе исследований прорастание семян наиболее часто отмечали на участках с нарушенным напочвенным покровом.

Краткая характеристика сообществ с *Pulsatilla pratensis*

№ ЦП	Сообщества	Доминирующие и содоминирующие виды
1	Сосняк бруснично-зеленомошный на склоне озерной котловины	<i>Vaccinium vitis-idea</i> , <i>Aragene sibirica</i> , <i>Equisetum hyemale</i> , <i>Rubus saxatilis</i> , <i>Pleurozium shreberi</i> , <i>Hylcomium splendens</i>
2	Сосняк бруснично-зеленомошный	<i>Vaccinium vitis-idea</i> , <i>Pleurozium shreberi</i>
3	Сосняк бруснично-лишайниково-зелено-мошный	<i>Vaccinium vitis-idea</i> , <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> , <i>Equisetum hyemale</i> , <i>Cladonia rangiferina</i> , <i>C. arbuscula</i> , <i>Pleurozium shreberi</i> , <i>Hylcomium splendens</i>
4	Березовое мохово-лишайниковое редколесье	<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> , <i>Calluna vulgaris</i> , <i>Festuca ovina</i> , <i>Cladonia rangiferina</i> , <i>C. stellaris</i> , <i>C. arbuscula</i> , <i>Pleurozium shreberi</i>
5	Березовое разнотравно-лишайниковое редколесье	<i>Antennaria dioica</i> , <i>Festuca ovina</i> , <i>Dracosephalum ruyschiana</i> , <i>Gymnadenia conopsea</i> , <i>Trollius europaeus</i> , <i>Cladonia rangiferina</i> , <i>C. arbuscula</i>
6	Березняк лишайниковый	<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> , <i>Cladonia rangiferina</i> , <i>C. stellaris</i>
7	Березовое разнотравное редколесье	<i>Avenella flexuosa</i> , <i>Festuca ovina</i> , <i>Dracosephalum ruyschiana</i> , <i>Trollius europaeus</i> , <i>Rubus saxatilis</i> , <i>Solidago virgaurea</i> , <i>Pleurozium shreberi</i>
8	Кустарничково-лишайниковое	<i>Calluna vulgaris</i> , <i>Dracosephalum ruyschiana</i> , <i>Cladonia rangiferina</i> , <i>C. stellaris</i> , <i>C. arbuscula</i>
9, 10	Злаково-мохово-лишайниковое	<i>Avenella flexuosa</i> , <i>Festuca ovina</i> , <i>Antennaria dioica</i> , <i>Anthoxanthum alpinum</i> , <i>Hieracium pilosella</i> , <i>Leucanthemum vulgare</i> , <i>Pleurozium shreberi</i> , <i>Cladonia stellaris</i> , <i>C. rangiferina</i> , <i>C. arbuscula</i>
11, 12	Злаково-лишайниковое	<i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Festuca ovina</i> , <i>Cladonia rangiferina</i> , <i>C. stellaris</i> , <i>C. arbuscula</i>

№ ЦП	Сообщества	Доминирующие и содомнирующие виды
13	Разнотравно-злаково-лишайниковое	<i>Avenella flexuosa</i> , <i>Festuca ovina</i> , <i>Koeleria grandis</i> , <i>Hieracium pilosella</i> , <i>Angelica sylvestris</i> , <i>Solidago virgaurea</i> , <i>Trollius europaeus</i> , <i>Cirsium heterophyllum</i> , <i>Cladonia rangiferina</i> , <i>C. arbuscula</i>
14	Разнотравно-злаковое	<i>Avenella flexuosa</i> , <i>Dracosephalum ruyschiana</i> , <i>Epipactis atrorubens</i> , <i>Gymnadenia conopsea</i> , <i>Viola rupestris</i> , <i>Angelica sylvestris</i> , <i>Geranium sylvaticum</i> , <i>Ranunculus polyanthemos</i> , <i>Thalictrum minus</i>
15	Разнотравное на склоне р. Падун	<i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Ranunculus auricomus</i> , <i>Trollius europaeus</i> , <i>Galium boreale</i> , <i>Thalictrum simplex</i> , <i>Leucanthemum vulgare</i> , <i>Geum rivale</i> , <i>Pleurozium shreberi</i> , <i>Hylcomium splendens</i>

Характеристика ценопопуляций *Pulsatilla patens*

Параметры	Номер ценопопуляции														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Площадь ценопопуляции, м ²	200	150	50	200	350	150	400	1250	350	400	100	100	700	850	450
Плотность средняя, ос./м ²	1,5	3,6	0,5	2,6	10,4	0,5	1,2	4,1	4,1	3,8	0,4	3,3	7,3	12,4	0,7
Онтогенетический спектр, %															
ювенильные (j)	0	0	4,8	11,4	0	0	0	0	0	0	0	0	2,8	0	0
имматурные (im)	4,8	25,1	33,3	33	33,5	4,2	13	1,3	0	0	0	23,1	19	26,4	9,5
виргинильные (v)	33,3	43,4	47,6	21,2	56,3	16,7	13	13,6	0	1,5	0	26,2	30,1	44,9	23,8
молодые генеративные (g1)	47,6	16,2	14,3	28,7	9,1	29,5	60,9	55	53,2	40	62,5	47,6	26,2	14,9	52,4
зрелые генеративные (g2)	14,3	6,4	0	1,9	1,1	20,4	6,5	22,5	41,5	49,2	25	3,1	20,5	6,6	9,5
старые генеративные (g3)	0	3,5	0	1,9	0	14,6	2,2	6,3	5,3	9,3	12,5	0	1,4	2,9	4,8
субсенильные (ss)	0	5,4	0	1,9	0	10,4	4,4	1,3	0	0	0	0	0	4,3	0
сенильные (s)	0	0	0	0	0	4,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Индекс возрастности	0,242	0,213	0,112	0,161	0,113	0,442	0,273	0,335	0,390	0,423	0,385	0,186	0,229	0,198	0,257
Индекс эффективности	0,666	0,469	0,376	0,424	0,380	0,680	0,658	0,772	0,875	0,886	0,840	0,557	0,585	0,460	0,662
Тип ценопопуляции	Зрелая	Молодая	Молодая	Молодая	Молодая	Переходная	Зрелая	Зрелая	Зрелая	Зрелая	Зрелая	Молодая	Молодая	Молодая	Зрелая

Имеющиеся в литературе данные [194, 195] показывают, что кроме абиотических факторов, на прорастание семян *P. patens* влияет степень сомкнутости напочвенного покрова. С одной стороны, сплошной покров препятствует прорастанию семян, с другой – полное его отсутствие также неблагоприятно для развития растений на ранних стадиях. Мохово-лишайниковый покров абсорбирует воду и создает благоприятные термические условия для развития проростков. В результате оптимальными для возобновления прострела являются биотопы с выраженной мелко-масштабной гетерогенностью напочвенного покрова. В условиях карстовых логов естественная микро мозаичность, возникающая в результате склоновых процессов и деятельности животных, обеспечивает устойчивое существование популяций.

По дельта-омега [191] классификации, изученные ценопопуляции *P. patens* являются молодыми (в них преобладают особи прегенеративного периода), зреющими (в онтогенетическом спектре при доминировании генеративных особей большое количество виргинильных растений), переходными к зрелым (увеличивается доля особей генеративной фракции), зрелыми (с доминированием генеративных растений и незначительной долей или полным отсутствием прегенеративной группы).

Pulsatilla patens – декоративное раннецветущее и лекарственное растение. В целях сохранения этого растения в природной флоре прострел раскрытый включен в Красную книгу Архангельской области [52] с категорией 3, редкий вид. Охраняется в ряде биологических заказников на территории плато (Соянский) и области (Кулойский, Шиловский). Развитие вида лимитируют различные факторы: биологические (приуроченность к определенным местообитаниям, низкая конкурентоспособность), антропогенные (уничтожение местообитаний). На территории БКП *P. patens* находится под воздействием антропогенного фактора в результате интенсивного освоения месторождений полезных ископаемых. В связи с этим необходим мониторинг мест произрастания и регулярные наблюдения за состоянием его ценопопуляций.

Заключение

Данные, полученные в ходе недавних исследований, дополнили характеристику Беломорско-Кулойского плато, более подробно проиллюстрировали его ландшафтное, флористическое и геоботаническое своеобразие по сравнению с равнинными северотаежными территориями. Это своеобразие обусловлено сложным геологическим строением и историей формирования плато, высокой экотопической гетерогенностью многих ландшафтов, проявлением карстовых и эрозионных процессов.

На Беломорско-Кулойском плато сосредоточено 65% лиственных древостоев Архангельской области, и это, бесспорно, является его важнейшей достопримечательностью. На формирование современного лесного покрова плато большое влияние оказали пожары как антропогенного, так и природного происхождения. К примеру, на территории Пинежского государственного заповедника за последние 200 лет было 11 значительных по площади пожаров. Именно с историей пирогенных нарушений лесного покрова и его послепожарной динамикой во многом связано современное распространение на территории плато лесов и редколесий с участием лиственницы, сосняков, березовых криволесий, большинства березняков и елово-березовых редколесий.

Результаты обследования сообществ, уже длительное время восстанавливающихся после широкомасштабных пирогенных нарушений, позволяют заключить, что в условиях гумидного климата северотаежный лесной покров, сохранивший достаточную целостность при отсутствии интенсивной хозяйственной деятельности, обладает значительным потенциалом устойчивости к негативному воздействию пожаров и поддержания разнообразия зональной и экстразональной флоры, особенно в гетерогенных карстовых ландшафтах. Вследствие очень медленных в этих условиях темпов послепожарных демутиаций лесных сообществ, многие виды растений, характерные для открытых местообитаний, также имеют возможность существовать в лесном покрове длительное время.

Карстовые процессы и сильное эрозионное расчленение территории плато создают большое разнообразие условий гидрологического, гидрохимического и термического режима в таких элементах ландшафта, как карстовые лога, долины рек и ручьев. Карстовым логам свойственно высокое лито-, топо-, хроно- и биогенное педоразнообразие. Наиболее характерные элементы растительного покрова логов – полидоминантные низкотравные и высокотравные луга, а также пустоши со слабым развитием яруса трав и высоким проективным покрытием лишайников и зеленых мхов. В центре плато такие сообщества в карстовых логах были впервые изучены в ходе недавних исследований, выявивших существенный вклад лугов, произрастающих на специфических почвах, в геоботаническое и флористическое разнообразие растительного покрова.

Выполняющий важные экологические функции компонент растительного покрова – сообщества болот; для ключевых участков в центре плато их ботаническая характеристика была впервые получена в ходе недавних исследований. На обследованных ключевых участках болота преимущественно занимают сложную сеть сточных котловин и логов. Наиболее обычны и широко распространены грядово-мочажинные верховые болота печоро-онежского типа. Отдельные массивы их могут сливаться друг с другом, формируя крупные сложные системы вместе с болотами аапа-типа и участками регрессивных дистрофных комплексов. На слабо дренированных водораздельных территориях в центральной части плато, а также в пойме р. Сояны и ее притоков широко распространены открытые низинные болота и облесенные болотные сообщества грунтового питания. Они характеризуются сложностью видового состава и высокой степенью разнообразия, повышают устойчивость лесного покрова к пирогенным нарушениям.

Из видов флоры Архангельской области на территории Беломорско-Кулойского плато встречены около 60% сосудистых растений и примерно 70% листостебельных мхов. Большинство из них являются типичными таежными видами: 64,1% среди сосудистых и 57% среди мхов. Важная специфика флоры плато – ее богатство гипоарктическими, гипоаркто-альпийскими, арктическими и аркто-альпийскими видами, суммарно виды этих географических групп составляют 15,9% состава флоры и около 11% бриофлоры. Роль неморальных, лесостепных и степных видов в сложении флоры плато незначительна: 7,4% для флоры сосудистых растений

и около 2% для мхов. Однако важен сам феномен распространения ареалов этих видов в северную тайгу благодаря специфическим ландшафтными условиям.

Из 12 видов флоры Архангельской области, включенных в Красную книгу РФ [152], на ее территории произрастают 8. Из включенных в региональную Красную книгу [52] – 41 вид сосудистых и 24 вида мхов (соответственно более 45% и около 50% списка всех краснокнижных видов Архангельской области вместе с видами Красной Книги РФ). В том числе достаточно широко распространены на территории плато *Cypripedium calceolus* и *Calypso bulbosa* (включены в Красную книгу РФ), *Pulsatilla patens* (в региональную Красную книгу). Они представлены локальными популяциями, состоящими из нескольких десятков ценопопуляций, численность которых колеблется от единичных особей до нескольких сотен. Состояние большинства изученных ценопопуляций *Cypripedium calceolus* можно считать устойчивым с тенденцией к росту. Для *Calypso bulbosa* в последнее десятилетие зафиксировано значительное снижение численности. Воздействие неблагоприятных природных факторов (рост среднегодовых и среднемесячных температур июля и августа) усиливается увеличившимся антропогенным прессом. *Pulsatilla patens*, наиболее крупные популяции которого формируются в карстовых логах, находится под негативным антропогенным воздействием в результате интенсивного освоения месторождений полезных ископаемых.

Тесная взаимосвязь жизни растений с ландшафтными процессами проявляется в том, что многие местообитания редких видов растений и биотопы с высоким флористическим разнообразием приурочены к элементам гидрографической сети и карстовым формам рельефа. В стратегии дальнейшего планирования мероприятий природопользования и охраны природы на территории Беломорско-Кулойского плато должно учитываться это обстоятельство в сочетании с соображениями противопожарной безопасности и стремлением не допустить фрагментации лесных массивов.

Список использованной литературы

1. Атлас Архангельской области / Главное управление геодезии и картографии при Совете Министров СССР. М., 1976. 176 с.
2. Государственный водный реестр. URL: <http://www.textual.ru/gvr>.
3. Комплект карт геологического содержания масштаба 1: 5 000 000 Архангельской области и смежных территорий. Архангельск, 1994.
4. Студенов И. И., Новоселов А. П., Павленко В. И. Физико-географическая характеристика водных экосистем Беломорско-Кулойского полуострова // Арктика: экология и экономика. 2013. № 1 (9). С. 36–45.
5. Справочник по климату СССР. Вып. 1: Архангельская и Вологодская области и Коми АССР. Архангельск, 1972. 357 с.
6. Агро-климатические ресурсы Архангельской области / под ред. З. Н. Пильниковой. Л.: Гидрометеиздат, 1971. 136 с.
7. Гофаров М. Ю., Болотов И. Н., Кутинов Ю. Г. Ландшафты Беломорско-Кулойского плато: тектоника, подстилающие породы, рельеф и растительный покров. Екатеринбург: УрО РАН, 2006. 140 с.
8. Работы по инвентаризации Соянского государственного природного биологического заказника: отчет о работе по государственному контракту № 5 от 13 июля 2009 г. / В. А. Ефимов, В. Н. Мамонтов, И. М. Киселева, С. И. Дровнина. Архангельск, 2009. 40 с.
9. Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 3: Северный край / под ред. И. М. Жила, Н. М. Алюшинской. Л.: Гидрометеиздат, 1972. 600 с.
10. Юрковская Т. К. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий / под ред. Г. А. Елиной. СПб.: Ботанический ин-т им. В. Л. Комарова РАН, 1992. 256 с.
11. Отчет о работах групповой геологической съемки и геологическом доизучении площадей масштаба 1:200 000 в Беломорско-Кулойском регионе Архангельской области. Кулойская ГСП, 1974–1980 / А. Ф. Станковский, Е. М. Веричев, А. Т. Ерохин и др. // Архив ПГО «Архангельскгеология».

12. Гражданкин Д. В. Строение и условия осадконакопления вендского комплекса в юго-восточном Беломорье // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2003. Т. 11, № 4. С. 3–23.

13. Карст и пещеры Пинежья / В. Н. Малков и др. М.: ЭКОСТ, 2001. 208 с.

14. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.

15. Горячкин С. В. Почвенный покров Севера (структура, генезис, экология, эволюция). М.: ГЕОС, 2010. 414 с.

16. Северотаежные почвы на плотных гипсах: морфология, свойства, генезис / С. В. Горячкин, И. А. Спиридонова, С. Н. Седов, В. О. Таргульян // Почвоведение. 2003. № 7. С. 773–785.

17. Происхождение лугов и связанных с ними почв в карстовых таежных ландшафтах Европейского Севера / А. А. Титова, А. А. Гольева, Е. М. Данилова, С. В. Горячкин // Известия РАН. Сер.: География. 2011. № 3. С. 63–75.

18. Цветков В. Ф. О биогеоценотическом спектре сосняков черничных свежих в средней подзоне тайги // Лесной журнал. 2002. № 5. С. 7–15.

19. Кашин В. И., Козобродов А. С. Лиственничные леса Европейского Севера России Архангельск, 1994. 219 с.

20. Притундровые леса Европейской части России / Б. А. Семенов, В. Ф. Цветков, Г. А. Чибисов, Ф. П. Елизаров. Архангельск, 1998. 332 с.

21. Ипатов В. С., Мирин Д. М. Описание фитоценоза. СПб.: СПбГУ, 2008. 70 с.

22. Методы изучения лесных сообществ. СПб.: НИИХимии СПбГУ, 2002. 240 с.

23. Перфильев И. А. Флора Северного края. Архангельск, 1934. 160 с.

24. Флора северо-востока европейской части СССР. Л., 1974–1977. Т. I–IV.

25. Кильдюшевский И. Д. Главнейшие мхи и печеночники Севера. Сыктывкар. 1970. 103 с.

26. Домбровская А. В., Шляков Р. Н. Лишайники и мхи Севера европейской части СССР. Л.: Наука, 1967. 181 с.

27. Игнатов М. С., Е. А. Игнатова. Флора мхов средней части Европейской России. Т. 1: Sphagnaceae – Hedwigiaceae. М.: КМК, 2003. С. 1–608 (Arctoa том 11, приложение 1).

28. Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части Европейской России. Т. 2: Fontinalaceae – Amblystegiaceae. М.: КМК, 2004. С. 609–944. (Arctoa том 11, приложение 2).
29. Классификация и диагностика почв СССР. М.: Колос, 1977. 222 с.
30. Чертов О.Г. Определение типов гумуса лесных почв: методические указания. Л., 1974. 72 с.
31. База данных FORDIV: Свидетельство о госрегистрации № 2014620979 / С.Ю. Попов и др. М.: Роспатент, 2014.
32. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.
33. Пучнина Л.В. Сосудистые растения // Компоненты экосистем и биоразнообразие карстовых территорий Европейского Севера России (на примере заповедника «Пинежский»). Архангельск, 2008. С. 198–228.
34. Игнатов М.С., Афонина О.М., Игнатова Е.А. Список мхов Восточной Европы и Северной Азии. М.: КМК, 2006. Т. 15. С. 1–131.
35. Сабуров Д.Н. Леса Пинеги. Л.: Наука, 1972. 173 с.
36. Смирнов В.Э., Ханина Л.Г. Методы анализа состояния растительного покрова // Восточноевропейские леса. История в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. Т. 1. С. 290–313.
37. McCune B., Mefford M.J. PC-ORD. Multivariate analysis of Ecological Data. Ver. 5. 2006. 300 p.
38. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука. 1983. 198 с.
39. Смирнова О.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. Эколого-ценотические группы в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы // Восточноевропейские леса. История в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. Т. 1. С. 165–175.
40. Заугольнова Л.Б., Морозова О.В. Типология и классификация лесов Европейской России: методические подходы и возможности их реализации // Лесоведение. 2006. № 1. С. 20–48.
41. Леонтьев А.М. Растительность Беломорско-Кулойской части Северного края // Труды БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1935. Вып. 2. С. 81–222.
42. Андреев В.Н. Лесная растительность Южного Тимана // Труды Полярной комиссии. 1935. Т. 24. С. 7–64.
43. Дылис Н.В. Типы лиственных лесов южного Тимана // Труды БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1941. Вып. 4. С. 339–371.

44. Методы полевых и лабораторных исследований растений и растительного покрова. Петрозаводск: Изд-во Петрозаводского государственного университета, 2001. 320 с.

45. Рысин Л. П. Лиственничные леса России. М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. 343 с.

46. Кучеров И. Б. Зависимость состава и обилия видов растений от типа почвообразующей породы и механического состава почв в сосняках средней и северной тайги Европейской России // Труды Карельского научного центра РАН. 2015. № 6. С. 3–18.

47. Нечерноземная зона РСФСР. Геоботаническая карта. Масштаб 1: 1 500 000. М.: ГУГК при СМ РСФСР, 1976.

48. Леса центра и севера Европейской России. Карта масштаба 1: 4 500 000. М., 2008.

49. Мелехов И. С. О взаимоотношениях между сосной и елью в связи с пожарами в лесах Европейского Севера // Ботанический журнал. 1944. № 4. С. 131–135.

50. Корчагин А. А. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожаров на Европейском Севере // Труды БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1954. Вып. 9. С. 75–149.

51. Мартыненко В. А. Светлохвойные леса // Леса Республики Коми. М., 1999. С. 105–131.

52. Красная книга Архангельской области. Архангельск, 2008. 351 с.

53. Львов П. Н., Ипатов Л. Ф. Лесная типология на географической основе. Архангельск: Северо-Западное книжное издательство, 1976. 195 с.

54. Кутенков С. А., Кузнецов О. Л. Разнообразие и динамика заболоченных и болотных лесов Европейского Севера России // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. Кн. 2. М.: КМК, 2013. С. 152–204.

55. Смагин В. А. Ассоциации лесных болот класса *Vaccinetea uliginosi* на севере Европейской России // Ботанический журнал. 2000. Т. 85. № 3. С. 83–93.

56. Классификация бореальных лесов севера Европейской России. I. Олиготрофные хвойные леса / О. В. Морозова, Л. Б. Заугольнова, Л. В. Исаева, В. А. Костина // Растительность России. 2008. № 13. С. 61–82.

57. Мартыненко В. А. Темнохвойные леса // Леса Республики Коми / под ред. Г. М. Козубова, А. И. Таскаева. М., 1999. С. 133–183.

58. Кучеров И.Б., Зверев А.А. Лиственничные леса северо-востока Европейской России. II. Средне- и северотаежные леса // Вестник Томского университета. Сер.: Биология. 2011. № 1. С. 28–50.
59. Ermakov N., Morozova O. Syntaxonomical survey of boreal oligotrophic pine forests in northern Europe and Western Siberia // Appl. Veg. Sci. 2011. Vol. 14. P. 524–536.
60. Колесников Б.П. Генетический этап в лесной типологии и его задачи // Лесоведение. 1974. № 2. С. 3–20.
61. Ипатов В.С., Герасименко Г.Г., Трофимец В.И. Сухие сосновые леса на песках как один тип леса // Ботанический журнал. 1991. Т. 76, № 6. С. 818–828.
62. Смирнова О.В. Оценка сукцессионного статуса лесных экосистем // Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки. М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. С. 189–194.
63. Цветков В.Ф., Чертовской В.Г. Классификационные типологические схемы лесов и лесорастительное районирование Мурманской области. Архангельск: Арханг. ин-т леса и лесохимии, 1979. 35 с.
64. Kielland-Lund J. Die Waldgesellschaften SO-Norwegens // Phytocoenologia. 1981. Vol. 9, № 1/2. P. 53–250.
65. Цветков В.Ф., Семенов Б.А. Сосняки Крайнего Севера. М.: Агропромиздат, 1985. 116 с.
66. Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю. Синтаксономическое разнообразие сосновых лесов Лапландского заповедника // Ботанич. журн. 2002. Т. 87. № 1. С. 99–121.
67. Лишайниковые и лишайниково-зеленомошные сосновые леса и редколесья Керетского Беломорья / И.Б. Кучеров, Е.О. Головина, Д.Е. Гимельбрант, В.В. Чепинога // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3: Биология. 2010. № 1. С. 44–54.
68. Волков А.Д. Типы леса Карелии. Петрозаводск: Ин-т леса КарНЦ РАН, 2008. 180 с.
69. Кучеров И.Б., Зверев А.А. Лишайниковые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Вестник Томского гос. ун-та. Сер.: Биология. 2012. № 3 (19). С. 46–80.
70. Василевич В.И., Бибикина Т.В. Лишайниковые и лишайниково-зеленомошные сосняки Восточной Европы // Ботанический журнал. 2010. Т. 95, № 5. С. 601–617.
71. Пушкина Н.М. Естественное возобновление растительности на лесных гарях // Труды Лапландского гос. заповедника. 1960. Вып. 4. С. 5–123.

72. Самойлов Ю.И., Ипатов В.С. Пирогенные сукцессии напочвенного покрова сухих сосняков на песках // Вестник СПбГУ. Сер. 3: Биология. 1995. Вып. 4, № 24. С. 58–66.

73. Горшков В.В., Баккал И.Ю. Нижние ярусы хвойных лесов // Динамика лесных сообществ Северо-Запада России. СПб.: ВВМ, 2009. С. 197–228.

74. Громцев А.Н. Ландшафтные закономерности структуры и динамики среднетаежных лесов Карелии. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 1993. 160 с.

75. Hämet-Ahti L. Zonation of the mountain birch forests in northernmost Fennoscandia // Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. «Vanamo». 1963. Vol. 34, № 4. 127 p.

76. Пучнина Л.В. Редкие и реликтовые виды сосудистых растений // Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника: биоразнообразии и георазнообразии в карстовых областях. Архангельск, 2000. С. 71–78.

77. Nordhagen R. Sikilsdalen og Norges fjellbeiter // Bergens Mus. Skr. 1943. T. 22. S. 607.

78. Королева Н.Е. Основные биотопы северо-таежных и березовых криволесий Мурманской области: ландшафтное и ботаническое разнообразие, основания для охраны // Вестник Мурманского гос. технич. ун-та. 2011. Т. 14, № 4. С. 819–832.

79. Лашенкова А.Н. Березовые леса: равнинные // Производительные силы Коми АССР. М.; Л., 1954. Т. 3, ч. 1. С. 186–206.

80. Дегтева С.В. Лиственные леса // Леса Республики Коми / под ред. Г.М. Козубова, А.И. Таскаева. М., 1999. С. 185–255.

81. Высокотравные таежные леса восточной части Европейской России / Л.Б. Заугольнова и др. // Растительность России. 2009. № 15. С. 3–26.

82. Ценотическая и флористическая структура лиственных лесов Европейского Севера / С.В. Дегтева, Г.В. Железнова, Т.Н. Пыстина, Т.П. Шубина. СПб.: Наука, 2001. 269 с.

83. Кирюшкин В.Н. Формирование и развитие болотных систем. Л.: Наука, 1980. 88 с.

84. Дылис Н.В. Редколесные березняки и безлесные ерниковые заросли // Ботанический журнал СССР. 1939. Т. 24, № 4. С. 314–338.

85. Титова А.А., Горячкин С.В. Температурный режим, как фактор устойчивости лугов и формирования специфических почв под ними / Компоненты экосистем и биоразнообразия карстовых территорий Европейского Севера России (на примере заповедника «Пинежский»). Архангельск, 2008.

86. Meadow ecosystems of karst landscapes of the northern taiga: genesis and history recorded in soil biomorphs and profiles / A. A. Golyeva, S. V. Goryachkin, A. A. Zhilina, O. E. Nukhimovskaya // Cryosols: Genesis, Ecology and Management: Materials of the IV International Conference on Cryopedology. Arkhangelsk-Pinega, Russia, 2005. Moscow; Arkhangelsk, 2005. P. 29–30.

87. Смагин В. А. Растительность лесных евтрофных болот таежной зоны европейской части России // Ботанический журнал. 2010. Т. 95, № 3. С. 380–404.

88. Aune E. I. Forest vegetation in Hemne, Sor-Trondelag, Western Central Norway // K. norske Vidensk. Selsk. Mus. Miscellanea. 1973. Vol. 12. P. 1–87.

89. Dierssen K. Vegetation of Nordeuropas. Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer, 1996. S. 838.

90. Ценные природные территории Архангельской области. Архангельск, 2010. 67 с.

91. Кузнецов О. Л. Тополого-экологическая классификация растительности болот Карелии (омбротрофные и олиготрофные сообщества) // Труды Карельского научного центра РАН. 2005. Вып. 8: Биоразнообразию, динамика и ресурсы болотных экосистем Восточной Фенноскандии. С. 15–46.

92. Боч М. С., Смагин В. А. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. СПб., 1993. 224 с.

93. Лапшина Е. Д. Растительность болот юго-востока Западной Сибири. Новосибирск: Изд-во ИГУ, 2010. 186 с.

94. Королева Н. Е. К синтаксономии мелкобугристых болотных комплексов в лесотундре и тундре на севере Кольского полуострова // Растительность России. 2014. № 25. С. 30–44.

95. Смагин В. А. Растительность мочажин, ерсеев и олиготрофных топей болот европейского Севера России // Ботанический журнал. 1999. Т. 84, № 1. С. 104–116.

96. Юрковская Т. К. Растительность и стратиграфия типов верховых и аапа-болот Северо-Востока европейской части СССР // Болота Европейского Севера СССР. Структура, генезис, динамика. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1980. С. 18–42.

97. Юрковская Т. К. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. СПб., 1992. 256 с.

98. Богдановская-Гиенэф И. Д. Растительный покров верховых болот русской Прибалтики // Труды Петергофского естественнонаучного института. 1928, № 5. С. 265–377.

99. Yurkovskaja T. Biodiversity of dystrophic bogs in Russian taiga // The Finnish Environment. 2003. Т. 485. P. 124–129.

100. Лопатин В.Д. Гладкое болото (торфяная залежь и болотные фации) // Ученые записки ЛГУ. Сер.: Геогр. науки. 1954. № 9. С. 95–181.

101. Кац Н.Я. Болота и торфяники. М.: Учпедгиз, 1941. 403 с.

102. Смагин В.А. Синтаксономия кустарничково-травяно-сфагновых сообществ гряд и кочек минеротрофных болот европейской части России // Ботанический журнал. 2012. Т. 97, № 7. С. 939–960.

103. Цинзерлинг Ю.Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР // Труды Геоморфологического института. Сер. Физико-географическая. 1932. Вып. 4. 377 с.

104. Кутенков С.А. Болотные экосистемы // Природа и историко-культурное наследие Кожозерья. Архангельск: УРО РАН, 2006. С. 57–75.

105. Кузнецов О.Л., Кутенков С.А., Чуракова Е.Ю. Аапа болота Архангельской области, их разнообразие и генезис // Материалы международной научно-практической конференции «Водно-болотные угодья и пути миграции птиц в Баренцевом Евро-Арктическом регионе и вдоль Зеленого пояса Фенноскандии». Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. С. 122–128.

106. Антипин В.К., Бойчук М.А. Сфагновые сообщества с *Molinia caerulea* (Роасеае) на онежско-печорских аапа-болотах // Ботанический журнал. 2004. Т. 89, № 2. С. 244–251.

107. Смагин В.А. Болота южной части Кенозерского национального парка: растительность и типологическое разнообразие // Биоразнообразие, охрана и рациональное использование растительных ресурсов Севера: материалы XI Перфильевских научных чтений. Архангельск, 2007. Ч. 1. С. 266–272.

108. Кузнецов О.Л. Структура и динамика аапа болот северной Карелии // Ботанический журнал. 1982. Т. 67, № 10. С. 1394–1400.

109. Рысин Л.П., Савельева Л.И. Еловые леса России. М.: Наука, 2002. 335 с.

110. Кучеров И.Б., Разумовская А.В., Чуракова Е.Ю. Еловые леса национального парка «Кенозерский» (Архангельская область) // Ботанический журнал. 2010. Т. 95, № 9. С. 1268–1301.

111. Кучеров И.Б., Кутенков С.А. Кустарничковые сфагново-зеленомошные и сфагновые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 2012. № 1. С. 16–32.

112. Кутенков С. А., Кузнецов О. Л. Разнообразие и динамика заболоченных и болотных лесов Европейского Севера России // Разнообразие и динамика лесных экосистем России: в 2 кн. М., 2013. С. 152–204.

113. Василевич В. И. 2004. Травяные ельники Европейской России // Ботанический журнал. Т. 89, № 1. С. 13–27.

114. Кучеров И. Б., Кутенков С. А. Травяно-сфагновые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Ботанический журнал. 2011. Т. 96, № 6. С. 738–768.

115. Шенников А. П. Краткий ботанический очерк района в верховьях р. Печоры // Север. 1923. Кн. 3–4. С. 177–188.

116. Самбук Ф. В. Печорские леса // Труды Ботанического музея АН СССР. 1932. Вып. 24. С. 63–250.

117. Пучнина Л. В. Растительность // Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника. Архангельск, 2000. С. 78–90.

118. Василевич В. И., Бибикина Т. В. Сфагновые ельники Европейской России // Ботанический журнал. 2004. Т. 89, № 5. С. 734–748.

119. Попов С. Ю., Яковлева А. И. Растительность ключевого участка Пинежского заповедника // Компоненты экосистем и биоразнообразие карстовых территорий Европейского Севера России. Архангельск, 2008. С. 85–122

120. Рысин Л. П., Савельева Л. И. Сосновые леса России. М.: КМК, 2008. 289 с.

121. Кучеров И. Б., Кутенков С. А., Максимов А. И., Максимова Т. А. Заболоченные сосновые леса заповедника «Кивач» // Ботанический журнал. 2008. Т. 93, № 4. С. 561–584.

122. Кучеров И. Б. Зеленомошные (черничные) сосняки средней и северной тайги Европейской России: обзор ценоотического разнообразия // Труды Карельского НЦ РАН. 2014. № 2. С. 14–26.

123. Василевич В. И. Ельники черничные Европейской России // Ботанический журнал. 2004. Т. 89, № 11. С. 1728–1739.

124. Кучеров И. Б., Чуракова Е. Ю. Сравнительная характеристика сосновых и лиственничных лесов карстовых ландшафтов средней Пинеги (Архангельская обл.) // Бюллетень МОИП. 2009. Т. 114. Вып. 6. С. 24–37.

125. Корчагин А. А. Растительность северной половины Печоро-Ыльчского заповедника // Труды Печоро-Ыльчского заповедника. 1940. Вып. 2. С. 5–415.

126. Чертов О.Г. Экология лесных земель. Л., 1981. 190 с.
127. Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника. Архангельск, 2000. 265 с.
128. Поле Р.Р. Материалы для флоры Северной России // Известия Санкт-Петербургского ботанического сада. 1907. Т. VII, вып. I. С. 27–36.
129. Устрецкий П.П. Исследование флоры Пинежского уезда Архангельской губернии в летнюю экскурсию 1902 г. // Труды Ботанического сада императорского Юрьевского ун-та, 1905. Т. VI, вып. 3. С. 1512–1561.
130. Федоров Ал.А., Федоров Ан.А. К вопросу о реликтовом характере аркто-альпийских и степных растений Пинежской флоры // Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. 1929. Т. 59, вып. 3. С. 55–102.
131. Шмидт В.М., Симачева Е.В. Материалы к охране флоры Архангельской области // Вестник ЛГУ. 1984. № 9. С. 50–54.
132. Симачева Е.В. Флористический комплекс Пинежского государственного заповедника и его роль в сохранении реликтов Беломорско-Кулойского плато: дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс, 1986. 307 с.
133. Симачева Е.В. Сосудистые растения Пинежского заповедника // Флора и фауна заповедников СССР (операт.-информ. материал). М., 1987. 52 с.
134. Пучнина Л.В., Захарченко Ю.В. Динамика популяций *Calypso bulbosa* (L.) Oakes на северной границе ее ареала // Редкие виды растений в заповедниках. М., 1994. С. 49–57.
135. Пучнина Л.В. Распространение орхидных на территории Пинежского заповедника // Бюллетень Ботанического сада им. И.С. Косенко Кубанского госагроуниверситета. Краснодар, 1998. № 7. С. 130–132.
136. Пучнина Л.В. Состояние ценопопуляций *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в карстовых ландшафтах Севера Европейской России // Ботанический журнал. 1999. Т. 84, № 9. С. 75–81.
137. Пучнина Л.В. Флора сосудистых растений // Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника. Архангельск, 2000. С. 66–71.
138. Пучнина Л.В. Флора и растительность Голубинского заказника // Растительность и растительные ресурсы Европейского Севера России: материалы X Перфильевских чтений, посвященных 120-летию со дня рождения И.А. Перфильева (1882–1942). Архангельск, 2003. С. 74–77.

139. Пучнина Л. В., Кучеров И. Б. Флористические находки в подзоне северной тайги Архангельской области // Биоразнообразие, охрана и рациональное использование растительных ресурсов Севера: материалы XI Перфильевских научных чтений, посвященных 125-летию со дня рождения И. А. Перфильева. Архангельск, 2007. Ч. I. С. 116–122.

140. Пучнина Л. В. Сосудистые растения // Компоненты экосистем и биоразнообразии карстовых территорий Европейского Севера России (на примере заповедника «Пинежский»). Архангельск, 2008. С. 198–228.

141. Пучнина Л. В. Особенности биологии и экологии *Calypso bulbosa* и *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в карстовых ландшафтах европейского севера России // Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии: материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвященной памяти Л. В. Бардунова. Иркутск, 2010. С. 420–423.

142. Пучнина Л. В. Роль ООПТ в сохранении редких видов сосудистых растений Архангельской области // Роль ботанических садов и охраняемых природных территорий в изучении и сохранении разнообразия растений и грибов: материалы Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Ярославль, 2011. С. 149–151.

143. Дровнина С. И., Бурлаков П. С., Хмара К. А. Новые находки редких видов сосудистых растений в бассейне р. Лака на северо-востоке Беломорско-Кулойского плато // Вестник ПГУ. Сер.: Естественные науки. 2010. № 2. С. 49–52.

144. Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. 404 с.

145. Шмидт В. М. Флора Архангельской области. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2005.

146. Шаврина Е. В., Пучнина Л. В. Инвентаризация памятника природы «Голубинский карстовый массив» п. Пинега, ФГУ «Заповедник Пинежский», 2008. URL: <http://eco29.ru/oopt/oopt-aari-gu>.

147. Инвентаризация заказника «Железные ворота» п. Пинега, ФГУ «Заповедник Пинежский»: отчет о выполнении научно-исследовательской работы по договору с ОГУ «Дирекция особо охраняемых природных территорий регионального значения» / С. Ю. Рыкова, Л. В. Пучнина, А. М. Рыков, А. В. Сивков. 2008. URL: <http://eco29.ru/oopt/oopt-aari-gu>.

148. Отчет о выполнении научно-исследовательских работ по изучению природных комплексов Солянского государственного биологического заказника регионального значения / Е. А. Рай и др. Архангельск, 2007. URL: <http://eco29.ru/oopt/oopt-aari-gu>.

149. Отчет о выполнении научно-исследовательской работы в рамках государственного контракта № 8 «Мониторинг редких и исчезающих видов флоры на территории Архангельской области» / Е.Ю. Чуракова и др. Архангельск, 2012. URL: <http://eco29.ru/oopt/oopt-aari-gu>.

150. Кучеров И.Б. Отчет о работе на территории Пинежского заповедника и его охранной зоны в 2006 г. 2007 // Архив ФГУ «Пинежский заповедник».

151. Чуракова Е.Ю., Сидорова О.В. Распространение и экологическая приуроченность некоторых редких видов растений на территории Архангельской области // Вестник ПГУ. Сер.: Естественные науки. 2011. Вып. 3. С. 77–83.

152. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М., 2008. 855 с.

153. Добряков П.М., Симачева Е.В. О флоре Пинежско-Верхнекулойского района (Архангельская область) // Ботанический журнал. 1976. Т. 61, № 9. С. 1244–1265.

154. Ваня Й., Игнатов М.С. Печеночники Пинежского заповедника (Архангельская область) и общий очерк его бриофлоры // Бюллетень Главного ботанического сада РАН. М., 1993. Вып. 167. С. 29–35.

155. Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Мхи Пинежского заповедника // Бюллетень Главного ботанического сада РАН. М., 1993. Вып. 167. С. 36–47.

156. Листостебельные мхи Пинежского заповедника / М.С. Игнатов и др. // Компоненты экосистем и биоразнообразие карстовых территорий Европейского Севера России. Архангельск, 2008. С. 177–197.

157. Поле Р.Р. Материалы для познания растительности северной России. I. К флоре мхов северной России // Труды Ботанического сада. П., 1915. Т. 33, № 1. 148 с.

158. Check-list of mosses of East Europe and North Asia / M.S. Ignatov et al. // *Arctoa*. 2006. Vol. 15. P. 1–130.

159. Ignatov M.S. Moss diversity patterns on the territory of the former USSR // *Arctoa*. 1993. Vol. 2. P. 13–48.

160. Кучеров И.Б. О подразделении типов ареалов полизональных и плурирегиональных видов для целей сопряженного анализа флор сосудистых растений, мохообразных и лишайников / Комаровские чтения. 2016. Выпуск 34. С. 138–195.

161. Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР. М., 1986. 34 с.

162. Бейдемман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука, 1974. 154 с.
163. Смирнова Е.С. Морфология побеговых систем орхидных. М., 1990. 209 с.
164. Наквасина Е.Н., Пучнина Л.В. Результаты изучения почв в местах произрастания редких видов растений в Пинежском заповеднике // Сохранение и изучение гео- и биоразнообразия на ООПТ Европейского Севера России. Ижевск, 2014. С. 94–96.
165. Быченко Т.М., Есик А.С. Особенности экологии и микоризообразования редкого вида, *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) в Прибайкалье // Известия Иркутского гос. ун-та. Сер.: Биология, Экология. 2008. Т. 1, № 1. С. 34–37.
166. Виноградова Т.Н., Филин В.Р. О жизненной форме, протокормах и корневищах *Calypso bulbosa* (L.) Oakes Orchidaceae // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 1993. Т. 98, вып. 2. С. 61–73.
167. Татаренко И.В. Биоморфология орхидных (Orchidaceae Juss.) России и Японии: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2007. 50 с.
168. Краткие очерки восьми предлагаемых ООПТ Ленинградской области / И.А. Сорокина и др. // Ботанический журнал. 2013. Т. 98, № 2. С. 113–134.
169. Красная книга Республики Коми. Сыктывкар, 2009. 791 с.
170. Красная книга Мурманской области. Мурманск, 2014. 400 с.
171. Блинова И.В. Эколого-биологические особенности некоторых представителей семейства Orchidaceae Мурманской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1995. 24 с.
172. Воробьева Е.Г., Москвичева Л.А. Материалы по биологии венерина башмачка *Cypripedium calceolus* L. в Кандалакшском заповеднике // Редкие виды растений в заповедниках. М., 1987. С. 137–146.
173. Дьячкова Т.Ю., Милевская С.Н., Скороходова С.Б. Распространение и состояние ценопопуляций *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) в заповеднике «Кивач» (Карелия) // Ботанический журнал. 1997. Т. 82, № 2. С. 90–96.
174. Дьячкова Т.Ю., Шуйская Е.А., Милевская С.Н. Многолетняя динамика популяций редких и охраняемых орхидей Карелии // Вестник ТвГУ. Сер.: Биология и экология. 2009. Вып. 12. С. 83–87.
175. Тетерюк Л.В. Башмачок настоящий // Биология и экология редких растений Республики Коми. Екатеринбург, 2003. С. 28–42.
176. Кириллова И.А. Орхидные Печоро-Илычского заповедника (Северный Урал). Сыктывкар, 2010. 144 с.

177. Федченко И. А., Пучнина Л. В. Сезонная и многолетняя динамика ценопопуляций *Calypso bulbosa* (L.) Oakes и *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae) в Пинежском заповеднике // Роль ботанических садов и охраняемых природных территорий в изучении и сохранении разнообразия растений и грибов: материалы Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Ярославль, 2011. С. 155–158.
178. Природа и историко-культурное наследие Кожозерья. Архангельск, 2006. 312 с.
179. Вилегодский государственный природный биологический заказник регионального значения. Архангельск, 2010. 62 с.
180. Котласский государственный природный биологический заказник регионального значения. Архангельск, 2010. 60 с.
181. Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР. М., 1986. 34 с.
182. Ценопопуляции растений. М., 1976. 217 с.
183. Hulten E., Fries M. Atlas of North European vascular plants north of the Tropic of Cancer: Vol. 1–3. Konigstein: Koeltz Scientific Books, 1986.
184. Цвелев Н. Н. Род *Pulsatilla* Mill // Флора Восточной Европы. СПб.: Мир и Семья, 2001. Т. 10. С. 85–94.
185. Степанов Н. В. Заметки о некоторых видах *Pulsatilla* L. (Ranunculaceae) из приенисейских Саян // Систематические заметки. 2014. № 109. С. 6–19.
186. Кулойский государственный биологический заказник регионального значения / Л. В. Пучнина и др. Архангельск, 2013. 80 с.
187. Солянов А. А. Флора Пензенской области. Пенза: Пензенский гос. пед. ун-т, 2001. 310 с.
188. Антипова Е. М. Флора внутриконтинентальных островных лесостепей Средней Сибири / под ред. Н. Н. Тупицыной. Красноярск, 2012. 662 с.
189. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений / Л. А. Жукова и др. Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 2010. 368 с.
190. Никитина С. В., Денисова Л. В., Вахрамеева М. Г. Прострел раскрытый // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. Вып. 4. С. 79–85.
191. Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.

192. Казанцева Т.Н. Возрастные спектры ценопопуляций *Solidago virgaurea* и *Pulsatilla patens* в сосновых лесах юго-западной части Мещерской низменности // Биологические науки. 1975. № 2. С. 75–82.

193. Зонтиков Д.Н., Зонтикова С.А., Сергеев Р.В. Особенности онтогенеза и возрастной структуры популяций *Pulsatilla patens* (L.) Mill. // Научный журнал КубГАУ. 2013. № 9. С. 25–35.

194. Uotila P. Ecology and area of *Pulsatilla patens* (L.) Mill. in Finland // Annales Botanici Fennici. 1969. № 6. P. 105–111.

195. Kalliovirta M., Rytteri T., Heikkinen R.K. Population structure of a threatened plant, *Pulsatilla patens*, in boreal forests: modelling relationships to overgrowth and site closure // Biodiversity and Conservation. 2006. July. P. 3095–3108.

Научное издание

**ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ
БЕЛОМОРСКО-КУЛОЙСКОГО ПЛАТО**

Монография

Печатается в авторской редакции
Оригинал-макет и дизайн обложки *Е.Н. Качановой*

Подписано в печать 20.03.2017. Формат 60×84/16.
Усл. печ. л. 17,67. Тираж 50 экз. Заказ № 4247

Издательский дом им. В.Н. Булатова САФУ
163060, г. Архангельск, ул. Урицкого, д. 56

ISBN 978-5-261-01226-9



9 785261 012269