

УДК 581.526.426.2: 58.051 (470.1)

ЗАВИСИМОСТЬ СОСТАВА И ОБИЛИЯ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ОТ ТИПА ПОЧВООБРАЗУЮЩЕЙ ПОРОДЫ И МЕХАНИЧЕСКОГО СОСТАВА ПОЧВ В СОСНЯКАХ СРЕДНЕЙ И СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

И. Б. Кучеров

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

По данным полевых исследований 1996–2010 гг. в различных регионах средней и северной тайги Европейской России оценена зависимость проективного покрытия видов растений в сосновых лесах от типа почвообразующей породы (силикатной либо карбонатной/сульфатной) и от механического состава почв, для чего проведено группирование сообществ по указанным критериям, а затем попарное сравнение групповых средних с использованием *t*-критерия Стьюдента.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, сосновые леса, средняя тайга, северная тайга, силикатные горные породы, доломиты, гипсы, механический состав почв.

I. B. Kucherov. RESPONSE OF PLANT COMPOSITION AND ABUNDANCE TO BEDROCK DIFFERENCES AND SOIL TEXTURE IN SCOTS PINE FORESTS OF MIDDLE- AND NORTHERN-BOREAL SUBZONES OF EUROPEAN RUSSIA

As a result of field research of 1996–2010 in the northern- and middle-boreal subzones of European Russia, the dependences of plant species percent cover in Scots pine forests (taken totally, upland vs. bog forests, and by groups of associations) upon bedrock type (silicate vs. carbonate/sulfate) and soil texture (sand vs. loamy sand and loam) were estimated using pair-wise group mean comparisons by Student *t*-test. Patterns in the affiliation of different European North pine forest syntaxa to silicate or carbonate/sulfate bedrock are confirmed at a species level. The pine forests on silicate bedrock are characterized by a numerous 'cortege' of acidophyte species. The presence of calciphytes has just a minor effect on the positive flora differentiation of pine forests on dolomite or gypsum bedrock. The main reasons for establishment of species on carbonate/sulfate bedrock or for increase in their cover are reduction in competitive pressure on the part of acidophytes, preference for soils with an increased level of nutrition or erosion demands of several species, as well as stress-tolerance. There are several groups in the pine forest flora which are distinguished by the restriction of ecological optima of the plant species they consist of, as expressed by the mean percent cover of the latter, to soils of different texture. The group most numerous in species is that of oligotrophic and mesotrophic-oligotrophic plants bound to sand or shallow peat underlain by sand. The group of mesotrophic plants on sandy loam and true loam is the second richest in species; the latter are rather various in their soil moisture requirements. The increase in the plant cover on loams and sandy loam due to attenuation of competitive pressure from oligotrophic dwarf shrubs is also typical of some mesotrophic-oligotrophic species. At the same time, many

plant species growing in pine forests seem bedrock- and soil texture-neutral. The Scots pine *Pinus sylvestris* should be considered a moderately mesotrophic-oligotrophic species in the European North according to both our research and phytoindication scales. It demonstrates a slight decline in canopy density on loam, if compared to loamy sand and sand. The simulation model of N. I. Kazimirov, predicting maximal canopy density and production of pine forests on loam due to soil physics regularities, should be revised.

Key words: *Pinus sylvestris*, Scots pine forests, middle-boreal subzone, northern-boreal subzone, silicate bedrock, dolomite, gypsum, soil texture.

Введение

В процессе классификации сосновых (с доминированием *Pinus sylvestris*) лесов средней и северной тайги Европейской России для большинства ассоциаций и синтаксонов подчиненного ранга ранее удалось установить закономерности их широтного и долготного распространения, включая наличие географически замещающих единиц [Кучеров, 2013в, 2014].

Во многих случаях факты подобного замещения обусловлены приуроченностью синтаксонов к почвообразующим породам различного химического состава – силикатным или карбонатным либо сульфатным [Кучеров, Кутенков, 2011, 2012; Кучеров, Зверев, 2012; Кучеров, 2013а, б, 2014]. Так, только на кислых силикатных горных породах встречаются фенноскандские скальные субассоциации и варианты лишайниковых и воронично-лишайниковых (*Cladino-Pinetum* (P.) *polytrichetosum communis*, *Empetro-Cladino-P. arctoparmelietosum*), брусничных (*Vaccinio-P. var. Sedum acre*) и воронично-черничных (*Empetro-Myrtillo-P. linnaetosum*) сосняков. Это же справедливо в отношении приморских вороничных сосняков на песках (*Empetro-P.*). Из синтаксонов заболоченных лесов только в силикатных ландшафтах встречаются сосняки вахтовые (*Menyantho-P.*) и большинство синтаксонов кустарничково-сфагновых сосняков. Лишь ерниково-багульниково-сфагновые сосняки (*Sphagno angustifolii-Ledo-P. subass. sphagnetosum fusci*), растущие на мощном слое торфа, изолирующем их от подстилающей породы, индифферентны к ее химизму.

Исключительно к выходам карбонатных пород, нейтральных по реакции почвенного раствора, одновременно более теплых и богатых элементами минерального питания, а также сильнее эродированных [Larcher, 1976], приурочены сосняки чабрецово-толокнянковые (*Thymo-Arctostaphylo-P.*) и костянично-вейниковые скальные (*Calamagrostio arundinaceae-P. subass. cotoneasteretosum melanocarp*) на карельских доломитах. В условиях заболоченности только к выходам минерализованных

грунтовых вод тяготеют ключевые дернисто-осоковые сфагновые сосняки (*Sphagno warnstorffii-Carici cespitosae-P.*) абсолютного большинства субассоциаций (некоторые из которых благодаря этому приурочены к силикатным ландшафтам [Кучеров, Кутенков, 2011]).

На сульфатных породах (гипсах либо сульфатных песках), также нейтральных либо слабощелочных, богатых элементами минерального питания, но при этом холодных [Малков и др., 2001], произрастают сосняки астрагалово-толокнянковые (*Astragalo danici-Arctostaphylo-P.*) и костянично-брусничные (*Rubio saxatili-Vaccinio-P. subass. calamagrostietosum epigeii* и *subass. atragenetosum*) бассейнов Северной Двины и Кулоя. Последняя субассоциация отмечена также на выходах известняков в бассейне Печоры.

Многие синтаксоны сосновых лесов – лишайниковые, брусничные, черничные (в широком смысле, включая замещающие северо-таежные типы), вейниковые, хвощовые сфагновые – распространены более широко, встречаясь на почвообразующих породах различных типов. Однако и в них наблюдается изменчивость проективного покрытия (ПП) отдельных видов в зависимости от механического состава почвы, который в значительной мере обуславливает минеральное богатство последней [Качинский, 1965, 1970; Chapin, 1980; Чертов, 1981; Казимиров, 1995; Разнообразие..., 2006; Крышень, 2010].

Целью работы является оценка зависимости встречаемости и покрытия отдельных видов – прежде всего доминантов и детерминантов соответствующих сообществ сосновых лесов – как от типа почвообразующей породы, так и от механического состава почвы. Этим будет проверено, подтверждаются ли закономерности приуроченности тех или иных типов сообществ к различным грациям данных факторов на уровне видов, слагающих эти сообщества.

Использованные данные и методика работы

Использованы 1479 геоботанических описаний, сделанных автором в ходе полевых

исследований в 1996–2010 гг. в различных районах Мурманской и Архангельской областей, Республик Карелия и Коми, либо ($\approx 12\%$ всего массива описаний) взятых из литературы [Regel, 1928; Самбук, 1932; Коровкин, 1934; Андреев, 1935; Некрасова, 1935; Аврорин и др., 1936; Никольский, Изотов, 1936; Салазкин, 1936; Соколова, 1936; Любимова, 1937; Колесников, 1985; Морозова, Коротков, 1999]. Описания, сделанные автором, выполнены в лесах VI и более классов возраста, в заповедниках либо труднодоступных районах. Описания молодых, средневозрастных и нарушенных (со следами рубки либо недавнего пожара) лесов исключены из рассмотрения.

Классификация растительности выполнена доминантно-флористическим методом, предполагающим уточнение объема синтаксонов, выделенных по доминантам, с помощью детерминантных групп экологически близких видов [Василевич, 1995]. В силу значительного возраста популяций эдификатора (сосны) и малой степени нарушенности сообществ классификация по признакам самой растительности безусловно оправдана и результативна [Кучеров, 2014] и не требует привлечения признаков местообитаний [Крышень, 2010]. Табличная обработка описаний произведена с помощью программы IBIS 6.2 [Зверев, 2007]. Описания сгруппированы либо по типам почвообразующих пород (при этом карбонатные породы объединены с сульфатными ввиду сходства их химизма; табл. 1), либо по механическому составу почв (соответственно на песках, супесях и суглинках; табл. 2). Во втором случае из рассмотрения исключены описания на скальных обнажениях и на торфах глубиной свыше 50 см.

Как тип почвообразующей породы, так и механический состав почвы определялись в полевых условиях независимо для каждого из описаний с помощью почвенных прикопок либо (в сложных случаях) опорных разрезов, а также с учетом близкорасположенных обнажений почвообразующей породы.

Выборки сформированы для всех сосняков в целом, отдельно для незаболоченных и заболоченных лесов и по группам ассоциаций; в статье представлены наиболее репрезентативные результаты. В обеих таблицах для ПП видов в каждой из выборок рассчитаны средние арифметические и их ошибки, после чего по каждому из видов выборки сопоставлены попарно по *t*-критерию Стьюдента [Лакин, 1990; Doerffel, 1990]. На основании достоверных экологически обоснованных повидовых различий между выборками намечены экологические

группы видов по их связи соответственно с типом почвообразующей породы либо с механическим составом почвы. Для контроля использованы данные фитоиндикационных шкал Л. Г. Раменского и др. [1956] для средней полосы Европейской России и И. А. Цаценкина и др. [1978] для таежной зоны Сибири (объединенные в одну оценку исходя из опыта полевой работы), а также Х. Элленберга и др. [Ellenberg et al., 1992] для Центральной Европы и (в случае сопоставления по типам почвообразующих пород) Э. Ландольта [Landolt, 1977] для Швейцарских Альп.

Виды, обилие которых изменяется достоверно, но незначительно по абсолютной величине (в 1-м либо 2-м знаке после запятой во всех сопоставляемых группах), не внесены в таблицы (см. табл. 1, 2), однако в тексте они упоминаются.

Номенклатура сосудистых растений дается по сводке С. К. Черепанова [1995], листовых мхов – по М. С. Игнатову и О. М. Афониной [Ignatov, Afonina, 1992], лишайников – по О. Витикайнену с соавт. [Vitikainen et al., 1997]. Учитывая климатическую изменчивость популяций ели на Европейском Севере [Попов, 2005], мы воздерживаемся от выделения конкретных таксонов в составе комплекса *Picea abies* s. l. Границы подзон таежной зоны в Европейской России приняты по В. Д. Александровой и Т. К. Юрковской [1989].

Зависимость проективного покрытия видов растений в сосновых лесах от типа почвообразующей породы

1. Как в незаболоченных, так и в заболоченных сосновых лесах достоверно выделяется большая «свита» [Клеопов, 1941, 1990; Ниценко, 1969 и др.] сопряженно распространенных ацидофильных олиготрофных и олигомезотрофных видов, которые существенно снижают свое покрытие либо вовсе исчезают на карбонатных и сульфатных породах (см. табл. 1). Это кустарнички, травы и мхи, чьи корневые окончания либо ризоиды погружены в лесную подстилку или торф с заведомо кислой реакцией, либо деревья и кустарники, чьи корни достигают минеральных слоев почвы, также имеющих кислую реакцию почвенного раствора.

В выборке всех незаболоченных сосняков, а также в воронично-брусничных сосняках северной тайги к таким видам относятся *Calluna vulgaris*, подрост *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens*, из числа малообильных и/или более узко распространенных видов, не включенных в таблицы, – *Pinus sibirica*, *Betula czerepanovii*,

Gymnocarpium dryopteris, *Goodyera repens*, *Ptilidium ciliare*, *Polytrichum piliferum*, *Dicranum drummondii*, *Nephroma arcticum*, *Cladonia ceno-tea*, *Cetraria islandica*, *Flavocetraria nivalis*, *Stereocaulon paschale*.

В заболоченных сосняках аналогичную «свиту» формируют болотные и болотно-лесные виды. Это болотные формы *Pinus sylvestris*, низкорослые деревья и подрост *Picea abies* s. l., а также *Salix aurita*, *Betula nana*, *Eriophorum vaginatum*, *Carex rostrata*, *Rubus chamaemorus*, *Vaccinium uliginosum*, *Sphagnum angustifolium*, *S. capillifolium*, *S. russowii*, *S. fallax*, *Polytrichum commune*, *P. strictum*, *Cladina arbuscula* s. l., из числа малообильных либо редких видов – *Avenella flexuosa*, *Lycopodium annotinum*, *Chamaepericlymenum suecicum*.

Во всех сосняках – как незаболоченных, так и заболоченных – в состав «свиты» входят также эрикоидные кустарнички *Empetrum nigrum* s. l., *Ledum palustre*, *Vaccinium myrtillus*, а из мхов – *Pleurozium schreberi*.

В травяно-зеленомошных сосняках, в целом произрастающих на более богатых почвах среднего увлажнения, «свиту» ацидофитов, наряду с подростом березы и сосны, формируют *Sorbus aucuparia* s. l., *Gymnocarpium dryopteris*, *Calamagrostis arundinacea*, *Trientalis europaea*, *Melampyrum sylvaticum*.

2. Совсем иначе обстоит дело в группе видов, чье ПП возрастает на карбонатных или сульфатных породах (либо вообще произрастающих только на них). Лишь незначительная часть этих видов является облигатными или даже факультативными кальцефитами, нуждающимися в слабощелочной реакции почвы (см. табл. 1). В незаболоченных лесах это либо мхи, чьи ризоиды по эродированным участкам подстилки напрямую контактируют с кальций-содержащим субстратом (*Ditrichum flexicaule*, *Tortella tortuosa*, *Abietinella abietina*), либо кустарнички, чьи корни достигают подстилающей породы (*Salix arbuscula*, *Cotoneaster melanocarpus*). Очень невелико количество видов кальцефильных трав; всем им хотя бы отчасти свойственна эрозиофильность (*Equisetum hyemale*, *Epipactis atrorubens*, *Polygala amarella*, *Galium boreale*, *Hieracium bifidum* s. l.).

В сосняках воронично-брусничных данная группа видов полностью отсутствует. В заболоченных минеротрофных сосняках к кальцефитам могут относиться травы мочажин, ковров и межкочий, чьи корни хотя бы во время весенней верховодки непосредственно погружены в минерализованный почвенный раствор. Это *Carex appropinquata*, из малообильных видов – *Selaginella selaginoides*, *Eriophorum latifolium*,

в какой-то мере также *Crepis paludosa* (что совпадает с ее характеристикой у Х. Элленберга [Ellenberg et al., 1992]), из мочажинных мхов – *Campylium protensum*.

Гораздо больше на карбонатных и сульфатных породах видов, чей рост ПП обусловлен не собственно кальцефильностью, но иными причинами. В числе этих видов можно наметить следующие группы.

3. Виды, чье покрытие на карбонатных породах растет вследствие снижения уровня конкуренции со стороны ацидофитов. В незаболоченных сосняках это *Maianthemum bifolium*, незначительно, но достоверно отзывающийся на уменьшение ПП черники, и *Hylocomium splendens*, в травяно-зеленомошных – также *Dicranum polysetum*.

Hylocomium splendens – олигомезотроф и умеренный ацидофит, в лучшем случае кальций-толерантный, но с несколько более широкой экологической амплитудой по фактору кислотности почвы, чем у олиготрофного и ультраацидофильного *Pleurozium schreberi*, о чем свидетельствуют данные всех трех учетных фитоиндикационных шкал (см. табл. 1). В незаболоченных сосняках рост его ПП на карбонатных и сульфатных породах (до 25 % против 10 % на силикатах) происходит одновременно со снижением ПП *P. schreberi* (до 25 % против 35 %). Аналогичные цифры для *Hylocomium splendens* в травяно-зеленомошных сосняках составляют округленно 30 % против 10 %.

В сосняках воронично-брусничных на карбонатных породах возрастает ПП *Vaccinium vitis-idaea* (округленно 35 % против 20 % на силикатах) одновременно с ослаблением позиций *V. myrtillus* (5 % против 10 %) и *Empetrum nigrum* s. l. (2 % против 15 %). В сходной степени позиции брусники усиливаются в средне-таежных сосняках на карбонатной морене юга Архангельской обл., где выделена субассоциация *Myrtillo-P. vaccinietosum* – сосняк чернично-брусничный с округленным средним ПП брусники 30 %, а черники – не более 20 % [Кучеров, 2013б, 2014].

Вероятно, в заболоченных сосняках в условиях жестководного подтока сходным образом усиливаются позиции *Sphagnum warnstorffii* (30 % против 2 % на силикатах). Отечественные болотоведы обычно считают этот вид нейтрофильным и мезозвтрофным [Елина и др., 1984; Кузнецов, 2000 и др.], однако по шкале Элленберга [Ellenberg et al., 1992] он также относится к ацидофитам (балл 3 из 9). Рост его ПП, возможно, обусловлен ослаблением позиций олиготрофных ацидофильных сфагнов типа *S. angustifolium*, *S. capillifolium* и *S. russowii*

Таблица 1. Различия среднего проективного покрытия видов в сосновых лесах средней и северной тайги Европейской России в зависимости от типа почвообразующей породы

Ярус	Вид	ПП, %		t	ЭГ	Фитоиндикация					
		сил	карб			БР	ВР	RE	NE	RL	NL
Сосняки незаболоченные (все группы ассоциаций)											
	n	658	211			-					
b	<i>Pinus sylvestris</i>	6 ± 0,4	4 ± 0,6	2,54	1	OM	M2	-	-	-	2
b	<i>Betula pubescens</i>	1 ± 0,1	0 ± 0,1	2,27	1	M	M2	3	3	-	2
c	<i>Empetrum nigrum</i> s. l.	6 ± 0,5	1 ± 0,2	9,38*	1	O	M2	-	2	2	2
c	<i>Calluna vulgaris</i>	3 ± 0,3	2 ± 0,4	3,35*	1	O	M2	1	1	1	1
c	<i>Ledum palustre</i>	2 ± 0,2	1 ± 0,3	2,05	1	O	ГМ	2	2	-	-
c	<i>Vaccinium myrtillus</i>	17 ± 0,7	11 ± 1,2	4,13*	1	OM	M2	2	3	1	2
d	<i>Pleurozium schreberi</i>	35 ± 1,2	26 ± 1,8	4,06*	1	OM	M2	2	-	2	1
c	<i>Thymus serpyllum</i> s. l.	0 ± 0,0	1 ± 0,2	2,95*	2+4	МЭ	M1	5	1	-	-
c	<i>Lathyrus vernus</i>	0 ± 0,0	1 ± 0,1	2,92*	2+6	M	M2	8	4	4	3
c	<i>Maianthemum bifolium</i>	1 ± 0,1	2 ± 0,4	3,64*	3	OM	M2	3	3	2	2
d	<i>Hylocomium splendens</i>	11 ± 0,8	24 ± 1,9	6,40*	3	OM	M2	5	-	2	2
a1	<i>Larix sibirica</i>	1 ± 0,1	4 ± 0,5	5,34*	4	OM	M2	-	-	2	2
c	<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	0 ± 0,1	2 ± 0,5	3,53*	5	O	M1	-	2	3	2
a1	<i>Populus tremula</i>	0 ± 0,1	1 ± 0,2	2,38	6	M	M2	-	-	3	3
c	<i>Rubus saxatilis</i>	1 ± 0,1	3 ± 0,3	5,16*	6	M	M2	7	4	3	2
c	<i>Geranium sylvaticum</i> s. l.	0 ± 0,0	1 ± 0,2	3,27*	6	M	M2	6	7	3	4
d	<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	0 ± 0,1	1 ± 0,3	2,32	6	M	M2	5	-	3	2
a1	<i>Betula pendula</i>	1 ± 0,2	4 ± 0,5	5,14*	7	M	M1	-	-	-	2
a1	<i>Picea abies</i> s. l.	2 ± 0,2	2 ± 0,2	0,13	8	M	M2	-	-	-	3
a1	<i>Pinus sylvestris</i>	43 ± 0,8	45 ± 1,2	1,68	8	OM	M2	-	-	-	2
c	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	17 ± 0,6	19 ± 1,2	1,57	8	OM	M2	4	2	2	2
d	<i>Dicranum polysetum</i>	4 ± 0,3	3 ± 0,4	1,81	8	OM	M1	1	-	2	1
d	<i>Cladina arbuscula</i> s. l.	8 ± 0,5	7 ± 1,0	0,33	8	M	M1	-	1	1	1
Сосняки заболоченные (все группы ассоциаций)											
	n	543	67			-					
a2	<i>Picea abies</i> s. l.	4 ± 0,4	2 ± 0,6	2,86*	1	M	M2	-	-	-	3
b	<i>P. abies</i> s. l.	3 ± 0,3	2 ± 0,4	2,94*	1	M	M2	-	-	-	3
a2	<i>Pinus sylvestris</i>	5 ± 0,4	2 ± 0,6	4,48*	1	OM	M2	-	-	-	2
b	<i>P. sylvestris</i>	4 ± 0,3	3 ± 0,5	2,78*	1	OM	M2	-	-	-	2
b	<i>Salix aurita</i>	1 ± 0,3	0 ± 0,0	3,94*	1	M	ГМ	4	3	2	2
b	<i>Betula nana</i>	4 ± 0,4	2 ± 0,6	2,27	1	O	МГ	1	2	1	1
c	<i>Eriophorum vaginatum</i>	5 ± 0,4	2 ± 0,7	3,19*	1	O	МГ	2	1	1	1
c	<i>Carex rostrata</i>	1 ± 0,2	0 ± 0,0	3,49*	1	M	Г	3	3	3	2
c	<i>Rubus chamaemorus</i>	6 ± 0,4	4 ± 0,8	2,38	1	OM	ГМ	2	1	-	-
c	<i>Empetrum nigrum</i> s. l.	4 ± 0,3	2 ± 0,6	2,06	1	O	M2	-	2	2	2
c	<i>Ledum palustre</i>	10 ± 0,5	5 ± 1,1	3,61*	1	O	ГМ	2	2	-	-
c	<i>Vaccinium myrtillus</i>	9 ± 0,6	4 ± 1,2	3,57*	1	OM	M2	2	3	1	2
c	<i>V. uliginosum</i>	7 ± 0,4	4 ± 1,0	3,06*	1	O	ГМ	1	3	1	2
d	<i>Sphagnum angustifolium</i>	28 ± 1,4	17 ± 3,2	3,10*	1	O	МГ	2	-	-	-
d	<i>S. capillifolium</i>	8 ± 0,7	1 ± 0,8	5,84*	1	OM	ГМ	2	-	1	1
d	<i>S. russowii</i>	4 ± 0,5	1 ± 0,4	5,07*	1	OM	ГМ	2	-	-	-
d	<i>S. fallax</i>	2 ± 0,5	0 ± 0,1	4,48*	1	OM	МГ	2	-	-	-
d	<i>Polytrichum strictum</i>	1 ± 0,2	0 ± 0,2	3,35*	1	OM	МГ	1	-	1	1
d	<i>P. commune</i>	5 ± 0,6	1 ± 0,7	4,35*	1	O	ГМ	2	-	1	2
d	<i>Pleurozium schreberi</i>	10 ± 0,7	5 ± 1,0	3,75*	1	OM	M2	2	-	2	1
d	<i>Cladina arbuscula</i> s. l.	1 ± 0,1	0 ± 0,1	4,31*	1	M	M1	-	1	1	1
c	<i>Carex appropinquata</i>	0 ± 0,0	1 ± 0,4	2,12	2	МЭ	ГМ	9	4	4	3
c	<i>Rubus saxatilis</i>	0 ± 0,0	1 ± 0,3	3,57*	3+6	M	M2	7	4	3	2
d	<i>Sphagnum warnstorffii</i>	2 ± 0,4	32 ± 3,9	7,55*	3+6	МЭ	МГ	3	-	-	-
c	<i>Equisetum fluviatile</i>	1 ± 0,2	3 ± 0,7	2,16	6	МЭ	ГЛ	-	5	3	3
c	<i>Filipendula ulmaria</i> s. l.	0 ± 0,0	1 ± 0,2	2,92*	6	МЭ	ГМ	-	5	3	4
c	<i>Angelica sylvestris</i>	0 ± 0,0	1 ± 0,1	3,96*	6	МЭ	M2	-	4	3	3
a1	<i>Picea abies</i> s. l.	2 ± 0,2	2 ± 0,5	0,08	8	M	M2	-	-	-	3
a1	<i>Pinus sylvestris</i>	34 ± 0,7	34 ± 1,3	0,35	8	OM	M2	-	-	-	2

Окончание табл. 1

Ярус	Вид	ПП, %		t	ЭГ	Фитоиндикация					
		сил	карб			БР	ВР	RE	NE	RL	NL
c	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	4 ± 0,3	3 ± 1,0	0,61	8	OM	M2	4	2	2	2
d	<i>Dicranum polysetum</i>	0 ± 0,1	0 ± 0,1	1,43	8	OM	M1	1	–	2	1
d	<i>Hylocomium splendens</i>	4 ± 0,5	6 ± 1,8	1,29	8	OM	M2	5	–	2	2
Сосняки воронично-брусничные северной тайги											
	n	71	29			–					
a1,2	<i>Betula pubescens</i>	2 ± 0,5	0 ± 0,0	2,10	1	M	M2	3	3	–	2
c	<i>Empetrum nigrum</i> s. l.	14 ± 1,6	2 ± 0,7	4,57*	1	O	M2	–	2	2	2
c	<i>Calluna vulgaris</i>	6 ± 0,7	2 ± 0,8	3,20*	1	O	M2	1	1	1	1
c	<i>Ledum palustre</i>	3 ± 1,0	0 ± 0,0	2,39	1	O	ГМ	2	2	–	–
c	<i>Vaccinium myrtillus</i>	11 ± 1,0	4 ± 1,5	3,70*	1	OM	M2	2	3	1	2
c	<i>V. vitis-idaea</i>	22 ± 1,5	33 ± 3,0	3,58*	3	OM	M2	4	2	2	2
a1,2	<i>Larix sibirica</i>	0 ± 0,0	3 ± 1,7	2,72*	4	OM	M2	–	–	2	2
a+b	<i>Populus tremula</i>	0 ± 0,0	1 ± 0,6	2,10	6	M	M2	–	–	3	3
b	<i>Betula pendula</i>	0 ± 0,0	1 ± 0,3	3,82*	7	M	M1	–	–	–	2
a1	<i>Pinus sylvestris</i>	45 ± 2,4	55 ± 3,0	2,46	8?	OM	M2	–	–	–	2
a1,2	<i>B. pendula</i>	1 ± 0,3	1 ± 0,5	0,74	8	M	M1	–	–	–	2
a1,2	<i>Picea abies</i> s. l.	3 ± 0,8	1 ± 0,3	1,62	8	M	M2	–	–	–	3
b	<i>Pinus sylvestris</i>	11 ± 1,9	9 ± 2,4	0,85	8	OM	M2	–	–	–	2
d	<i>Pleurozium schreberi</i>	53 ± 3,0	51 ± 4,9	0,36	8	OM	M2	2	–	2	1
d	<i>Hylocomium splendens</i>	3 ± 0,9	5 ± 2,0	0,83	8	OM	M2	5	–	2	2
d	<i>Cladina rangiferina</i> s. l.	11 ± 1,4	13 ± 2,4	0,69	8	M	KM	–	1	2	1
d	<i>C. stellaris</i>	6 ± 1,0	10 ± 3,1	1,62	8	M	M1	2	1	–	–
Сосняки травяно-зеленомошные											
	n	47	79			–					
a1	<i>Betula pubescens</i>	5 ± 1,2	2 ± 0,5	2,35	1	M	M2	3	3	–	2
a+b	<i>Sorbus aucuparia</i> s. l.	5 ± 0,7	2 ± 0,4	3,41*	1	M	M2	4	–	2	2
b	<i>Pinus sylvestris</i>	4 ± 1,2	0 ± 0,2	2,59	1	OM	M2	–	–	–	2
c	<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	3 ± 1,1	0 ± 0,0	2,27	1	M	M2	4	5	3	2
c	<i>Calamagrostis arundinacea</i>	11 ± 1,9	6 ± 1,4	1,99	1	OM	M2	4	5	2	2
c	<i>Trientalis europaea</i>	1 ± 0,3	1 ± 0,1	2,45	1	OM	M2	3	2	2	2
c	<i>Melampyrum sylvaticum</i> s. l.	1 ± 0,2	0 ± 0,0	2,56	1	M	M2	2	2	1	2
d	<i>Dicranum polysetum</i>	1 ± 0,3	4 ± 0,8	3,00*	3	OM	M1	1	–	2	1
d	<i>Hylocomium splendens</i>	12 ± 2,9	29 ± 3,2	3,93*	3	OM	M2	5	–	2	2
c	<i>Geranium sylvaticum</i> s. l.	1 ± 0,3	2 ± 0,6	2,15	6	M	M2	6	7	3	4
a2	<i>Betula pendula</i>	0 ± 0,3	2 ± 0,6	2,43	7	M	M1	–	–	–	2
a1	<i>Picea abies</i> s. l.	4 ± 0,9	3 ± 0,5	0,51	8	M	M2	–	–	–	3
a1	<i>Pinus sylvestris</i>	44 ± 2,7	45 ± 1,7	0,29	8	OM	M2	–	–	–	2
a1	<i>Betula pendula</i>	5 ± 1,2	8 ± 1,0	1,81	8	M	M1	–	–	–	2
c	<i>Rubus saxatilis</i>	5 ± 1,1	5 ± 0,8	0,25	8	M	M2	7	4	3	2
c	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	14 ± 2,6	20 ± 2,2	1,85	8	OM	M2	4	2	2	2
d	<i>Pleurozium schreberi</i>	18 ± 3,5	24 ± 2,6	1,45	8	OM	M2	2	–	2	1

Примечание. В заголовке таблицы: ПП – проективное покрытие вида, %: сил – на силикатных породах, карб – на карбонатных и сульфатных породах, данные приведены в виде «среднее арифметическое ± ошибка среднего»; t – значения t-критерия Стьюдента: достоверные на уровне значимости $\alpha \leq 5\%$ выделены жирным шрифтом, на уровне значимости $\alpha \leq 1\%$ – дополнительно звездочкой. ЭГ – экологические группы видов: 1 – растения кислых почв; 2 – облигатные либо факультативные кальцефиты; 3 – виды, реагирующие на снижение уровня конкуренции; 4 – стресс-толерантные виды; 5 – эрозиофилы; 6 – виды, требующие более богатых и 7 – более теплых почв; 8 – нейтральные виды (различия по t-критерию недостоверны). При вероятной принадлежности вида более чем к одной группе цифры приводятся через плюс; сомнительные случаи отмечены знаком вопроса. Фитоиндикация: приведены контрольные значения экологических статусов видов согласно шкалам: БР и ВР – богатства и влажности почв по Л. Г. Раменскому [Раменский и др., 1956] и И. А. Цаценкину [Цаценкин и др., 1978] (О – олиготроф, OM – олигомезотроф, М – мезотроф, МЭ – мезоэвтроф, Э – эвтроф, KM – ксеромезофит, M1, M2 – мезофит, ГМ – гигромезофит, МГ – мезогигрофит, Г – гигрофит); RE и NE – кислотности и азотного богатства почвы по Х. Элленбергу (увеличение в сторону максимальных значений от 1 до 9 [Ellenberg et al., 1992]), RL и NL – по Э. Ландольту (увеличение в сторону максимальных значений от 1 до 5 [Landolt, 1977]). Ярусы: а1 и а2 – основной и подчиненный ярусы древостоя; b – подрост и подлесок; c – травяно-кустарничковый; d – лишайниково-моховой. n – число описаний в выборке. Прочерк – отсутствие данных.

Виды, обилие которых изменяется достоверно, но незначительно по абсолютной величине (в 1-м либо 2-м знаке после запятой во всех сопоставляемых группах), не внесены в таблицу, но упоминаются в тексте.

(см. табл. 1), хотя существуют данные, противоречащие этому выводу. Так, в условиях болот Карелии рН_{H2O} разложившегося торфа под *S. warnstorffii* составляет $5,8 \pm 0,26$, а под *S. angustifolium* – $3,0 \pm 0,09$; амплитуда рН для первого вида – 4,9–7,1, а для второго – 2,7–3,5. На основании этих результатов *S. warnstorffii* был отнесен к мезоэвтрофным видам [Елина и др., 1984].

4. Стресс-толерантные виды, единственные способные вынести неблагоприятные условия среды. Типичным примером является *Larix sibirica*. Только она из всех видов хвойных деревьев может успешно выживать на подвижных участках сульфатно-карстовых склонов, но сама по себе является олигомезотрофным и ацидофильным видом [Landolt, 1977; Цаценкин и др., 1978], как и другие хвойные [Бобров, 1978].

Сказанное подтверждают как данные литературы для севера Европейской России [Самбук, 1932; Цинзерлинг, 1933; Дылис, 1941; Юдин, 1954] и юга Сибири [Рысин, 2010], так и наши исследования предтундровых лиственничных редколесий и лиственничников северной тайги Европейской России. Многие синтаксоны как лиственничных редколесий, так и северотаежных лиственничных лесов отмечены только на силикатных породах, избегая карбонатных, а пирогенно обусловленные зеленомошные лиственничники встречаются на горных породах самого различного состава. Ряд синтаксонов лиственничников строго тяготеет к карстовым логовам, но это именно тот случай, когда лиственница – единственный вид, способный сформировать древостой. Во всех случаях, когда лиственница выступает доминантом-эдификатором ассоциаций, она нейтральна по отношению к фактору почвообразующей породы с точки зрения сомкнутости древостоя [Кучеров, Зверев, 2011].

5. Эрозиофилы, чьи позиции на карбонатных и сульфатных породах усиливаются вследствие большей подверженности последних водной, а также гравитационной и термальной эрозии [Larcher, 1976; Малков и др., 2001]. В первую очередь это *Arctostaphylos uva-ursi*, доминирующий во многих ассоциациях сосняков на доломитах и гипсах [Кучеров, 2013б], *Antennaria dioica*, а также переходные к следующей группе мезоэвтрофные луговые виды *Calamagrostis epigeios* и *Pimpinella saxifraga*. В составе ценофлоры сосняков на автоморфных кислых песчаных почвах Карелии *Arctostaphylos uva-ursi* и *Calamagrostis epigeios* признаны эуапофитами [Геникова и др., 2012].

6. Виды, требующие более богатых почв, безотносительно к их кислотности. В незаболоченных сосняках к этой группе можно отнести *Populus tremula*, *Lonicera xylosteum*, *Melica nutans*, *Carex digitata*, *Atragene sibirica*, *Rubus saxatilis*, *Geranium sylvaticum* s. l., *Lathyrus vernus*, *Rhytidiadelphus triquetrus*. В сосняках воронично-брусничных эта группа малочисленна, в нее помимо осины попали лишь *Equisetum hyemale* и (возможно) *Koeleria grandis* за счет лесов на сульфатных песках долины Кулоя. В заболоченных минеротрофных сосняках в данной группе преобладают растения межкочий и мочажин: *Equisetum fluviatile*, *Caltha palustris*, *Filipendula ulmaria* s. l., *Geum rivale*, *Galium palustre*, *Calliergonella cuspidata*, *Rhizomnium punctatum*, в значительной мере также *Sphagnum warnstorffii*. У ряда видов, растущих на кочках, корневые окончания хотя бы в некоторые сезоны года также контактируют с жестководным почвенным раствором. В их числе *Paris quadrifolia*, *Listera ovata*, *Geranium sylvaticum*, *Angelica sylvestris*.

7. Виды, требующие более теплых почв, что свойственно таковым на известняках в силу их лучшей аэрации благодаря трещиноватой структуре [Larcher, 1976]. К ним относится *Betula pendula* со сравнительно более южным типом ареала – в древостое в выборке всех незаболоченных сосняков и в подросте в сосняках воронично-брусничных.

8. Нейтральные виды (различия ПП по t-критерию недостоверны). В их числе во многих выборках (но не во всех; см. выше) оказываются *Picea abies* s. l., *Vaccinium vitis-idaea*, в ряде выборок также *Hylocomium splendens*, виды *Dicranum*, кустистые лишайники из рода *Cladina*. Как в незаболоченных, так и в заболоченных, а также в травяно-зеленомошных лесах в эту же группу попадает *Pinus sylvestris* в составе древостоя. Увеличение ПП сосны в сосняках воронично-черничных на карбонатных и сульфатных почвах должно быть признано случайным. Согласно шкалам Л. Г. Раменского и др. [1956] и Э. Ландольта [Landolt, 1977], а также иным литературным источникам [Орлов, Кошельков, 1971; Орлов и др., 1974; Ярмишко, 1990], сосна выступает в качестве олигомезотрофного ацидофита и в пределах Европы может проявлять себя лишь как кальций-толерантный вид. Следует помнить, однако, что на восточной периферии ареала экологический оптимум *Pinus sylvestris* сдвигается в сторону карбонатных почв, и на юге Якутии сосна приурочена исключительно к ним, что сопровождается изменением ее жизненной формы [Сукачев, 1912; Щербakov, 1975].

Одновременно мы замечаем, что в разных выборках (в том числе в различных группах ассоциаций) один и тот же вид может относиться к разным (хотя обычно близким) экологическим группам по своей реакции на тип почвообразующей породы. Неясно, однако, порождено ли это ценотически обусловленным «сдвигом» в экологическом поведении вида либо случайными выборочными различиями. Видимо, может иметь место и то, и другое.

Ранее аналогичные различия между сообществами на силикатных и карбонатных почвообразующих породах были прослежены Ю. Е. Кекишевой [2010] применительно к ельникам западной части Архангельской обл. Анализ также был проведен на уровне как сообществ, так и видов растений, однако без подробного функционального деления видов, преобладающих на карбонатных породах.

Зависимость проективного покрытия видов растений в сосновых лесах от механического состава почвы

При сопоставлении покрытий видов растений в сосняках в зависимости от механического состава верхних (корнеобитаемых) горизонтов почвенного профиля встает задача исключения описаний, выполненных на скальных обнажениях [Ниценко, 1951; Яковлев, Воронова, 1959], а также на торфяных залежах глубже 50 см, где корни растений не достигают минеральных горизонтов профиля [Пьявченко, 1963; Караваева, 1982]. Таким условиям удовлетворяют: 1) общая выборка сосновых лесов, где совокупная доля описаний на скалах и на глубоких торфах не превышает 10 % и их исключение незначимо влияет на результат; 2) сосняки травяно-зеленомошные, где доля описаний на обнажениях известняков и гипсов тоже крайне мала.

При сведении описаний в три выборки – на песках, на супесях и на суглинках и глинах – также закономерно выделяется ряд экологических групп видов, в целом соответствующих известным фитоиндикационным шкалам (табл. 2).

Одну из групп, насчитывающих наибольшее число видов, в общей выборке сосновых лесов формируют олиготрофы и олигомезотрофы. Однако среди них не так много собственно псаммофильных видов с максимальным покрытием на песках (№ 1а). Это *Diphysastrum complanatum*, а также эрозиофилы, как правило, малообильные на минеральных почвах, – *Arctostaphylos uva-ursi*, *Antennaria dioica*, *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*. В сосняках травяно-зеленомошных сюда же тяготеет *Hylocomium splendens*.

Гораздо больше олиготрофных видов может расти как на песках, так и на торфе, подстилаемом песком (№ 1б). В общей выборке к ним относятся эрикоидные кустарнички (*Empetrum nigrum* s. l., *Calluna vulgaris*, *Arctous alpina*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*), *Sphagnum fuscum*, *Pleurozium schreberi*, из лишайников – кустистые кладины (*Cladina arbuscula* s. l., *C. rangiferina* s. l., *C. stellaris*), кладонии (*Cladonia coccifera* s. l., *C. cornuta*, *C. gracilis* s. l., *C. uncialis*), *Cetraria islandica*. Сюда же отнесем *Pinus sylvestris* в подросте, во 2-м ярусе древостоя и в болотных лесах, а также *Salix aurita*, чьи корни сквозь торф достигают песчаных горизонтов почвы, и *S. lapponum*, растущую на сыром песке, в частности, по берегам озер Кенозерской системы на юго-западе Архангельской обл. [Разумовская и др., 2012].

От олиготрофных видов песчаных почв следует отличать оксилофитов, растущих на мелкозалежных торфах, подстилаемых песками (№ 1с). В общей выборке сосняков это *Carex pauciflora*, *C. globularis*, *Juncus filiformis*, *Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus microcarpus*, *Sphagnum angustifolium*, *S. centrale*, *S. magellanicum*, *Polytrichum strictum*, *Dicranum bergei*, *Pohlia sphagnicola*, *Aulacomnium palustre*, *Nephroma arcticum*.

Отдельную группу составляют олигомезотрофные мезогигрофиты и гигрофиты межкочий, западин и обводненных ковров в заболоченных сосняках (*Menyanthes trifoliata*, *Sphagnum fallax*; № 1д).

Мезотрофные виды, требующие умеренного минерального богатства почвы, можно подразделить на две группы. Прежде всего, это виды со сравнительно широкой экологической амплитудой, растущие как на легких, так и на умеренно тяжелых почвах, но избегающие тяжелых, хуже аэрируемых суглинков и глин (№ 2а). В общей выборке к таким растениям относятся *Betula pendula* в древостое и в составе подроста, *Rosa acicularis*, *Carex ericetorum*, *C. digitata*, *C. nigra*, *Oxalis acetosella*, *Solidago virgaurea* s. l., *Dicranum scoparium*, в сосняках травяно-зеленомошных – также *Melampyrum sylvaticum*.

К данной группе (в общей выборке) примыкает и ряд умеренных олигомезотрофов: *Molinia caerulea*, *Dicranum drummondii*, *D. polysetum*, *Ptilium crista-castrensis*. Примечательно, что сюда же относится *Pinus sylvestris* в верхнем ярусе древостоя. На севере Европейской России сосна все же выступает как олигомезотроф, предпочитающий легкие почвы (ПП в древесном ярусе на песках и супесях – 40–45 %) и достоверно, хотя и незначительно снижающий покрытие на суглинках (округленно

35 %). Это соответствует характеристикам вида по Л. Г. Раменскому и др. [1956] и Х. Элленбергу и др. [Ellenberg et al., 1992], но частично противоречит данным Н. И. Казиминова [1995] и А. М. Крышеня [2010]. Известно, что в бассейнах Северной Двины и Печоры незаболоченные сосняки могут произрастать на песках и супесях, подстилаемых суглинками, реже – непосредственно на легкосуглинистых почвах, что иногда наблюдается и на юге Карелии. Считалось доказанным, что при утяжелении почв высота, сомкнутость и продуктивность сосняков закономерно возрастают [Чертов, 1981; Казимиров, 1995]. Полученные нами данные противоречат имитационной модели Н. И. Казиминова [1995] как минимум в отношении сомкнутости. В сосняках травяно-зеленомошных, приуроченных к наиболее богатым почвам среднего увлажнения (притом на малонарушенных заповедных землях), сосна занимает такие же позиции, как и в выборке сосновых лесов, взятых в целом (см. табл. 2). Лишь в южной тайге Вашкинского района Вологодской обл. наблюдался оптимум сосны, выраженный как по сомкнутости, так и по высоте, в 200-летних сосняках-кисличниках I бонитета на рыхлых залежных супесях (наблюдения 2013 г.). Вероятно, подобные условия соответствуют экологическому оптимуму сосны, тогда как на песках отчетливо выражен ее фитоценотический оптимум. На песчаных почвах Карелии ель *Picea abies* s. l. в силу поверхностного характера ее корневой системы может произрастать лишь на сильно завалуненных почвах либо в ложбинах стока, защищенных от ветра, а потому уступает место сосне, тогда как уже на супесях сосна вытесняется елью. Однако и тогда отдельные старые сосны (а восточнее – лиственницы) продолжают играть в древостое ельника роль структурного «каркаса» [Крышень, 2010, 2012]. Тяготение сосны к суглинистым почвам в естественных условиях Европейского Севера намного менее вероятно. Описание высокопродуктивного сосняка (возможно, пирогенной либо иной антропогенной природы) на тяжелом суглинке в южной Карелии [Казимиров, 1995] следует считать скорее исключением, нежели правилом.

Другую группу в числе мезотрофов формируют виды с выраженным оптимумом на почвах среднего минерального богатства (супесях и, возможно, также опесчаненных легких суглинках), чье покрытие снижается как на легких, так и на тяжелых почвах (№ 2b). В общей выборке это *Picea abies* s. l. в составе древостоя, *Betula pubescens*, *Populus tremula*, *Sorbus aucuparia* s. l., *Melica nutans*, *Rubus saxatilis*,

Geranium sylvaticum, *Pyrola rotundifolia*, *Melampyrum sylvaticum*, *Rhodobryum roseum*, *Rhytidadelphus triquetrus*.

В сосняках травяно-зеленомошных в данном качестве, помимо упомянутых древесных видов, костяники, герани и грушанки, выступают *Daphne mezereum*, *Luzula pilosa*, *Lathyrus vernus*, *Cirsium heterophyllum*, возможно, также *Convallaria majalis*. Однако ландыш скорее тяготеет к иной, весьма малочисленной группе, которую формируют в основном олигомезотрофы, разрастающиеся на супесях и легких суглинках при снижении конкурентного давления со стороны олиготрофных кустарничков (№ 3). В ее состав входят *Calamagrostis arundinacea*, *Maianthemum bifolium*, *Orthilia secunda*, *Trientalis europaea*, из мезотрофов, помимо *Convallaria majalis*, – также *Brachypodium pinnatum*.

Наконец, мезотрофы, тяготеющие к почвам повышенной влажности (гигромезофиты и гигрофиты), демонстрируют максимальное покрытие на суглинках в силу их меньшей водопроницаемости (№ 2с). В общей выборке таковы *Equisetum sylvaticum*, *Calamagrostis purpurea* s. l., *Comarum palustre*, *Sphagnum girgensohnii*, *S. wulfianum*.

Другую часть видов с максимальным покрытием на суглинках составляют мезоэвтрофы, произрастающие на тяжелых почвах вследствие их повышенного минерального богатства [Качинский, 1965, 1970]. В общей выборке это *Deschampsia cespitosa*, *Paris quadrifolia*, *Bistorta major*, *Saussurea alpina*, в сосняках травяно-зеленомошных – также *Ribes spicatum* s. l., *Angelica sylvestris*, а при переувлажнении – *Equisetum fluviatile* (№ 4a).

Существуют, однако, и мезоэвтрофы-псаммофиты, в нашем случае – растущие на промывных сульфатных песках долины Кулоя (*Calamagrostis epigeios*, *Pulsatilla patens*; № 4b). В эту же группу должны попасть многие пойменные виды, не рассматривающиеся в данной работе.

Виды с широкой амплитудой по градиенту механического состава (а значит, и богатства) почвы с недостоверными различиями по *t*-критерию между отдельными выборками мы относим к нейтральным (№ 5). В общей выборке в эту группу попадают *Larix sibirica* в составе древостоя, подрост *Picea abies* s. l., *Ledum palustre*, *Vaccinium myrtillus*, *Sphagnum russowii*, *S. warnstorffii*, *Polytrichum commune*, *Hylocomium splendens*, в сосняках травяно-зеленомошных – *Betula pendula* в составе древостоя, *Linnaea borealis*, *Solidago virgaurea* s. l., *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Rhytidadelphus triquetrus*.

Таблица 2. Различия среднего проективного покрытия видов в сосновых лесах средней и северной тайги Европейской России в зависимости от механического состава почвы

Ярус	Вид	ПП, %			t			ЭГ	Фитоиндикация			
		пес	суп	сугл	t12	t13	t23		БР	ВР	RE	NE
Все сосновые леса на минеральных почвах												
	n	921	108	75	-							
a2	<i>Pinus sylvestris</i>	6 ± 0,4	1 ± 0,4	1 ± 0,3	8,87*	10,16*	0,44	1b	OM	M2	-	-
b	<i>P. sylvestris</i>	6 ± 0,3	4 ± 0,8	1 ± 0,4	2,15	8,24*	2,76*	1b	OM	M2	-	-
b	<i>Salix aurita</i>	1 ± 0,2	0 ± 0,0	0 ± 0,2	2,88	1,15	0,98	1b	M	ГМ	4	3
c	<i>Empetrum nigrum</i> s. l.	4 ± 0,3	2 ± 0,4	0 ± 0,2	5,68*	11,89*	2,94*	1b	O	M2	-	2
c	<i>Calluna vulgaris</i>	3 ± 0,2	1 ± 0,4	0 ± 0,2	4,55*	8,60*	1,71	1b	O	M2	1	1
c	<i>Vaccinium uliginosum</i>	4 ± 0,3	2 ± 0,4	2 ± 0,6	4,08*	2,15*	0,85	1b	O	ГМ	1	3
c	<i>V. vitis-idaea</i>	14 ± 0,5	9 ± 1,2	7 ± 1,4	3,58*	4,52*	1,27	1b	OM	M2	4	2
d	<i>Sphagnum fuscum</i>	2 ± 0,3	1 ± 0,7	0 ± 0,1	0,98	5,44*	1,42	1b	O	Г	1	-
d	<i>Pleurozium schreberi</i>	28 ± 1,0	16 ± 2,0	7 ± 1,1	5,37*	14,65*	4,17*	1b	OM	M2	2	-
d	<i>Cladina arbuscula</i> s. l.	6 ± 0,4	3 ± 0,9	0 ± 0,1	3,26*	14,38*	2,80*	1b	M	M1	-	1
d	<i>C. rangiferina</i> s. l.	7 ± 0,4	2 ± 0,7	0 ± 0,0	5,01*	17,96*	3,23*	1b	M	КМ	-	1
d	<i>C. stellaris</i>	6 ± 0,4	2 ± 0,5	0 ± 0,0	6,23*	12,86*	2,96*	1b	M	M1	2	1
d	<i>Cladonia uncialis</i>	1 ± 0,1	0 ± 0,0	0 ± 0,0	7,03*	7,03*	-	1b	M	M2	2	2
c	<i>Carex globularis</i>	2 ± 0,2	2 ± 0,6	4 ± 0,8	0,26	2,06	1,91	1c	OM	ГМ	-	-
c	<i>C. pauciflora</i>	0 ± 0,0	0 ± 0,0	1 ± 0,3	2,34*	1,61	1,92	1c	O	ГМ	1	1
c	<i>Chamaedaphne calyculata</i>	2 ± 0,2	1 ± 0,3	4 ± 0,9	1,69	2,53	3,09*	1c	O	МГ	3	2
d	<i>Sphagnum angustifolium</i>	9 ± 0,7	5 ± 1,5	24 ± 3,8	2,08	3,76*	4,41*	1c	O	МГ	2	-
d	<i>S. centrale</i>	0 ± 0,1	1 ± 0,6	5 ± 1,7	2,00	2,60*	1,83	1c	OM	Г	1	-
d	<i>S. magellanicum</i>	2 ± 0,2	1 ± 0,6	4 ± 1,0	0,99	1,66	2,00	1c	O	МГ	1	-
c	<i>Menyanthes trifoliata</i>	1 ± 0,1	1 ± 0,4	2 ± 0,9	0,89	2,11	1,58	1d	M	Г	-	3
d	<i>Sphagnum fallax</i>	0 ± 0,2	0 ± 0,0	3 ± 1,3	2,53*	1,87	2,24	1d	OM	МГ	2	-
a1	<i>Pinus sylvestris</i>	43 ± 0,6	42 ± 1,6	37 ± 1,3	0,68	4,39*	2,59	2a	OM	M2	-	-
b	<i>Rosa acicularis</i>	0 ± 0,0	1 ± 0,3	0 ± 0,1	2,08	0,42	1,87	2a	M	M2	-	-
c	<i>Molinia caerulea</i>	0 ± 0,1	1 ± 0,4	0 ± 0,0	0,96	3,37*	1,99	2a	OM	ГМ	-	2
c	<i>Oxalis acetosella</i>	0 ± 0,1	2 ± 0,8	1 ± 0,4	2,73*	1,79	1,57	2a	M	M2	4	6
c	<i>Solidago virgaurea</i> s. l.	0 ± 0,0	1 ± 0,1	0 ± 0,1	3,96*	1,84	1,06	2a	M	M2	-	4
d	<i>Dicranum polysetum</i>	3 ± 0,2	2 ± 0,5	1 ± 0,3	1,80	6,70*	2,79*	2a	OM	M1	1	-
d	<i>D. scoparium</i>	1 ± 0,1	1 ± 0,2	0 ± 0,2	0,83	2,57	1,35	2a	M	M2	4	-
d	<i>Ptilium crista-castrensis</i>	1 ± 0,1	1 ± 0,2	0 ± 0,0	0,62	5,21*	2,49	2a	OM	M2	3	-
a1	<i>Picea abies</i> s. l.	2 ± 0,1	3 ± 0,5	4 ± 0,8	2,75*	3,12*	1,03	2b	M	M2	-	-
a1	<i>P. abies</i> s. l.	5 ± 0,4	12 ± 1,6	8 ± 1,3	3,85*	2,02	1,68	2b	M	M2	-	-
a1	<i>Betula pubescens</i>	1 ± 0,1	3 ± 0,5	6 ± 1,2	3,17*	4,52*	2,78*	2b	M	M2	3	3
a1,2	<i>Populus tremula</i>	0 ± 0,0	1 ± 0,3	2 ± 0,6	1,66	3,40*	2,32	2b	M	M2	-	-
a+b	<i>Sorbus aucuparia</i> s. l.	0 ± 0,1	1 ± 0,3	2 ± 0,5	3,67*	3,05*	0,94	2b	M	M2	4	-
c	<i>Rubus saxatilis</i>	0 ± 0,1	3 ± 0,6	2 ± 0,6	4,18*	2,94*	0,71	2b	M	M2	7	4
c	<i>Geranium sylvaticum</i>	0 ± 0,0	1 ± 0,2	1 ± 0,4	2,56*	2,17*	0,69	2b	M	M2	6	7
d	<i>Rhytidadelphus triquetrus</i>	0 ± 0,1	1 ± 0,4	2 ± 0,9	2,07	1,86	0,81	2b	M	M2	5	-
c	<i>Calamagrostis arundinacea</i>	0 ± 0,1	3 ± 0,7	4 ± 1,2	3,05*	2,75*	0,70	3	OM	M2	4	5
c	<i>Convallaria majalis</i>	0 ± 0,0	1 ± 0,3	1 ± 0,6	2,67*	1,98	0,71	3	M	M2	-	4
c	<i>Maianthemum bifolium</i>	1 ± 0,1	3 ± 0,5	2 ± 0,6	4,15*	3,28*	0,29	3	OM	M2	3	3
c	<i>Trientalis europaea</i>	0 ± 0,0	1 ± 0,1	1 ± 0,2	3,14*	2,95*	0,43	3	OM	M2	3	2
c	<i>Equisetum sylvaticum</i>	0 ± 0,1	3 ± 0,9	7 ± 2,0	2,90*	3,44*	2,02	2c	M	ГМ	5	4
c	<i>Calamagrostis purpurea</i> s. l.	0 ± 0,1	1 ± 0,5	4 ± 1,7	2,15	2,37	1,63	2c	M	ГМ	-	-
c	<i>Comarum palustre</i>	0 ± 0,0	0 ± 0,2	1 ± 0,3	1,68	2,92*	1,37	2c	M	Г	3	2
d	<i>Sphagnum girgensohnii</i>	2 ± 0,3	6 ± 1,7	8 ± 2,3	2,30	2,80*	0,89	2c	M	ГМ	1	-
d	<i>S. wulfianum</i>	0 ± 0,0	0 ± 0,2	1 ± 0,5	2,01	2,57	1,52	2c	M	ГМ	-	-
c	<i>Equisetum fluviatile</i>	0 ± 0,1	1 ± 0,3	2 ± 0,9	1,27	2,04*	1,59	4a	МЭ	ГЛ	-	5
a1,2	<i>Larix sibirica</i>	1 ± 0,1	1 ± 0,5	1 ± 0,5	0,85	0,21	0,45	5	OM	M2	-	-
b	<i>Picea abies</i> s. l.	5 ± 0,3	6 ± 0,8	5 ± 0,7	0,90	0,07	0,77	5	M	M2	-	-
c	<i>Ledum palustre</i>	5 ± 0,3	3 ± 0,7	4 ± 0,8	1,68	1,19	0,28	5	O	ГМ	2	2
c	<i>Vaccinium myrtillus</i>	14 ± 0,6	17 ± 1,6	12 ± 2,0	1,42	0,90	1,68	5	OM	M2	2	3
d	<i>Sphagnum russowii</i>	2 ± 0,3	1 ± 0,8	1 ± 0,7	1,24	0,80	0,39	5	OM	ГМ	2	-
d	<i>S. warnstorffii</i>	1 ± 0,2	3 ± 1,1	1 ± 1,2	1,85	0,74	0,74	5	МЭ	МГ	3	-
d	<i>Polytrichum commune</i>	3 ± 0,3	4 ± 1,1	5 ± 1,6	1,45	1,23	0,21	5	O	ГМ	2	-
d	<i>Hylocomium splendens</i>	10 ± 0,6	14 ± 2,0	10 ± 2,3	1,77	0,02	1,18	5	OM	M2	5	-

Окончание табл. 2

Ярус	Вид	ПП, %			t			ЭГ	Фитоиндикация			
		пес	суп	сугл	t12	t13	t23		БР	ВР	RE	NE
Сосняки травяно-зеленомошные												
	n	170	31	17	–							
d	<i>Hylocomium splendens</i>	28 ± 4,1	13 ± 3,8	18 ± 6,1	2,57*	1,25	0,64	1a	OM	M2	5	–
a2	<i>Pinus sylvestris</i>	3 ± 1,4	0 ± 0,4	1 ± 0,6	2,02	1,12	0,17	1b	OM	M2	–	–
c	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	25 ± 2,8	12 ± 3,2	13 ± 4,4	3,09*	2,21	0,14	1b	OM	M2	4	2
d	<i>Pleurozium schreberi</i>	29 ± 3,7	11 ± 2,3	11 ± 3,2	3,95*	2,66*	0,19	1b	OM	M2	2	–
c	<i>Calamagrostis epigeios</i>	1 ± 0,5	0 ± 0,0	0 ± 0,1	2,43*	1,20	1,75	4b	МЭ	M2	–	–
a1	<i>Pinus sylvestris</i>	47 ± 2,1	50 ± 3,2	37 ± 3,2	0,68	2,34	2,51	2a	OM	M2	–	–
a2	<i>Betula pendula</i>	3 ± 0,9	0 ± 0,3	0 ± 0,0	2,88*	1,95	0,74	2a	М	M1	–	–
c	<i>Melampyrum sylvaticum</i>	0 ± 0,1	1 ± 0,3	0 ± 0,1	2,12*	1,82	1,03	2a	М	M2	2	2
a1	<i>Betula pubescens</i>	1 ± 0,6	2 ± 0,9	6 ± 2,1	0,87	2,69*	1,69	2b	М	M2	3	3
a1	<i>Populus tremula</i>	1 ± 0,2	1 ± 0,5	7 ± 1,9	1,03	5,62*	3,79*	2b	М	M2	–	–
a2	<i>Picea abies</i> s. l.	11 ± 1,7	20 ± 3,7	12 ± 2,5	2,26*	0,41	1,47	2b	М	M2	–	–
a+b	<i>Sorbus aucuparia</i> s. l.	1 ± 0,4	3 ± 0,7	6 ± 1,6	1,90	4,15*	2,23	2b	М	M2	4	–
c	<i>Luzula pilosa</i>	0 ± 0,0	1 ± 0,2	0 ± 0,1	2,21	1,08	1,26	2b	М	M2	5	4
c	<i>Rubus saxatilis</i>	3 ± 0,6	6 ± 1,6	9 ± 2,0	1,91	3,84*	0,98	2b	М	M2	7	4
c	<i>Lathyrus vernus</i>	0 ± 0,2	1 ± 0,4	3 ± 1,4	0,40	3,17*	2,23	2b	М	M2	8	4
c	<i>Pyrola rotundifolia</i>	0 ± 0,1	1 ± 0,5	2 ± 0,8	2,33	3,12*	0,39	2b	М	M2	5	3
c	<i>Calamagrostis arundinacea</i>	3 ± 1,3	7 ± 2,1	14 ± 4,1	1,62	3,40*	1,74	3	OM	M2	4	5
c	<i>Brachypodium pinnatum</i>	0 ± 0,0	1 ± 0,8	5 ± 2,9	1,61	2,92*	1,39	3	М	M1	7	4
c	<i>Convallaria majalis</i>	1 ± 0,5	2 ± 0,7	5 ± 2,4	1,02	2,90*	1,86	3	М	M2	–	4
c	<i>Maianthemum bifolium</i>	4 ± 0,8	6 ± 1,2	7 ± 1,7	1,28	2,02	0,79	3	OM	M2	3	3
c	<i>Orthilia secunda</i>	0 ± 0,1	0 ± 0,2	1 ± 0,7	1,15	2,30	1,30	3	OM	M2	–	2
c	<i>Trientalis europaea</i>	1 ± 0,2	1 ± 0,3	2 ± 0,4	0,17	2,25	1,62	3	OM	M2	3	2
c	<i>Geranium sylvaticum</i>	1 ± 0,2	1 ± 0,4	4 ± 1,4	0,75	3,33*	2,15*	4a	М	M2	6	7
c	<i>Angelica sylvestris</i>	0 ± 0,0	0 ± 0,1	1 ± 0,6	1,48	2,82*	1,77	4a	МЭ	M2	–	4
a1	<i>Picea abies</i> s. l.	3 ± 0,7	3 ± 0,9	5 ± 1,8	0,10	1,40	1,16	5	М	M2	–	–
a1,2	<i>Larix sibirica</i>	6 ± 1,3	3 ± 1,4	4 ± 1,7	1,27	0,76	0,24	5	OM	M2	–	–
a1	<i>Betula pendula</i>	8 ± 1,3	7 ± 1,5	5 ± 2,1	0,60	1,02	0,55	5	М	M1	–	–
c	<i>Vaccinium myrtillus</i>	12 ± 2,2	19 ± 3,2	9 ± 3,3	1,82	0,53	1,89	5	OM	M2	2	3
c	<i>Linnaea borealis</i>	3 ± 0,6	2 ± 0,6	2 ± 1,2	0,97	1,02	0,38	5	OM	M2	2	2
c	<i>Solidago virgaurea</i> s. l.	1 ± 0,2	1 ± 0,3	2 ± 0,5	0,49	0,90	0,52	5	М	M2	–	4
d	<i>Dicranum polysetum</i>	4 ± 1,1	3 ± 0,7	3 ± 1,2	1,43	0,79	0,18	5	OM	M1	1	–
d	<i>D. scoparium</i>	1 ± 0,6	1 ± 0,4	1 ± 0,6	0,12	0,10	0,05	5	М	M2	4	–
d	<i>Rhynchospora triquetra</i>	3 ± 1,1	3 ± 1,3	8 ± 3,5	0,29	1,86	1,53	5	М	M2	5	–

Примечание. В заголовке таблицы: ПП – проективное покрытие вида, %: пес – на песках, суп – на супесях, сугл – на суглинках и глинах. Описания, выполненные на скальных породах либо на торфах глубже 50 см, исключены. t – значения t-критерия Стьюдента: t12 – для различий между выборками на песках и на супесях, t13 – на песках и на суглинках, t23 – на супесях и на суглинках. ЭГ – экологические группы видов: 1 – олиготрофы и олигомезотрофы: 1a – мезофиты песчаных почв; 1b – мезофиты и гигромезофиты, растущие как на песках, так и на торфе; 1c – оксифиты, растущие на торфе; 1d – мезогигрофиты и гигрофиты межкочий, мочажин и обводненных ковров; 2 – мезотрофы: 2a – с широкой экологической амплитудой, растущие как на легких почвах, так и на почвах среднего механического состава, но избегающие тяжелых, хуже аэрируемых суглинистых почв; 2b – с оптимумом на супесях и легких суглинках; 2c – с оптимумом на суглинках вследствие тяготения к переувлажненным почвам; 3 – виды, реагирующие на снятие конкуренции со стороны олиготрофных кустарничков; 4 – мезоэвтрофы: 4a – «типичные» растения тяжелых богатых суглинистых, в том числе переувлажненных почв; 4b – мезоэвтрофы-псаммофиты; 5 – нейтральные виды с широкой экологической амплитудой по градиенту механического состава (а значит, и богатства) почвы (различия по t-критерию между выборками недостоверны). Прочие обозначения как в таблице 1.

Выводы

1. Закономерности приуроченности отдельных синтаксонов сосновых лесов Европейского Севера к силикатным либо карбонатным/сульфатным почвообразующим породам подтверждаются на видовом уровне.

2. Сосновые леса на силикатных почвообразующих породах характеризуются обширной «свитой» видов-ацидофитов. В то же время позитивная флористическая специфика сосняков на карбонатных либо сульфатных почвообразующих породах лишь в ничтожно малой степени обусловлена наличием

собственно кальцефитов. Основными причинами появления видов либо увеличения их проективного покрытия на карбонатных либо сульфатных породах являются снижение уровня напряженности конкуренции со стороны ацидофитов, тяготение отдельных видов к почвам повышенного минерального богатства, эрозионность, на сульфатном карсте – также стресс-толерантность.

3. Во флоре сосновых лесов выделяется несколько групп по приуроченности эколого-ценотического оптимума слагающих их видов (выраженного через среднее проективное покрытие) к почвам различного механического состава. По числу видов наиболее обильны олиготрофы и олигомезотрофы, приуроченные к песчаным почвам, а также к мелкозалежным торфам. За ними следуют мезотрофные виды, крайне разнообразные по своей экологической приуроченности в зависимости от режима влажности почвы. Для ряда олигомезотрофных видов также характерен рост проективного покрытия на супесях и суглинках вследствие ослабления конкурентного пресса со стороны олиготрофных кустарничков.

4. Значительная часть видов, растущих в сосняках, при этом нейтральна по отношению как к типу почвообразующей породы, так и к механическому составу почвы.

5. Сосна *Pinus sylvestris* на Европейском Севере на основании как полученных нами результатов полевых исследований, так и данных фитоиндикационных шкал должна быть отнесена к умеренным олигомезотрофам и демонстрирует умеренное снижение сомкнутости древостоев на суглинистых почвах сравнительно с песками и супесями. Модель Н. И. Казиминова [1995], утверждающая, что в силу общих положений физики почв сосновые леса должны достигать максимальной сомкнутости и производительности именно на суглинках, требует проверки.

Автор признателен администрации и сотрудникам заповедников «Кивач», «Лапландский», «Пинежский», «Печоро-Илычский» и национального парка «Кенозерский» за помощь при проведении полевых работ, к. ф. н. М. Д. Люблинской (ИЛИ РАН), к. б. н. С. А. Кутенкову (ИБ КарНЦ РАН), д. б. н. В. В. Чепиноге (ИГУ), к. б. н. Д. А. Косолапову (ИБ КомиНЦ УрО РАН), к. б. н. С. И. Дровниной (ИЭПС УрО РАН), А. В. Разумовской (БИН РАН) и А. В. Петрову за участие в маршрутах, д. б. н. В. А. Бакалину (БСИ ДВО РАН), к. б. н. А. И. Максимова, к. б. н. Т. А. Максимовой (ИБ КарНЦ РАН), к. б. н. Е. Ю. Чураковой (САФУ) и А. Г. Безгодову (Тобольская комплексная научная станция УрО

РАН) за определение сборов мохообразных, Д. Е. Гимельбранту (БИН РАН – СПбГУ) за определение сборов лишайников, к. б. н. А. А. Звереву (ТГУ) за предоставление программы «IBIS», д. б. н. А. М. Крышеню (ИЛ КарНЦ РАН) за ценные замечания и предоставление редких литературных источников, к. б. н. Е. О. Головиной (БИН РАН) и к. б. н. С. А. Кутенкову за углубленное обсуждение материалов работы на завершающих ее этапах.

Литература

- Аврорин Н. А., Качурин М. Х., Коровкин А. А. Материалы по растительности Хибинских гор // Тр. СОПС АН СССР. Сер. Кольск. 1936. Вып. 11. С. 3–95.
- Александрова В. Д., Юрковская Т. К. Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части СССР. Л.: Наука, 1989. 64 с.
- Андреев В. Н. Лесная растительность южного Тимана // Тр. Полярной комиссии. 1935. Т. 24. С. 7–64.
- Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 189 с.
- Василевич В. И. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Бот. журн. 1995. Т. 80, № 6. С. 28–39.
- Геникова Н. В., Гнатюк Е. П., Крышень А. М. Анализ ценофлоры лесов на автоморфных песчаных почвах в Карелии // Бот. журн. 2012. Т. 97, № 11. С. 1424–1435.
- Дылис Н. В. Типы лиственничных лесов южного Тимана // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1941. Вып. 4. С. 339–371.
- Елина Г. А., Кузнецов О. Л., Максимов А. И. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л.: Наука, 1984. 128 с.
- Зверев А. А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 2007. 304 с.
- Казиминов Н. И. Экологическая продуктивность сосновых лесов (математическая модель). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1995. 120 с.
- Караваева Н. А. Заболачивание и эволюция почв. М.: Наука, 1982. 296 с.
- Качинский Н. А. Физика почвы. Ч. I. М.: Высш. школа, 1965. 322 с. Ч. II. М.: Высш. школа, 1970. 358 с.
- Кекишева Ю. Е. Разнообразие сообществ еловых лесов западной части подзоны средней тайги Архангельской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: БИН РАН, 2010. 20 с.
- Клеопов Ю. Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: АН СССР, 1941. Вып. 1. С. 183–256.
- Клеопов Ю. Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев: Наук. думка, 1990. 352 с.
- Колесников Б. П. Лесная растительность юго-восточной части бассейна Вычегды. Л.: Наука, 1985. 216 с.

- Коровкин А. А. Геоботанический очерк Хибинского массива // Изв. ГГО. 1934. Т. 66. Вып. 6. С. 787–825.
- Крышень А. М. Типы лесорастительных условий на автоморфных почвах в Карелии // Бот. журн. 2010. Т. 95, № 3. С. 281–297.
- Крышень А. М. Систематизация местообитаний и вопросы динамики лесов Восточной Фенноскандии // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14, № 1 (4). С. 1033–1038.
- Кузнецов О. Л. Топо-экологическая классификация растительности болот Карелии // Динамика болотных экосистем северной Евразии в голоцене. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. С. 28–33.
- Кучеров И. Б. Травяно-зеленомошные мезофильные сосняки средней и северной тайги Европейской России // Бот. журн. 2013а. Т. 98, № 9. С. 1108–1129.
- Кучеров И. Б. Лишайниково-зеленомошные и зеленомошные сосняки средней и северной тайги Европейской России // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2013б. Вып. 61. С. 159–217.
- Кучеров И. Б. Типы изменений проективного покрытия растений приземных ярусов в сосняках средней и северной тайги Европейской России по градиентам климатических факторов // Тр. КарНЦ РАН. 2013в. № 6. С. 38–51.
- Кучеров И. Б. Зеленомошные (черничные) сосняки средней и северной тайги Европейской России: обзор ценотического разнообразия // Тр. КарНЦ РАН. 2014. № 2. С. 14–26.
- Кучеров И. Б., Зверев А. А. Лиственничные леса северо-востока Европейской России. II. Средне- и северотаежные леса // Вестн. Томского ун-та. Биология. 2011. № 1. С. 28–50.
- Кучеров И. Б., Зверев А. А. Лишайниковые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2012. № 3 (19). С. 46–80.
- Кучеров И. Б., Кутенков С. А. Травяно-сфагновые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Бот. журн. 2011. Т. 96, № 6. С. 733–763.
- Кучеров И. Б., Кутенков С. А. Кустарничковые сфагново-зеленомошные и сфагновые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Тр. КарНЦ РАН. 2012. № 1. С. 16–32.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. 4-е изд. М.: Высш. школа, 1990. 352 с.
- Любимова А. А. Растительность и почвы побережья оз. Ловозеро (Кольский полуостров) // Тр. БИН АН СССР. 1937. Сер. 3: Геоботаника. Вып. 2. С. 345–489.
- Малков В. Н., Гуркало Е. И., Монахова Л. Б. и др. Карст и пещеры Пинежья. М.: ЭКОСТ, 2001. 208 с.
- Морозова О. В., Коротков В. Н. Классификация лесной растительности Костомукшского заповедника // Заповедное дело. М., 1999. Вып. 5. С. 56–78.
- Некрасова Т. П. Очерк растительности Лапландского заповедника // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. 1935. Т. 64, вып. 2. С. 239–272.
- Никольский П. Н., Изотов И. И. Очерк растительности полосы вдоль Парандово-Ругозерского тракта // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1936. Вып. 3. С. 345–394.
- Ниценко А. А. О процессах развития растительности на обнаженных скалах // Учен. записки Ленингр. ун-та. Сер. биол. наук. 1951. Вып. 30, № 143. С. 86–111.
- Ниценко А. А. К истории формирования современных типов мелколиственных лесов Северо-Запада европейской части СССР // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 1. С. 3–13.
- Орлов А. Я., Кошельков С. П. Почвенная экология сосны. М.: Наука, 1971. 318 с.
- Орлов А. Я., Кошельков С. П., Осипов В. В., Соколов А. А. Типы лесных биогеоценозов южной тайги. М.: Наука, 1974. 231 с.
- Попов П. П. Ель европейская и сибирская: структура, интерградация и дифференциация популяционных систем. Новосибирск: Наука, 2005. 231 с.
- Пьявченко Н. И. Лесное болотоведение. М.: Наука, 1963. 192 с.
- Разнообразие почв и биоразнообразие в лесных экосистемах средней тайги / Н. Г. Федорец, отв. ред. М.: Наука, 2006. 288 с.
- Разумовская А. В., Кучеров И. Б., Пучнина Л. В. Сосудистые растения национального парка «Кенозерский» (Аннотированный список видов). Северодвинск: Партнер НП, 2012. 162 с.
- Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
- Рысин Л. П. Лиственничные леса России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. 343 с.
- Салазкин А. С. Очерк растительности бассейна р. Умбы // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1936. Вып. 3. С. 69–139.
- Самбук Ф. В. Печорские леса // Тр. Бот. музея АН СССР. 1932. Т. 24. С. 63–245.
- Сokolova Л. А. Растительность района Лоухи-Кестеньгского тракта (Карелия) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1936. Вып. 3. С. 241–306.
- Сукачев В. Н. Растительность верхней части бассейна реки Тунгира Олекминского округа Якутской области // Тр. Амурск. экспедиции. 1912. Вып. 16. 280 с.
- Цаценкин И. А., Савченко И. В., Дмитриева С. И. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М.: ВНИИ кормов им. В. Р. Вильямса, 1978. 302 с.
- Цинзерлинг Ю. Д. О северо-западной границе сибирской лиственницы (*Larix sibirica* Ledeb.) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. Вып. 1. 1933. С. 87–97.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 991 с.
- Чертов О. Г. Экология лесных земель: Почвенно-экологическое исследование лесных местообитаний. Л.: Наука, 1981. 192 с.
- Щербаков И. П. Лесной покров Северо-Востока СССР. Новосибирск: Наука, 1975. 344 с.
- Юдин Ю. П. Лиственничные леса // Производительные силы Коми АССР. М.; Л., 1954. Т. 3. Ч. 1. С. 158–185.

Яковлев Ф. С., Воронова В. С. Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск: Гос. изд-во КАССР, 1959. 190 с.

Ярмишко В. Т. Особенности развития корневых систем сосны // Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. Л.: БИН АН СССР, 1990. С. 84–94.

Chapin F. S., III. The mineral nutrition of wild plants // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1980. No 11. P. 233–260.

Doerffel K. Statistik in der analytischen Chemie. Leipzig: Deutsche Verlag für Grundstoffindustrie, 1990. 256 S.

Ellenberg H., Weber H. E., Düll R. et al. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. // Scripta Geobot. 1992. Bd 18. S. 1–258.

Ignatov M. S., Afonina O. M. Check-list of mosses of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1. P. 1–85.

Larcher W. Ökologie der Pflanzen. Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer, 1976. 211 S.

Landolt E. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veroff. Geobot. Inst. Rübel in Zürich. 1977. Hf 64. S. 1–208.

Regel K. Die Pflanzendecke der Halbinsel Kola. T. III. Lapponia Tulomensis und Lapponia Murmanica // Mem. Fac. Sci. Univ. Lithuan. Kaunas: Valstubes Spaustuve, 1928. S. 21–210.

Vitikainen O., Ahti T., Kuusinen M. et al. Checklist of lichens and allied fungi of Finland // Norrlinna. 1997. No 6. P. 1–123.

Поступила в редакцию 13.01.2015

References

Aleksandrova V. D., Yurkovskaya T. K. Geobotanicheskoe raionirovanie Nechernozem'ya evropeiskoi chasti SSSR [Geobotanical subdivision of the Nonblack Soil Belt of the European part of the USSR]. Leningrad: Nauka, 1989. 64 p.

Andreev V. N. Lesnaya rastitel'nost' yuzhnogo Timana [Forest vegetation of Southern Timan]. Tr. Polarnoi komissii [Proc. Polar Commission]. 1935. Vol. 24. P. 7–64.

Avrorin N. A., Kachurin M. Kh., Korovkin A. A. Materialy po rastitel'nosti Khibinskikh gor [Materials on vegetation of the Khibiny Mts.]. Tr. SOPS AN SSSR. Ser. Kol'sk. [Proc. Counc. Product. Forc. Stud. Ac. Sci. USSR. Kola Series]. 1936. Iss. 11. P. 3–95.

Bobrov E. G. Lesoobrazuyushchie khvoynye SSSR [Conifers dominating the USSR forests]. Leningrad: Nauka Publ., 1978. 189 p.

Cherepanov S. K. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) [Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)]. St. Petersburg: Mir i sem'ya, 1995. 991 p.

Chertov O. G. Ekologiya lesnykh zemel': Pochvenno-ekologicheskoe issledovanie lesnykh mestoobitanii [Ecology of forest lands: Soil-ecological study of forest sites]. Leningrad: Nauka, 1981. 192 p.

Dylis N. V. Tipy listvennichnykh lesov yuzhnogo Timana [Types of larch forests of Southern Timan]. Tr. BIN AN SSSR. Ser. 3: Geobotanika [Proc. Bot. Inst. Ac. Sci. USSR. Series 3: Geobotany]. 1941. Iss. 4. P. 339–371.

Elina G. A., Kuznetsov O. L., Maksimov A. I. Strukturno-funktsional'naya organizatsiya i dinamika bolotnykh ekosistem Karelii [Structural-functional organization and dynamics of mire ecosystems in Karelia]. Leningrad: Nauka Publ., 1984. 128 p.

Genikova N. V., Gnatyuk E. P., Kryshen' A. M. Analiz tsenoflory lesov na avtomorfnykh peschanykh pochvakh v Karelii [Analysis of floras of community types on automorphic sandy soils of Karelia]. Bot. Journ. 2012. Vol. 97, No 11. P. 1424–1435.

Kachinskii N. A. Fizika pochvy [Soil physics]. Part I. Moscow: Vyssh. shkola, 1965. 322 p. Part II. Moscow: Vyssh. shkola, 1970. 358 p.

Karavaeva N. A. Zabolachivanie i evolyutsiya pochv [Paludification and soil evolution]. Moscow: Nauka, 1982. 296 p.

Kazimirov N. I. Ekologicheskaya produktivnost' osnovnykh lesov (matematicheskaya model') [Pine forests ecological productivity (simulation model)]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 1995. 120 p.

Kekisheva Yu. E. Raznoobrazie soobshchestv elovykh lesov zapadnoi chasti podzony srednei taigi Arkhangel'skoi oblasti [Diversity of Norway spruce forest communities in the western part of middle taiga subzone in Arkhangelsk region]: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. St. Petersburg: BIN RAN, 2010. 20 p.

Kleopov Yu. D. Analiz flory shirokolistvennykh lesov evropeiskoi chasti SSSR [Analysis of the broad-leaved forest flora in the european part of the USSR]. Kiev: Naukova Dumka Publ., 1990. 352 p.

Kleopov Yu. D. Osnovnye cherty razvitiya flory shirokolistvennykh lesov evropeiskoi chasti SSSR [Main regularities of the broad-leaved forest flora evolution in the european part of the USSR]. Materialy po istorii flory i rastitel'nosti SSSR [Materials on the history of flora and vegetation of the USSR]. Moscow; Leningrad: Ac. Sci. USSR Publ., 1941. Vol. 1. P. 183–256.

Kolesnikov B. P. Lesnaya rastitel'nost' yugovostochnoi chasti basseina Vychehdy [Forest vegetation of the south-eastern part of the Vychehda R. basin]. Leningrad: Nauka, 1985. 216 p.

Korovkin A. A. Geobotanicheskii ocherk Khibinskogo massiva [Geobotanical review of the Khibiny Mountain massif]. Izv. GGO [Proc. State Geogr. Soc.]. 1934. Vol. 66. Iss. 6. P. 787–825.

Kryshen' A. M. Tipy lesorastitel'nykh uslovii na avtomorfnykh pochvakh v Karelii [Types of forest over automorphic soils in Karelia]. Bot. zhurn. 2010. Vol. 95, No 3. P. 281–297.

Kryshen A. M. Sistematzatsiya mestoobitanii I voprosy dinamiki lesov Vostochnoi Fennoskandii [Habitat systematization and the questions of Eastern Fennoscandian forest dynamics]. Proc. Samara Sci. Centre RAS. 2012. Vol. 14, No 1 (4). P. 1033–1038.

Kucherov I. B. Lishainikovo-zelenomoshnye i zelenomoshnye sosnyaki srednei i severnoi taigi Evropeiskoi

Rossii [Lichen-feathermoss and feathermoss pine forests in northern and middle taiga of European Russia]. Komarovskie chteniya. Vladivostok: Dal'nauka, 2013b. Iss. 61. P. 159–217.

Kucherov I. B. Tipy izmenenii proektivnogo pokrytiya rastenii prizemnykh yarusov v sosnyakakh srednei i severnoi taigi Evropeiskoi Rossii po gradientam klimaticheskikh faktorov [Types of changes in cover of ground layer plants in Scots pine forests of northern and middle taiga in European Russia along the climatic factor gradients]. *Tr. KarNTs RAN [Proc. Karelian Res. Centre RAS]*. 2013v. No 6. P. 38–51.

Kucherov I. B. Travnyano-zelenomoshnye mezofil'nye sosnyaki srednei i severnoi taigi Evropeiskoi Rossii [Mosaic grass- and herb-feathermoss pine forests in the northern- and middle-boreal zones of European Russia]. *Bot. zhurn.* 2013a. Vol. 98, No 9. P. 1108–1129.

Kucherov I. B. Zelenomoshnye (chernichnye) sosnyaki srednei i severnoi taigi Evropeiskoi Rossii: obzor tsenoticheskogo raznoobraziya [Feathermoss (whortleberry) pine forests in northern and middle taiga of European Russia]. *Tr. KarNTs RAN [Proc. Karelian Res. Centre RAS]*. 2014. No 2. P. 14–26.

Kucherov I. B., Kutenkov S. A. Kustarnichkovye sfagnovo-zelenomoshnye i sfagnovye sosnyaki srednei i severnoi taigi Evropeiskoi Rossii [Dwarfshrub-peatmoss-feathermoss and dwarfshrub-peatmoss pine forests in middle and northern taiga of European Russia]. *Tr. KarNTs RAN [Proc. Karelian Res. Centre RAS]*. 2012. No 1. P. 16–32.

Kucherov I. B., Kutenkov S. A. Travnyano-sfagnovye sosnyaki srednei i severnoi taigi Evropeiskoi Rossii [Grass-peatmoss pine forests in middle and northern taiga of European Russia]. *Bot. zhurn.* 2011. Vol. 96, No 6. P. 733–763.

Kucherov I. B., Zverev A. A. Lishainikovye sosnyaki srednei i severnoi taigi Evropeiskoi Rossii [Lichen pine forests in northern and middle taiga of European Russia]. *Vestnik Tomskogo gos. un-ta. Biologiya [Proc. Tomsk State Univ. Biology]*. 2012. No 3 (19). P. 46–80.

Kucherov I. B., Zverev A. A. Listvennichnye lesa severo-vostoka Evropeiskoi Rossii. II. Sredne- i severo-taehznye lesa [Siberian larch forests in the North-East of European Russia. II. Northern and middle taiga forests]. *Vestn. Tomskogo un-ta. Biologiya [Proc. Tomsk State Univ. Biology]*. 2011. No 1. P. 28–50.

Kuznetsov O. L. Topo-ekologicheskaya klassifikatsiya rastitel'nosti bolot Karelii [Topographic-ecological classification of Karelian mire vegetation]. *Dinamika bolotnykh ekosistem severnoi Evrazii v golotsene [Dynamics of mire ecosystems of Northern Eurasia in Holocene]*. Petrozavodsk: KarRS of RAS, 2000. P. 28–33.

Lakin G. F. Biometriya [Biometrics]. 4-e izd. Moscow: Vyssh. shkola, 1990. 352 p.

Lyubimova A. A. Rastitel'nost' i pochvy poberezh'ya oz. Lovozero (Kol'skii poluostrov) [Vegetation and soils of the Lovozero Lake coast]. *Tr. BIN AN SSSR. 1937. Ser. 3: Geobotanika [Proc. Bot. Inst. Ac. Sci. USSR. Series 3: Geobotany]*. Iss. 2. P. 345–489.

Malkov V. N., Gurkalo E. I., Monakhova L. B. i dr. Karst i peshchery Pinezh'ya [Karst and potholes of the Pinega area]. Moscow: EKOST, 2001. 208 p.

Morozova O. V., Korotkov V. N. Klassifikatsiya lesnoi rastitel'nosti Kostomukshskogo zapovednika [Classification of forest vegetation in the Kostomuksha Nature Reserve]. *Zapovednoe delo [Nature Reserve Management]*. Moscow, 1999. Iss. 5. P. 56–78.

Nekrasova T. P. Ocherk rastitel'nosti Laplandskogo zapovednika [Review of vegetation of Lapland Nature Reserve]. *Tr. Leningr. o-va estestvoispyt. [Proc. Leningr. Soc. Naturalists]*. 1935. Vol. 64, iss. 2. P. 239–272.

Nikol'skii P. N., Izotov I. I. Ocherk rastitel'nosti polosy vdol' Parandovo-Rugozerskogo trakta [Review of vegetation along the Parandovo-Rugozero road]. *Tr. BIN AN SSSR. Ser. 3: Geobotanika [Proc. Bot. Inst. Ac. Sci. USSR. Series 3: Geobotany]*. 1936. Iss. 3. P. 345–394.

Nitsenko A. A. K istorii formirovaniya sovremennykh tipov melkolistvennykh lesov Severo-Zapada evropeiskoi chasti SSSR [A contribution to the history of formation of recent types of parvifoliolate forests in the North-West of the European part of the USSR]. *Bot. Journ.* 1969. Vol. 54, No 1. P. 3–13.

Nitsenko A. A. O protsessakh razvitiya rastitel'nosti na obnazhennykh skalakh [On the processes of vegetation development on bare rock]. *Uchen. zapiski Leningr. un-ta. Ser. biol. nauk [Sci. Rep. Leningr. Univ. Series Biol.]*. 1951. Iss. 30, No 143. P. 86–111.

Orlov A. Ya., Koshel'kov S. P. Pochvennaya ekologiya sosny [Soil ecology of pine]. Moscow: Nauka, 1971. 318 p.

Orlov A. Ya., Koshel'kov S. P., Osipov V. V., Sokolov A. A. Tipy lesnykh biogeotsenozov yuzhnoi taiga [Types of forest biogeocoenoses in southern taiga]. Moscow: Nauka, 1974. 231 p.

P'yavchenko N. I. Lesnoe bolotovedenie [Forest mire science]. Moscow: Nauka, 1963. 192 p.

Popov P. P. El' evropeiskaya i sibirskaya: struktura, intergradatsiya i differentsiatsiya populyatsionnykh sistem [Norway and Siberian spruce: structure, intergradations and differentiation of population systems]. Novosibirsk: Nauka, 2005. 231 p.

Ramenskii L. G., Tsatsenkin I. A., Chizhikov O. N., Antipin N. A. Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodii po rastitel'nomu pokrovu [Ecological evaluation of forage lands by their plant cover]. Moscow: Sel'khozgiz, 1956. 472 p.

Raznoobraziye pochv i bioraznoobraziye v lesnykh ekosistemakh srednei taigi [Soil diversity and biodiversity in forest ecosystems of the middle taiga]. Ed. N. G. Fedorets. Moscow: Nauka, 2006. 288 p.

Razumovskaya A. V., Kucherov I. B., Puchnina L. V. Sosudistye rasteniya natsional'nogo parka «Kenozer'skii» (Annotirovannyi spisok vidov) [Vascular plants of Kenozer'sky National Park (An annotated checklist)]. Severodvinsk: Partner NP, 2012. 162 p.

Rysin L. P. Listvennichnye lesa Rossii [Larch forests of Russia]. Moscow: KMK Publ., 2010. 343 p.

Salazkin A. S. Ocherk rastitel'nosti basseina r. Umba [An outline of vegetation of the Umba R. basin]. *Tr. BIN AN SSSR. Ser. 3: Geobotanika [Proc. Bot. Inst. Ac. Sci. USSR. Series 3: Geobotany]*. 1936. Iss. 3. P. 69–139.

Sambuk F. V. Pechorskie lesa [Forests of the Pechora R. area]. *Tr. Bot. muzeya AN SSSR [Proc. Bot. Mus. AS USSR]*. 1932. Vol. 24. P. 63–245.

Shcherbakov I. P. Lesnoi pokrov Severo-Vostoka SSSR [Forest cover of the USSR North-East]. Novosibirsk: Nauka, 1975. 344 p.

Sokolova L. A. Rastitel'nost' raiona Loukhi-Kesten'gskogo trakta (Kareliya) [Vegetation of the Loukhi-Kestengha road area (Karelia)]. Tr. BIN AN SSSR. Ser. 3: Geobotanika [Proc. Bot. Inst. Ac. Sci. USSR. Series 3: Geobotany]. 1936. Iss. 3. P. 241–306.

Sukachev V. N. Rastitel'nost' verkhnei chasti basseina reki Tungira Olekminskogo okruga Yakutskoi oblasti [Plant cover of the Tunghira R. upper reaches in Olekminsk area of the Yakut Region]. Tr. Amursk. Ekspeditsii [Proc. Amur Expedition]. 1912. Iss. 16. 280 p.

Tsatsenkin I. A., Savchenko I. V., Dmitrieva S. I. Metodicheskie ukazaniya po ekologicheskoi otsenke kormovykh ugodii tundrovoy i lesnoi zon Sibiri i Dal'nego Vostoka po rastitel'nomu pokrovu [Methodical recommendations on the ecological evaluation of forage sites in the tundra and forest zones of Siberia and the Far East by their plant cover]. Moscow: VNI kormov im. V. R. Vil'yamsa, 1978. 302 p.

Tsinzerling Yu. D. O severo-zapadnoi granitse sibirskoi listvennitsy (*Larix sibirica* Ledb.) [On the north-western limit of Siberian larch (*Larix sibirica* Ledb.)]. Tr. BIN AN SSSR. Ser. 3: Geobotanika [Proc. Bot. Inst. Ac. Sci. USSR. Series 3: Geobotany]. Iss. 1. 1933. P. 87–97.

Vasilevich V. I. Dominantno-floristicheskii podkhod k vydeleniyu rastitel'nykh assotsiatsii [Dominant-floristic approach to definition of vegetation associations]. Bot. zhurn. 1995. Vol. 80, No 6. P. 28–39.

Yakovlev F. S., Voronova V. S. Tipy lesov Karelii i ikh prirodnoe raionirovanie [Forest types of Karelia and their natural subdivision]. Petrozavodsk: Gos. izd-vo KASSR, 1959. 190 p.

Yarmishko V. T. Osobennosti razvitiya kornevykh sistem sosny [Peculiar properties of Scots pine root system development]. Vliyanie

promyshlennogo atmosfernogo zagryazneniya na sosnovye lesa Kol'skogo poluoostrova [Influence of industrial atmospheric pollution upon pine forests of Kola Peninsula]. Leningrad: BIN AN SSSR, 1990. P. 84–94.

Yudin Yu. P. Listvennichnye lesa [Larch forests]. Proizvoditel'nye sily Komi ASSR [Productive forces of the Komi ASSR]. Moscow; Leningrad, 1954. Vol. 3. Part 1. P. 158–185.

Zverev A. A. Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova [Information technologies in plant cover studies]. Tomsk: Izd-vo Tomsk. un-ta, 2007. 304 p.

Chapin F. S., III. The mineral nutrition of wild plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1980. No 11. P. 233–260.

Doerffel K. Statistik in der analytischen Chemie. Leipzig: Deutsche Verlag für Grundstoffindustrie, 1990. 256 s.

Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth W., Werner W., Paulißen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. Scripta Geobot. 1992. Bd 18. S. 1–258.

Ignatov M. S., Afonina O. M. Check-list of mosses of the former USSR. Arctoa. 1992. Vol. 1. P. 1–85.

Larcher W. Ökologie der Pflanzen. Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer, 1976. 211 S.

Landolt E. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veroff. Geobot. Inst. Rübel in Zürich. 1977. Hf 64. S. 1–208.

Regel K. Die Pflanzendecke der Halbinsel Kola. T. III. Lapponia Tulomensis und Lapponia Murmanica. Mem. Fac. Sci. Univ. Lithuan. Kaunas: Valstubes Spaustuve, 1928. S. 21–210.

Vitikainen O., Ahti T., Kuusinen M., Lommi S., Ulvinen T. Checklist of lichens and allied fungi of Finland. Norrlinia. 1997. No 6. P. 1–123.

Received January 13, 2015

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Кучеров Илья Борисович

старший научный сотрудник, к. б. н.
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, д. 2, Санкт-Петербург, Россия, 197376
эл. почта: atragene@mail.ru
тел.: (812) 5542552

CONTRIBUTOR:

Kucherov, Ilya

Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences
2 Prof. Popov St., 197376 St. Petersburg, Russia
e-mail: atragene@mail.ru
tel.: (812) 5542552