

УДК 574.472, 581.93, 581.95

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ЛУГОВ И ПУСТОШЕЙ СУХИХ КАРСТОВО-ГЛЯЦИАЛЬНЫХ ДОЛИН СОЯНСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО БИОЛОГИЧЕСКОГО ЗАКАЗНИКА РЕГИОНАЛЬНОГО ЗНАЧЕНИЯ (АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ)

О. В. Сидорова¹, Е. Ю. Чуракова²

¹ Северный (Арктический) федеральный университет имени М. В. Ломоносова, Архангельск

² Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики РАН, Архангельск

Соянский государственный биологический заказник регионального значения (координаты центра 65°30' с. ш., 42° в. д.) находится на севере материковой части Архангельской области в центре Беломорско-Кулойского плато, сложенного известняками, доломитами и мергелями карбонового и пермского периодов. Наиболее характерной формой карстового ландшафта в заказнике являются карстово-гляциальные долины. Приуроченные к ним безлесные сообщества отнесены к четырем типам: пустоши, пустошные, низкотравные и высокотравные луга. В составе парциальной флоры луговых и пустошных сообществ карстовых логов выявлено 139 видов сосудистых растений, входящих в состав 98 родов и 32 семейств, преобладают типичные таежные (бореальные) виды, доля видов более северных (арктоальпийской, гипоарктической, гипоарктоальпийской) и более южных (бореально-неморальной, неморальной, лесостепной) широтных групп мала. Семь видов (*Dracocephalum ruyschiana* L., *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser, *Gentiana verna* L., *Koeleria grandis* Besser ex Gorski, *Paeonia anomala* L., *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Salix arbuscula* L.) являются редкими для территории области.

Ключевые слова: растительные сообщества; парциальная флора; редкие виды; карстовые лого; Беломорско-Кулойское плато.

O. V. Sidorova, E. Yu. Churakova. THE PLANT COVER OF MEADOWS AND HEATHS OF DRY KARST-GLACIAL VALLEYS IN SOYANSKIY STATE BIOLOGICAL NATURE RESERVE OF THE REGIONAL LEVEL (ARKHANGELSK REGION)

Soyanskiy regional-level biological nature reserve is located in the north of the Arkhangelsk Region mainland, in the center of the White Sea – Kuloy Plateau. The plateau is made up of sedimentary rocks: limestones, dolomites and marls of the Carboniferous and Permian geological periods. The most typical karst landscape feature in the reserve is karst-glacial valleys. In 2011, the study of the vegetation of these valleys was initiated and the diversity of treeless communities and the composition of their partial floras were identified. The partial flora composition of karst heaths and grasslands was studied based on 31 geobotanical relevés from karst-glacial valleys. The plant communities were classified into four types: heaths, dry meadows, low grasslands and high meadows. In total, 139 species of vascular plants of 98 genera and 32 families were identified in the meadows, grasslands and heaths. Boreal species prevailed in the partial flora of the studied treeless communities. The proportion of species of more northern (arcto-alpine, hypoarctic, hypoarctic-

alpine) and more southern (boreal-nemoral, nemoral, forest-steppe) latitudinal groups was low. Seven species (*Dracocephalum ruyschiana*, *Epipactis atrorubens*, *Gentiana verna*, *Koeleria grandis*, *Paeonia anomala*, *Pulsatilla patens*, *Salix arbuscula*) are rare for the Arkhangelsk Region.

Key words: plant communities; partial flora; rare species; karst valleys; White Sea – Kuloj Plateau.

Введение

Соянский государственный природный биологический заказник регионального значения (далее Соянский заказник) занимает особое положение в системе охраняемых природных территорий Архангельской области. Он расположен в карстовых ландшафтах Беломорско-Кулойского плато, которые являются местом произрастания редких для региона растительных сообществ и большого числа охраняемых видов растений [Красная книга..., 2008]. Несмотря на длительную историю исследований растительного покрова плато [Леонтьев, 1935; Сабуров, 1972; Симачева, 1987; Пучнина, 2000, 2010; Гофаров и др., 2006; Браславская, 2016; Попов, 2016], сведения о его разнообразии касаются прежде всего юго-восточной части (территории Пинежского заповедника). При этом крайне малочисленны данные о биоценозах сухих карстово-гляциальных долин – карстовых логов [Леонтьев, 1935] – типичных

элементов карстовых ландшафтов данного района. В логох формируются уникальные для таежной зоны луга и пустоши, представляющие собой длительно существующие естественные безлесные образования. Результаты проведенных в Пинежском заповеднике фитолитного анализа и радиоуглеродных датировок, а также изучения состава гумуса почв показали, что луга здесь возникли в результате пожаров около 2,5 тыс. лет назад и с тех пор лес в них не возобновлялся [Golyeva et al., 2005]. Причины длительного устойчивого существования в карстовых долинах на территории таежной зоны сообществ, лишенных древесного яруса, до настоящего времени окончательно не выяснены. По мнению ряда исследователей [Пучнина, 2010; Титова и др., 2011; Тетерюк, Денева, 2011], определяющим является температурный фактор, однако эта точка зрения не является бесспорной [Шварцман, Болотов, 2008].

Особенности флористического состава сообществ карстово-гляциальных долин описаны

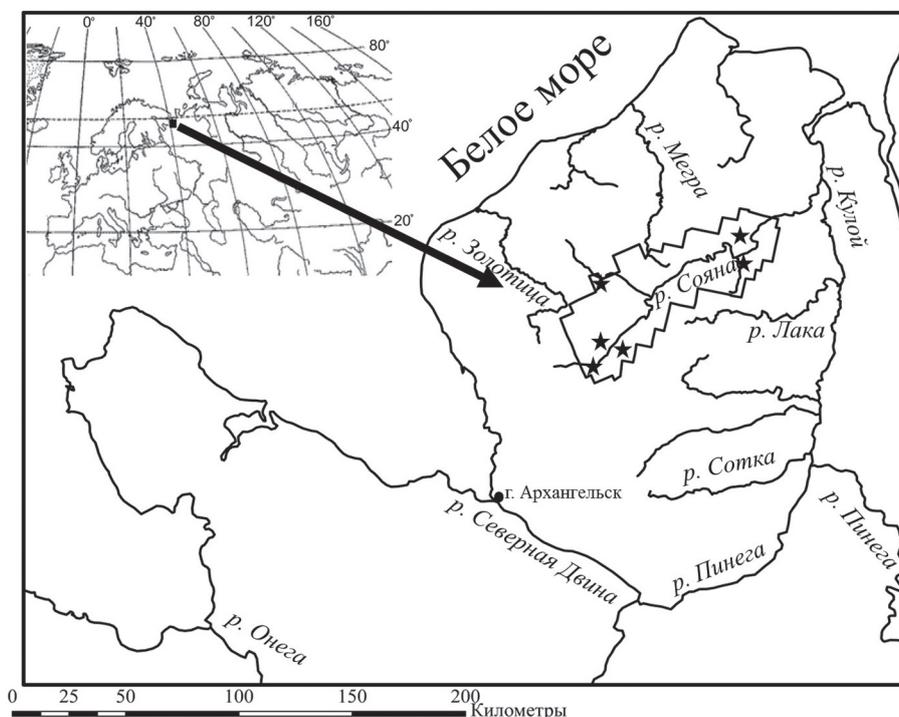


Рис. 1. Местоположение Соянского заказника и пункты проведения исследований

лишь для лугов Пинежского государственного заповедника [Абашкина, Сугоркина, 2000; Пучнина, 2010] и бассейна р. Белая Кедва на Среднем Тимане [Тетерюк, Денева, 2011]. Было показано, что эти луговые ценозы характеризуются относительно небогатым, по сравнению с пойменными сообществами той же территории, но своеобразным видовым составом с участием редких и нуждающихся в охране видов.

Цель настоящей работы – дать характеристику фитоценотического разнообразия и состава парциальной флоры лугов и пустошей сухих карстовых долин Соянского заказника.

Материалы и методы

Соянский заказник расположен на севере материковой части Архангельской области (рис. 1), в центре крупной, сложенной осадочными кальцийсодержащими породами возвышенности – Беломорско-Кулойского плато. Здесь широко развиты разнообразные карстовые формы рельефа [Атлас..., 1976]. Согласно схеме районирования карста Русской равнины, территория заказника относится к Койдинскому и Лакинскому карстовым районам Кулойского карстового округа, где карстующиеся породы представлены известняками, доломитами и мергелями карбонового и пермского периодов [Чижишев, 1978].

Наиболее характерной формой карстового ландшафта в заказнике являются лога – карстово-гляциальные долины, которые сформировались на основе доледникового котловинно-ложбинного рельефа. По окончании валдайской стадии покровного оледенения (около 12 тыс. л. н.) по долинам происходил сток талых ледниковых вод, образовывались озерные водоемы и протекало сопутствующее этому накопление в них рыхлых донных отложений. Местами вскрывались и обрушивались кровли и стены близко залегающих крупных пещер. В голоценовый период общее развитие долинного рельефа прекратилось. Однако на фоне медленного поднятия территории плато происходили гравитационно-склоновые процессы, вскрытие отдельных отрезков подземных потоков, сработка и заболачивание озерных котловин [Малков и др., 2001]. В результате сформировались карстово-гляциальные долины – лога (рис. 2), протяженность которых варьирует от 1 до 16 км, ширина от 10 до 500 м, а глубина вреза достигает 80 м. Наиболее крупные и разветвленные их системы представлены на востоке и западе заказника.

Климат района умеренно-континентальный, с холодной многоснежной зимой и про-

хладным влажным летом. Многолетнемерзлые грунты здесь отсутствуют. По данным метеостанции Кепино, за период с 2010 по 2016 г. среднегодовая температура воздуха составила +1,9°, при минимальном значении –38,9 °С (15.02.2015) и максимальном +31,6 °С (26.06.2015). Средняя температура января –13 °С, июля – +14 °С. Вегетационный сезон начинается в начале июня, а в отдельные годы – в конце мая, и заканчивается в августе (средняя продолжительность периода со среднесуточной температурой выше +10 °С – 73 дня). В летний период нередко заморозки, а зимой – оттепели. В течение года выпадает 400–450 (до 600) мм осадков, из них примерно 2/3 приходятся на летний период. Снежный покров довольно мощный, высота его в зимние месяцы составляет более 50 см, однако в логах с широкими открытыми долинами происходит сильное перераспределение снега под действием ветров [Архив..., 2016].

Соянский заказник находится в подзоне северной тайги [Растительность..., 1980]. В центральной его части карстовые проявления развиты слабо, и на низменной озерно-ледниковой равнине (высоты около 80–100 м н. у. м.) в растительном покрове преобладают сосновые леса и верховые болота. Западная и восточная части – это возвышенные территории (высоты 120–200 м н. у. м.), которые характеризуются развитым карстовым рельефом и широким распространением еловых и лиственничных лесов [Атлас..., 1976].

На этапе планирования работ помимо стандартных картографических материалов [Атлас..., 1976; Серия..., 1998] использовали данные дистанционного зондирования Земли (многоканальные снимки Landsat с разрешением 30 метров на пиксел), которые позволили разделить заболоченные и дренированные карстовые долины.

В ходе полевых работ 2011–2016 гг. маршрутным методом были обследованы 12 логов в западной и восточной частях Соянского заказника (рис. 1), где было выполнено 31 описание луговых и пустошных фитоценозов на пробных площадях 10 × 10 м. Под пустошами понимают сообщества с доминированием нетравянистых психрофитов – лишайников, мхов и кустарничков [Онипченко, 1987]. В данном случае к пустошам отнесены сообщества с хорошо развитым мохово-лишайниковым покровом и преобладанием в разреженном верхнем ярусе многолетних трав. В сообществах пустошных лугов покрытие мхов и лишайников ниже, чем на пустошах, а обилие и разнообразие видов многолетних трав выше.

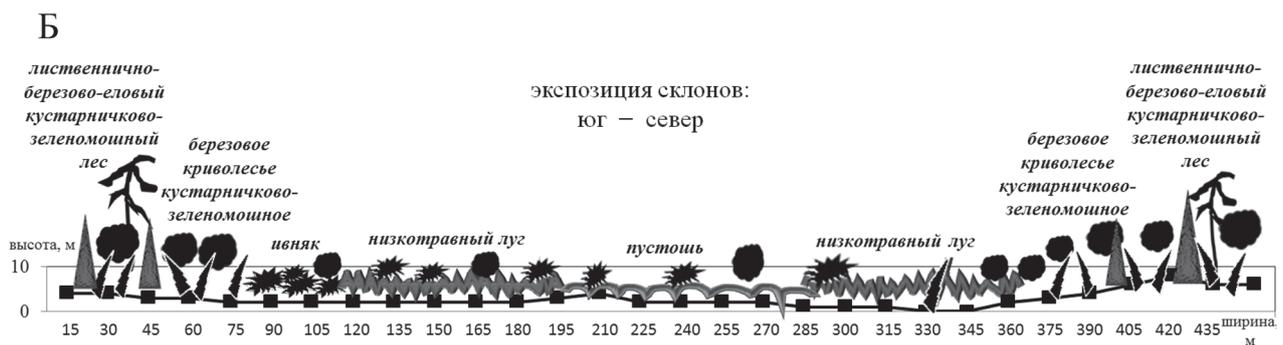
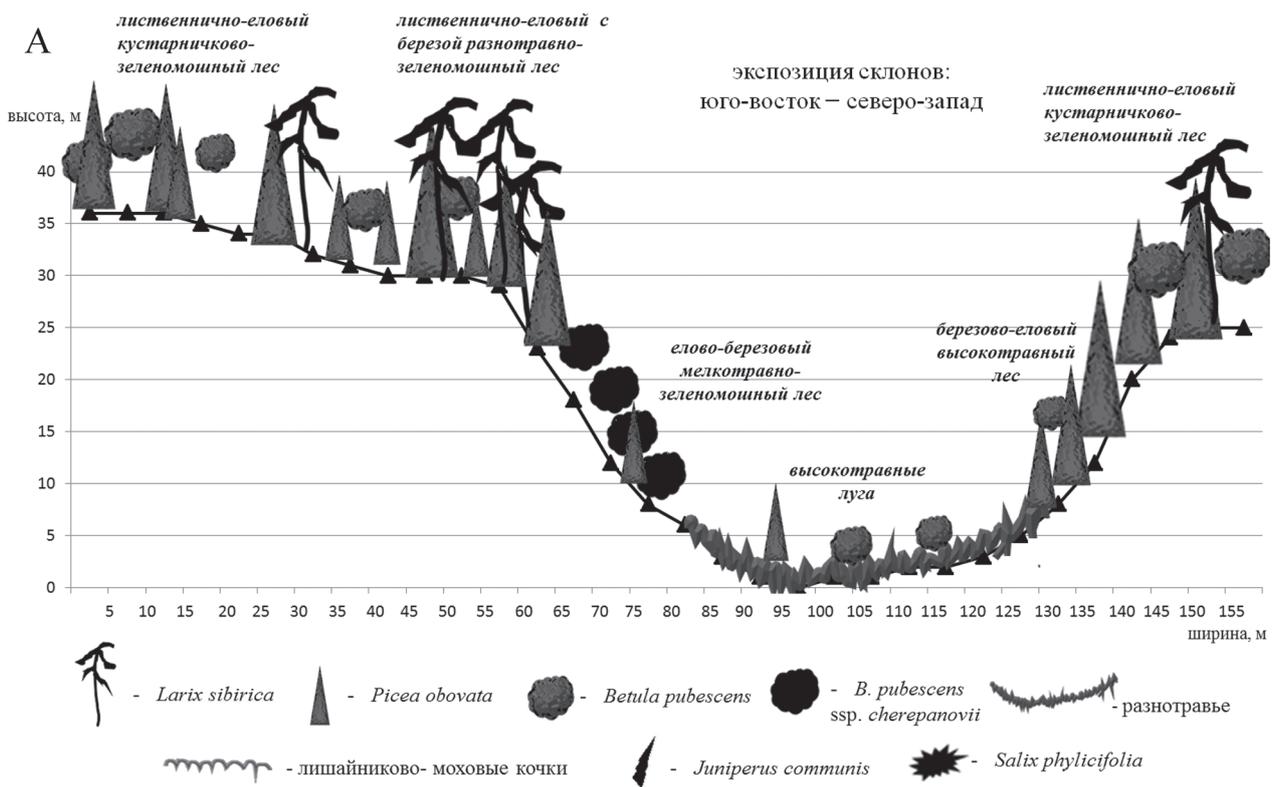


Рис. 2. Схемы геоботанических профилей глубоко врезанной (А) и плоской (Б) сухих карстово-гляциальных долин

Описание фитоценозов и почв проводили с использованием стандартных методов [Методы..., 2001]. При табличной обработке массив описаний луговых сообществ был разбит на три группы, соответствующие классам и группам формаций луговой растительности [Шенников, 1941]. Описания пустошей были выделены в отдельную группу. Классификация растительности пока представляется проблематичной в связи с малым числом геоботанических описаний, которыми мы располагаем. Геоботанические таблицы (табл. 1–4) содержат описания конкретных фитоценозов с указанием проективного покрытия ярусов и отдельных видов в процентах, при этом знаком «+» обозначено проективное покрытие <1 %.

Под парциальной флорой понимали флору определенного типа местообитаний [Юрцев,

Семкин, 1980] – безлесных участков сухих карстово-гляциальных долин, занятых пустошами и лугами разных классов и групп формаций. Ее состав был выявлен как в ходе проведения геоботанических описаний, так и при маршрутном обследовании логов.

Названия растений приведены в соответствии с современными сводками [Черепанов, 1995; Ignatov et al., 2006; Урбанавичус, 2010]. В ходе анализа географической структуры выявленной парциальной флоры сосудистых растений использовали широтные и долготные группы, принятые в монографии В. М. Шмидта [2005]. При выделении ценологических групп растений опирались на данные «Флоры Северо-Востока европейской части СССР» [Флора..., 1974–1977]. При определении феноритмотипов руководствовались подходами,

Таблица 1. Таблица геоботанических описаний пустошей

Названия видов	Номер описания						
	1	2	3	4	5	6	7
Ярус В ПП, %	< 1	12	< 1	1	< 1	< 1	< 1
<i>Betula pubescens</i> subsp. <i>czerepanovii</i>	+	5	+	1	+	+	
<i>Juniperus communis</i>		2	+				
<i>Picea obovata</i>					+	+	+
<i>Salix phylicifolia</i>	+	5	+	+			+
Ярус С ПП, %	25	15	25	30	15	45	15
<i>Angelica sylvestris</i>	1	+			+	3	+
<i>Avenella flexuosa</i>	15	7	25	25	10	20	2
<i>Carex ericetorum</i>	1	+		+			
<i>Cirsium heterophyllum</i>	3	+		+		7	3
<i>Festuca ovina</i>		3		3	1	1	
<i>Pulsatilla patens</i>			+				3
<i>Ranunculus borealis</i>	1	+	+	+		r	+
<i>Rubus arcticus</i>				1	+	r	
<i>Rumex acetosa</i>	+			+	+	+	
<i>Solidago virgaurea</i>	5	+	+	+	1	10	+
<i>Trollius europaeus</i>	+	+				3	+
<i>Vaccinium vitis-idea</i>			+		+		3
<i>Veronica longifolia</i>	+	+		+	+	+	
<i>Vicia sepium</i>		+				+	
Ярус Д ПП, %	80	70	50	60	65	70	85
<i>Cetraria islandica</i>	+		+				+
<i>Cladonia deformis</i>	+			+		1	
<i>C. arbuscula</i>	20	15	20	10	5	3	40
<i>C. rangiferina</i>	20	20	10	5	10	5	15
<i>C. stellaris</i>	30	30	10	+	30		25
<i>Hylocomium splendens</i>		+	+			2	
<i>Pleurozium schreberi</i>	3	5	+	15	5	35	7
<i>Polytrichum commune</i>	5	10	5	30	10	20	+
<i>Nephroma arcticum</i>			+				+
общее число видов	26	22	21	18	16	32	24
сосудистых растений	14	16	13	11	11	23	16
мхов	3	3	3	2	2	5	3
лишайников	9	3	5	5	3	4	5

Примечание. Встречены в 1–2 описаниях с покрытием «+», если с другим, то оно указано в скобках: *Antennaria dioica* 1; *Anthoxanthum odoratum* 6; *Arctostaphylos uva-ursi* 5, 7; *Calamagrostis epigeios* 6; *Ceratodon purpureus* 2; *Chamaenerion angustifolium* 6 (2), 7; *Cladonia coccifera* 1, 6; *C. cornuta* 1; *C. gracilis* 1; *C. deformis* 1; *Cladonia* sp. 4; *Dianthus superbus* 6; *Dicranum bonjeani* 6; *D. fuscescens* 2; *Equisetum hyemale* 7; *Erigeron acris* 3; *Festuca rubra* 6; *Galium boreale* 6 (1); *Geranium sylvaticum* 2, 6; *Luzula pilosa* 3; *Melampyrum pratense* 2; *Omalothea sylvatica* 6 (1); *Pilosella officinarum* 3, 7; *Pinus sylvestris* 2, 7; *Polygala amarella* 7; *Polytrichum juniperrinum* 6; *Sciurohypnum starkei* 1, 7; *Stellaria graminea* 6; *Vaccinium myrtillus* 1 (1), 6; *V. uliginosum* 3; *Viola canina* 2, 3.

предложенными И. В. Борисовой [1972]. Экологические характеристики видов основаны на шкалах Д. Н. Цыганова [1983] и R. Düll [1991].

В двух карстовых долинах разных типов были заложены профили, которые позволяют наглядно представить состав сообществ, а также размеры и рельеф этих карстовых образований (рис. 2). При закладке профилей отмечали положение сообществ в рельефе и их границы, давали геоботаническую характеристику,

осуществляли координатную и высотную привязку с использованием GPS-навигатора.

Результаты и обсуждение

В Соянском заказнике встречаются два типа сухих карстово-гляциальных долин: слабо врезаемые – глубиной от 5 до 15 м и глубоко врезаемые – от 15 до 30–40 м [Малков и др., 2001]. Состав растительных сообществ в них различен. В глубоко врезаемых долинах в основном

Таблица 2. Таблица геоботанических описаний пустошных лугов

Названия видов	Номер описания								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Ярус В ПП, %	-	1	5	3	< 1	< 1	< 1	< 1	-
<i>Betula pubescens</i> subsp. <i>czerepanovii</i>		+	+	+					
<i>Cotoneaster</i> × <i>antoninae</i>		+	+	+					
<i>Juniperus communis</i>		+	+	+	+				
<i>Picea obovata</i>			+	+		+			
<i>Rosa acicularis</i>			+	+	+		+	+	
<i>Salix arbuscula</i> **		+	+	+	+				
Ярус С ПП, %	30	30	40	45	20	40	30	45	20
<i>Angelica sylvestris</i>	1	1		1		3		1	+
<i>Antennaria dioica</i>			+	1		1			1
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>			20	15			+		
<i>Atragene sibirica</i>			+	+			1		
<i>Avenella flexuosa</i>	20	5	2	2	2	1	+		
<i>Calamagrostis epigeios</i>	3	+	+	2		3	3	5	5
<i>Campanula rotundifolia</i>				+	r	+	+		+
<i>Carex ericetorum</i>	+	2			1				+
<i>C. ornitopoda</i>			1	+		2			+
<i>Cirsium heterophyllum</i>	+	+				+	1	5	5
<i>Dianthus superbus</i>						+	+	+	
<i>Dracocephalum ruyschiana</i> *			3	5			5	4	
<i>Erigeron acris</i>		+				+			+
<i>Festuca ovina</i>	+		+	1	10	3		10	3
<i>Galium boreale</i>				+		+	10	8	3
<i>G. uliginosum</i>	+			+				+	+
<i>Gentiana verna</i> **	+	2			+	+			
<i>Gymnadenia conopsea</i>		+	+	+		1	+	+	+
<i>Lathyrus vernus</i>			+	1			+	+	
<i>Pilosella officinarum</i>	1	3	+	+		5	+	+	
<i>Polygala amarella</i>		+	+	+		+	+	+	+
<i>Pulsatilla patens</i>	+	5	7	5	1	5	5	5	
<i>Ranunculus polyanthemus</i>						+	+	+	
<i>R. monophyllus</i>	1		+		+				
<i>Selaginella sellaginoides</i>		+	+	+	+	2		+	+
<i>Solidago virgaurea</i>				1		1	+		
<i>Saussurea alpina</i>						2		2	+
<i>Thalictrum minus</i>			+	+				+	
<i>T. simplex</i>	+						3	+	
<i>Trollius europaeus</i>	1	2	+	+	+	1		4	2
<i>Vaccinium vitis-idea</i>	+	+			2		3	+	+
<i>Vicia sepium</i>	+					+			+
<i>Viola canina</i>	+	+	+	+					
Ярус D ПП, %	60	50	55	60	45	50	30	30	80
<i>Brachythecium salebrosum</i>			+	5		+	+		
<i>Cetraria islandica</i>	+	+	1	+	+	5			+
<i>Cladonia arbuscula</i>	+	5			5		3		40
<i>C. sylvatica</i>	3	20	30	30	2	10		3	20
<i>C. rangiferina</i>	5	20	25	25	3		5	3	10
<i>Ditrichum flexicaule</i>			+		3		+		1
<i>Hylocomium splendens</i>	50		+	+		15		5	
<i>Nephroma arcticum</i>	+				+				+
<i>Peltigera aphthosa</i>		1	+			+			
<i>Pleurozium schreberi</i>	3		+	+	30	20	+	20	10

Окончание табл. 2

Названия видов	Номер описания								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
общее число видов	32	26	44	52	23	42	33	37	36
сосудистых растений	23	20	34	46	15	31	27	33	26
мхов	4	1	5	3	3	8	4	2	5
лишайников	5	5	5	3	5	3	2	2	5

Примечание. Встречены в 1–2 описаниях с покрытием «+», если с другим, то оно указано в скобках: *Abietinella abietina* 6; *Aconitum septentrionale* 1, 2 (2); *Anthoxanthum alpinum* 6, 8; *Astragalus danicus* 7 (1), 8; *Aulacomnium palustre* 1; *Bistorta major* 8; *B. vivipara* 1; *Botrychium lunaria* 8; *Carex digitata* 7; *Cerastium holosteoides* 4, 6; *Cetraria* sp. 3; *Conioselinum tataricum* 3, 5; *Dicranum bonjeani* 2; *D. fuscescens* 1, 6; *D. polysetum* 6; *D. scoparium* 6; *Distichium capillaceum* 9; *Equisetum scirpoides* 9 (r); *Elymus caninus* 6 (2); *Encalypta* sp. 3; *Empetrum hermaphroditum* 3, 4; *Epipactis atrorubens** 3, 7 (r); *Euphrasia* sp. 4, 6; *Filipendula ulmaria* 1 (5); *Geranium sylvaticum* 1, 8 (3); *Hieracium murorum* 4, 7 (1); *H. sp.* 9; *H. umbellatum* 7 (r); *Koeleria grandis** 4, 7; *Larix sibirica* 3, 4; *Lathyrus pratense* 9; *Lonicera pallasi* 3, 4; *Luzula pilosa* 3, 4; *Melampyrum pratense* 4, 9; *M. sylvaticum* 4; *Melica nutans* 4, 9 (r); *Minuartia verna* 6; *Moehringia lateriflora* 3; *Omalotheca sylvatica* 3; *Parnassia palustris* 9 (1); *Pinus sylvestris* 5; *Polygonum viviparum* 4; *Polytrichum commune* 5, 9; *P. juniperrinum* 7 (1), 9; *Potentilla crantzii* 6, 9; *Ranunculus acris* 4 (r); *R. borealis* 8, 9 (1); *Rhynanthus minor* 6; *Rhytidadelphus triquetrus* 6 (10); *Rumex acetosa* 1 (r), 8; *Rubus arcticus* 3, 4; *R. saxatilis* 4 (1), 8 (2); *Salix myrtilloides* 4; *Stellaria graminea* 8 (r); *Vaccinium myrtillus* 8 (r); *V. uliginosum* 3, 4; *Veronica longifolia* 1, 8 (r); *V. spicata* 1; *Vicia cracca* 7 (r), 8; *Viola mirabilis* 7 (5); *Viola* sp. 6.

Здесь и далее: *Список бионадзора – приложения к Красной книге Архангельской области [2008]; **Красная книга Архангельской области [2008].

представлены высокотравные луга, которые граничат с лесными сообществами, покрывающими склоны логов (рис. 2, А). В слабо врезанных (иногда почти плоских) долинах наибольшие площади занимают низкотравные луга и пустоши, которые в прибортовой части переходят в ивняки или можжевельниковые сообщества, а далее в криволесья из *Betula pubescens* subsp. *czerepanovii* с подлеском из *Juniperus communis* (рис. 2, Б). Растительные сообщества долин – «сухих долов» – на территории Беломорско-Кулойского плато впервые были кратко охарактеризованы в работе А. М. Леонтьева [1935]. Им описаны мохово-лишайниковые «тундровидные пустоши», занимающие склоны долин, и разнотравно-осоковые луга, приуроченные к их днищам.

Ниже приведена характеристика экотопической приуроченности и состава описанных нами групп сообществ сухих карстово-гляциальных долин Соянского заказника.

Пустоши (табл. 1) занимают наибольшие площади в плоских сухих карстово-гляциальных долинах, покрывая наиболее дренированные, возвышенные участки (рис. 2, Б) с близким залеганием (в среднем около 25 см) каменистых грунтов (известняков и переотложенных моренных валунов и гальки). Почвы супесчаные, часто каменистые, подзолистый горизонт выражен или отсутствует; угли в подстилке не были обнаружены. Здесь часто встречаются следы жизнедеятельности мелких грызунов, которые используют моховые подушки в качестве укрытий и для строительства гнездовых камер. Единичные экземпляры ели, можжевельника, кусты березы (*Betula pubescens* subsp. *czerepanovii*) обычно сильно

повреждены заморозками или животными (ветви можжевельника и березы выше уровня снегового покрова обкусывают лось и заяц).

В пустошных фитоценозах хорошо выражена неоднородность распределения видов травяного, с небольшим участием кустарничков, и мохово-лишайникового ярусов. При этом лишайники совместно с мхами формируют пышные подушки около 30 см в диаметре (отдельные подушки до 50 см) и 15–20 см высотой; сосудистые растения приурочены к понижениям между ними (рис. 1, Б, Д). Мозаичность пустошных сообществ, вероятно, имеет ценобиотическую природу и может быть связана с бедностью почв, поскольку в условиях хорошего дренажа в логах создается интенсивное «промывание» верхних почвенных горизонтов. Известно, что в условиях бедности почв доступными формами азота сосудистые растения вынуждены развивать корневую систему, занимающую большую площадь, чем их наземные органы, в результате в надземной сфере и образуются «пустоты», которые занимают лишайники и мхи [Онипченко, 1987]. По-видимому, с недостатком почвенного питания связано и значительное покрытие зимне-зеленых растений (*Avenella flexuosa*).

Во всех описанных фитоценозах пустошей большую роль играют лишайники и мхи, их проективное покрытие варьирует от 60 до 85 % (табл. 1) и намного превышает покрытие сосудистых растений, которое часто менее 30 %, доминируют виды рода *Cladonia* (*C. arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*). Реже преобладают мхи, в частности, *Polytrichum commune*, на некоторых участках пустошей он может образовывать чистые подушки без лишайников

Таблица 3. Таблица геоботанических описаний низкотравных лугов

Названия видов	Номер описания						
	1	2	3	4	5	6	7
Ярус В ПП, %	15	30	10	10	< 1	1	1
<i>Betula pubescens</i> subsp. <i>czerepanovii</i>	2	2		+		+	+
<i>Juniperus communis</i>		3	10	+	+		
<i>Picea obovata</i>	7			+	+	+	+
<i>Salix phylicifolia</i>	5	25		10			
Ярус С ПП, %	75	80	70	80	75	65	85
<i>Angelica sylvestris</i>	5	1	1	7	10	1	1
<i>Avenella flexuosa</i>	2	50	15	5	+	3	5
<i>Botrychium lunaria</i>			+	+		+	+
<i>Calamagrostis epigeios</i>	3	10	20	15	3	2	5
<i>Carex vaginata</i>	+				+	2	5
<i>Chamaenerion angustifolium</i>		3	+	+		1	+
<i>Cirsium heterophyllum</i>	2	5	5	10	8	15	5
<i>Conioselinum tataricum</i>	+		+	3	10	2	
<i>Crepis sibirica</i>			3			3	2
<i>Delphinium elatum</i>	+			+	+		
<i>Elymus caninus</i>			+	5		3	
<i>Erigeron acris</i>				+		+	3
<i>Festuca ovina</i>		5		+	2		3
<i>Filipendula ulmaria</i>	20		5	2			+
<i>Galium boreale</i>	+	1		+	+	1	3
<i>G. uliginosum</i>	+		+	+	+	+	+
<i>Geranium sylvaticum</i>	7	1	+	3	4	3	2
<i>Gymnadenia conopsea</i>				1		+	1
<i>Lathyrus pratensis</i>	+	+	+		+	1	+
<i>Moehringia lateriflora</i>			+		+	+	
<i>Melica nutans</i>	2		+	+	+		
<i>Pilosella officinarum</i>				+		+	2
<i>Ranunculus monophyllus</i>		+	1		+	+	
<i>Rumex acetosa</i>	+	+	+		3	+	+
<i>Saussurea alpina</i>	+		1	2	2		
<i>Solidago virgaurea</i>	1		+	2	3	2	1
<i>Thalictrum simplex</i>	3	+	3		5	1	2
<i>Trollius europaeus</i>	+	3	5	10	15	3	7
<i>Veronica longifolia</i>	+			2	2		+
<i>Vicia sepium</i>	+	+	+		+	1	
<i>Viola canina</i>		+	+	+		+	1
Ярус D ПП, %	5	3	10	25	45	25	30
<i>Cirriphyllum piliferum</i>	+				+	+	
<i>Cladonia sylvatica</i>		+	+	5		+	
<i>C. rangiferina</i>		+		10		5	
<i>Dicranum bonjeanii</i>		+		+		+	
<i>Hylocomium splendens</i>	1		3	+	30	15	10
<i>Pleurozium schreberi</i>			5	+	10	+	15
<i>Polytrichum commune</i>		1		5		+	1
<i>Rhodobryum roseum</i>		1	1	+	3	+	
общее число видов	44	26	36	46	36	44	44
сосудистых растений	34	21	31	37	31	36	37
мхов	10	3	3	6	4	6	7
лишайников	0	2	2	3	1	2	0

Примечание. Встречены в 1–2 описаниях с покрытием «+», если с другим, то оно указано в скобках: *Abietinella abietina* 4; *Aconitum septentrionale* 3 (1), 5 (2); *Alchemilla subcrenata* 1 (5); *Alopecurus pratensis* 1; *Antennaria dioica* 4; *Anthoxanthum al-*

pinum 2, 7; *Atragene sibirica* 5 (r); *Brachythecium rivulare* 1 (1); *Bryum pseudotriquetrum* 1; *Bistorta major* 3 (3); *Calamagrostis langsdorffii* 1; *Calliergonella lindbergii* 1; *Campanula rotundifolia* 4; *Cardamine dentata* 1; *Carex ericetorum* 5; *C. cespitosa* 1 (15); *Cerastium holosteoides* 3, 5; *Cetraria islandica* 3; *Cladonia stellaris* 4 (1); *Climacium dendroides* 1; *Dicranum fuscescens* 7; *D. polysetum* 1; *Dianthus superbus* 6, 7; *Dracocephalum ruyschiana** 1, 7 (10); *Euphrasia* sp. 6, 7; *Fragaria vesca* 4; *Geum rivale* 1 (7), 3; *Luzula multiflora* 6, 7; *L. pilosa* 3; *Melampyrum pratense* 4, 6; *M. sylvaticum* 1; *Parnassia palustris* 1, 4; *Peltigera malacea* 5; *Pinus sylvestris* 6; *Poa palustris* 3; *P. pratensis* 1, 2; *Polygala amarella* 4, 5 (r); *Polytrichum juniperinum* 7; *P. piliferum* 7; *Potentilla crantzii* 4; *Plagiomnium ellipticum* 1; *Pulsatilla patens*** 6 (3), 7 (15); *Ranunculus borealis* 3 (1), 4 (1); *R. polyanthemus* 6 (1), 7; *Rhynanthus minor* 6, 7; *Rhytidiadelphus triquetrus* 1, 7 (7); *Rosa acicularis* 7; *Selaginella selaginoides* 6, 7; *Senecio nemorensis* 5; *Stellaria graminea* 2, 7; *Taraxacum officinale* 5 (r); *Thalictrum minus* 4 (1); *Thuidium recignitum* 1; *Vaccinium vitis-idaea* 4, 7 (3); *Viola epipsila* 1. *Список бионадзора – приложения к Красной книге Архангельской области [2008]; **Красная книга Архангельской области [2008].

(табл. 1, описания 4, 6). На склонах карстовых воронок иногда наблюдается высокое покрытие *Pleurozium schreberi*, но на таких участках мозаичность слабо выражена, а разнообразие и покрытие сосудистых растений заметно выше (табл. 1, описание 6). В травяно-кустарничковом ярусе наибольшее покрытие имеет *Avenella flexuosa* (табл. 1, описания 1–6), с высоким постоянством встречаются *Solidago virgaurea* и *Ranunculus borealis* (табл. 1).

Всего в сообществах пустошей выявлен 41 вид сосудистых растений, 11 видов лишайников и семь – мхов. Количество видов на пробную площадь от 16 до 32, в среднем 23 вида. Число видов мхов и лишайников в сообществе может быть почти равно числу видов сосудистых растений.

К сухим, возвышенным участкам или к бортовым склонам логов приурочены сообщества пустошных лугов (табл. 2). Они невелики по площади (иногда естественный контур составляет лишь половину стандартной пробной площади 10 × 10 м) и встречаются не в каждой карстовой долине. Почвы под ними характеризуются маломощным слабо развитым профилем и очень близким к поверхности (5–20 см) залеганием известняков. Хорошая дренированность почв, приуроченность пустошных лугов к положительным элементам мезорельефа способствуют раннему сходу снега и быстрому прогреванию этих участков. В связи с этим для многих видов пустошных лугов характерно раннее весеннее цветение, приходящееся на конец мая – первые числа июня. В это время цветут *Gentiana verna*, *Polygala amarella*, *Pulsatilla patens*, *Ranunculus monophyllus*, *Trollius europaeus*, *Viola canina*.

В фитоценозах пустошных лугов кустарники и подрост деревьев встречаются единично, их высота не превышает 0,5 м. В составе кустарничкового яруса выявлено семь видов, подрост деревьев всегда сильно поврежден заморозками и объеден животными. Проективное покрытие кустарничково-травяного яруса несколько выше, чем на пустошах, и составляет 30–40 %. В нем доминируют *Avenella flexuosa* (табл. 2, описание 1), *Arctostaphylos*

uva-ursi (табл. 2, описания 3, 4), *Festuca ovina* (табл. 2, описания 5, 8), *Galium boreale* (табл. 2, описание 7), часто высокое покрытие имеет *Pulsatilla patens* (табл. 2, описания 2–4, 6–8). Во многих описаниях отмечены *Angelica sylvestris*, *Calamagrostis epigeios*, *Trollius europaeus*. Здесь обычны ксерофиты *Antennaria dioica*, *Pilosella officinarum*, *Polygala amarella* и кальцефильный вид – *Gymnadenia conopsea*. Мхи и лишайники продолжают играть большую роль в сложении этих сообществ (проективное покрытие варьирует от 30 до 80 %). При этом они не образуют крупных подушек, отдельные латки лишайников и мхов имеют диаметр не более 20 см, а чаще сливаются в единый рыхлый покров, имеющий небольшую высоту (около 5–10 см). По сравнению с пустошами на пустошных лугах возрастает участие в сложении мохово-лишайникового покрова лесных мхов – *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* (табл. 2, описания 1, 5, 6, 8, 9). На участках обнаженной почвы обычны листоватые лишайники и кальцефильный мох *Ditrichum flexicaule*.

Всего в сообществах пустошных лугов выявлено 93 вида сосудистых растений, 14 видов мхов и 7 видов лишайников. Число видов в сообществе от 23 до 52 (табл. 2).

Пустоши и пустошные луга на сегодняшний день не описаны ни для одной другой ООПТ Архангельской области и охраняются только в Соянском заказнике.

В нижней части склонов, по бортам воронок и в понижениях на дне широких и плоских карстово-гляциальных долин распространены низкотравные луга (табл. 3). В растительном покрове широких плоских логов вместе с пустошами они занимают наибольшие площади, соседствуя с ивняками и березовыми криволесями. При этом пустоши, как правило, приурочены к возвышенным участкам, а низкотравные луга – к понижениям (рис. 2, Б). На склонах холмов и карстовых воронок можно наблюдать постепенные переходы от пустошей к низкотравным лугам (рис. 1, В). Переходным сообществом при этом чаще всего является пустошь с доминированием *Avenella flexuosa* (рис. 1, Ж). В глубоких долинах, занятых преимущественно

Таблица 4. Таблица геоботанических описаний высокотравных лугов

Названия видов	Номер описания							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Ярус В ПП, %	< 1	0	0	0	0	15	10	0
<i>Betula pubescens</i>						5	10	
<i>Picea obovata</i>						10	1	
Ярус С ПП, %	80	100	75	90	100	90	100	100
<i>Aconitum septentrionale</i>	20	30	20	10	60	30	25	+
<i>Alopecurus pratense</i>					15			
<i>Angelica sylvestris</i>	10	+	+	+			5	
<i>Avenella flexuosa</i>	5			+	+		+	
<i>Bistorta major</i>				5				20
<i>Calamagrostis purpurea</i>		3						7
<i>Carex cespitosa</i>		+			5	3		
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	1	5	1	3	10		10	+
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	+	1				1		
<i>Cirsium heterophyllum</i>	+		3		7	5	3	15
<i>Conioselinum tataricum</i>	+	3	+	+	5	2	2	
<i>Crepis sibirica</i>		3	10	10	5	1	7	
<i>Delphinium elatum</i>		+	5	5				
<i>Elymus caninus</i>	3	7	5	+		+	5	
<i>Filipendula ulmaria</i>	3	3	10	15	40	10	5	40
<i>Galium boreale</i>	1	+		1		+	+	
<i>G. uliginosum</i>	+	+				+		+
<i>Geranium sylvaticum</i>	3	3	+	10	7	7	15	+
<i>Geum rivale</i>	3	1		1	5	5	1	10
<i>Lathyrus pratensis</i>				+	2	1		
<i>Ligularia sibirica</i>				+	+	3		
<i>Melica nutans</i>	+			1				+
<i>Milium effusum</i>		1		1		+	5	+
<i>Ranunculus borealis</i>	+		+	+			1	2
<i>Rumex acetosa</i>	+			+	1	+		+
<i>Saussurea alpina</i>	+			1		+		3
<i>Thalictrum flavum</i>			7			3	7	
<i>T. simplex</i>	3	1	3	1	3	5		
<i>Trollius europaeus</i>	7			5	10	3	5	+
<i>Veronica longifolia</i>	2	5		1	3	+	3	
<i>Vicia sepium</i>		1	+			+	+	+
<i>Viola epipsila</i>		+	+	+	+		+	
Ярус D ПП, %	1	2	1	7	1	20	0	45
<i>Brachythecium rivulare</i>								15
<i>Cirriphyllum piliferum</i>				5				
<i>Climacium dendroides</i>		+	+	+		5		+
<i>Hylocomium splendens</i>	+					3		
<i>Plagiomnium ellipticum.</i>		+	+	+				15
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>						7		
<i>Rhodobryum roseum</i>	+	1	+	1		+		
<i>Sphagnum warnstorffii</i>						3		10
общее число видов	29	30	17	37	19	51	24	25
сосудистых растений	25	25	14	31	19	43	24	20
МХОВ	4	5	3	6	0	8	0	5

Примечание. Встречены в 1–2 описаниях с покрытием «+», если с другим, то оно указано в скобках: *Agrostis tenuis* 6 (r); *Alchemilla subcrenata* 6; *Astragalus frigidus* 4 (1); *Atragene sibirica* 4, 7; *Aulacomnium palustre* 4, 6; *Brachythecium salebrosum* 1, 4; *Bryum weigellii* 8 (5); *Calamagrostis epigeios* 6; *Caltha palustris* 8 (r); *Carex aquatilis* 6 (5), 5; *C. atherodes* 2 (5); *C. flava* 6; *C. nigra* 3; *Dracocephalum ruyschiana** 4; *Equisetum fluviatile* 8 (3); *E. palustre* 6, 8; *Epilobium palustre* 6; *Melampyrum sylvaticum* 4, 8 (r); *Moehringia lateriflora* 1, 6; *Paeonia anomala***7 (5); *Parnassia palustris* 6; *Phalaroides arundinacea* 2 (7); *Pyrola rotundi-*

folia 6; *Pleurozium schreberi* 1, 6; *Poa palustris* 6 (r), 2 (r); *P. remota* 2 (r); *Polemonium caeruleum* 6; *Ranunculus polyanthemos* 4; *Rhizomnium pseudopunctatum* 6; *Rubus arcticus* 1; *Salix phylicifolia* 1, 6; *Sciurohypnum starkei* 1, 2; *Selaginella selaginoides* 1, 6; *Solidago virgaurea* 1 (3); *Trisetum sibiricum* 6; *Urtica dioica* 2 (1); *Taraxacum officinale* 4 (r); *Vicia sylvatica* 4 (r).

*Список бионадзора – приложения к Красной книге Архангельской области [2008]; **Красная книга Архангельской области [2008].

высокотравными лугами, низкотравные фитоценозы приурочены к повышениям мезорельефа (рис. 1, А). Почвы дерново-подзолистые, легко- или среднесуглинистые, каменистые.

В сообществах низкотравных лугов может быть развит ярус кустарников и подрост (табл. 3, описания 1–4). Этому способствует относительно невысокая сомкнутость и высота (не более 0,5 м) травостоя, слабое развитие мохово-лишайникового яруса. При этом и подрост, и кустарники сильно повреждаются животными. Низкотравные луга представляют собой полидоминантные сообщества с высоким покрытием *Angelica sylvestris* (табл. 3, описание 5), *Avenella flexuosa* (табл. 3, описания 2, 3), *Calamagrostis epigeios* (табл. 3, описания 2–4), *Cirsium heterophyllum* (табл. 3, описания 4–6), *Filipendula ulmaria* (табл. 3, описание 1), *Trollius europaeus* (табл. 3, описания 4–5). В травостое, помимо луговых и лесо-луговых видов, встречаются лесные, среди них *Fragaria vesca*, *Solidago virgaurea* и лесо-болотные *Bistorta major*, *Filipendula ulmaria*. Каменистые почвы и неоднородность микрорельефа способствуют тому, что в пределах одного сообщества встречаются виды контрастных экологических групп: ксеро-мезофиты *Botrychium lunaria*, *Campanula rotundifolia*, *Pilosella officinarum*, *Polygala amarella*, мезо-гигрофиты *Bistorta major*, *Filipendula ulmaria*, *Parnassia palustris*. Покрытие мохово-лишайникового яруса варьирует от 3–5 % (табл. 3, описания 1, 2) до 30–45 % (табл. 3, описания 5, 7). Лишайники имеют заметное покрытие только на каменистых почвах (табл. 3, описание 4). Среди мхов наиболее обычны типичные лесные виды *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, а также *Rhodobryum roseum*.

Всего в составе сообществ низкотравных лугов выявлено 82 вида сосудистых растений, 17 видов мхов и 4 вида лишайников, видовое богатство сообществ от 26 до 46 видов. Наибольшим разнообразием отличаются сообщества, приуроченные к участкам с выраженным микрорельефом.

На влажных участках днищ глубоко врезанных карстово-гляциальных долин и в нижних частях их бортовых склонов формируются полидоминантные высокотравные луга (табл. 4; рис. 3, 3). Реже такие сообщества встречаются в глубоких карстовых воронках широких и плоских логов. Почвы торфянистые

средне- и тяжелосуглинистые. Камни в профиле отсутствуют или встречаются в небольшом количестве. Известняков или известняковой крошки в почвенных разрезах не обнаружено.

Кустарники и подрост деревьев обычно отсутствуют либо образуют куртины (табл. 4, описания 6 и 7). На границе леса и высокотравных лугов встречаются участки, где куртины берез и елей чередуются с полянами высокотравья (рис. 3, Г). Облик фитоценозов определяют виды высокотравья и крупные злаки. Высота травостоя составляет 80–120 см. Высокотравные луга, так же как и низкотравные, полидоминантны. Проектное покрытие трав более 75 %, доминируют *Aconitum septentrionale* (табл. 4, описания 1–7), *Chamaenerion angustifolium* (табл. 4, описания 5, 7), *Crepis sibirica* (табл. 4, описания 3, 4, 7), *Elymus caninus* (табл. 4, описание 2), *Filipendula ulmaria* (табл. 4, описания 3–6, 8), *Geranium sylvaticum* (табл. 4, описания 4–7), *Trollius europaeus* (табл. 4, описание 5). Моховой покров развит слабо, его покрытие варьирует от 1 (табл. 4, описания 1, 3, 5) до 20 и 45 % (табл. 4, описания 6 и 8). В сообществах с густым травостоем мхи отсутствуют (табл. 4, описание 7). Два описания были выполнены в пределах обильно увлажненных сообществ с участием видов рода *Carex* (табл. 4, описания 1 и 7) или содоминированием *Bistorta major* (табл. 4, описание 8). Они формируются на днищах воронок (видимо, с переменным уровнем грунтовых вод) и по берегам временных водотоков. Моховой ярус фрагментарный, развит в сырых микропонижениях с разреженным травостоем, но его покрытие может быть значительным (20–45 %).

Всего на участках высокотравных лугов выявлено 78 видов сосудистых растений и 12 мхов. Количество видов в сообществе от 17 до 51.

Таким образом, в составе сообществ луговых и пустошных сухих карстово-гляциальных долин выявлено 139 видов сосудистых растений, входящих в состав 98 родов и 32 семейств. Помимо представленных в таблицах 1–4 вне пробных площадей отмечены: *Allium schoenoprasum* (на прикопках медведя), *Barbarea vulgaris* (у вездеходной дороги), *Calluna vulgaris* (на гари), *Carex flava*, *Hypericum perforatum*, *Leucanthemum vulgare* (у старой конной дороги), *Rumex crispus*, *Valeriana*



А



Б



В



Г



Д



Е



Ж



З

Рис. 3. Разнообразие облика сухих карстово-гляциальных долин: А – узкая с врезанным профилем; Б – узкая слабо врезанная; В – широкая со слабо врезанным профилем и карстовыми воронками по дну; Г – широкая с врезанным профилем. Растительные сообщества разных типов: Д – пустошь с высоким покрытием лишайников; Е – пустошь с доминированием *Avenella flexuosa*; Ж – пустошный луг; З – высокотравный луг

wolgensis. Наибольшее число видов входят в семейства Poaceae (17), Asteraceae (16) и Ranunculaceae (13), несколькими видами представлены также Cyperaceae и Rosaceae (по 9), Fabaceae и Scrophulariaceae (по 6), Caryophyllaceae, Equisetaceae, Ericaceae, Polygonaceae (по 5). Состав семейств с высоким видовым разнообразием, характерный для лугов и пустошей Соянского заказника, сходен с таковыми лугов карстовых логов Пинежского заповедника и карстовых долин бассейна р. Белая Кедва (Средний Тиман). На лугах Пинежского заповедника выявлены 103 вида сосудистых растений, самыми крупными по числу видов являются семейства Poaceae, Ranunculaceae, Cyperaceae, Asteraceae и Polygonaceae [Абашкина, Сугоркина, 2000]. Для карстовых долин бассейна р. Белая Кедва отмечены 73 вида сосудистых растений, наиболее крупные семейства Asteraceae, Poaceae, Ranunculaceae и Cyperaceae [Тетерюк, Денева, 2011].

В составе флоры изученных сообществ карстово-гляциальных долин Соянского биологического заказника преобладают бореальные виды (108 из 139). В то же время в ней присутствуют более северные – арктоальпийские (*Anthoxanthum alpinum*, *Bistorta vivipara*, *Gentiana verna*, *Salix arbuscula*), гипоарктические (*Betula pubescens* subsp. *czerepanovii*, *Ranunculus borealis*, *Rubus arcticus*) и гипоарктоальпийские (*Cotoneaster* × *antoninae*, *Minuartia verna*, *Potentilla crantzii*, *Selaginella selaginoides*) виды, а также ряд более южных – лесостепные (*Astragalus danicus*, *Dracosephalum ruyschiana*, *Pulsatilla patens*) и неморальные (*Carex digitata*, *Viola mirabilis*). Большинство из них редки на территории области. Разные долготные группы представляют евразийские (70), евразийско-американские (24) и циркумбореальные (18) виды. Четыре вида сосудистых растений внесены в Красную книгу Архангельской области [2008] (*Gentiana verna*, *Paeonia anomala*, *Pulsatilla patens*, *Salix arbuscula*), три (*Dracosephalum ruyschiana*, *Epipactis atrorubens*, *Koeleria grandis*) включены в список бионадзора (приложение к региональной Красной книге). При этом *Paeonia anomala* и *Pulsatilla patens* образуют в сообществах логов многочисленные популяции.

Заключение

Для сухих карстово-гляциальных долин Соянского заказника характерны безлесные растительные сообщества: пустоши, пустошные, низкотравные и высокотравные луга. Они характеризуются различной экологической

приуроченностью. В слабо врезанных долинах наиболее широко распространены пустоши и низкотравные луга, в глубоких логах большие площади заняты высокотравными лугами. Пустошные луга невелики по площади и встречаются не в каждой карстовой долине. Наиболее бедны видами сообщества пустошей, наибольшее число видов, в том числе редких и нуждающихся в охране, выявлено на пустошных лугах. Парциальная флора безлесных сообществ сухих карстово-гляциальных долин Соянского заказника включает 139 видов из 98 родов и 32 семейств. Наибольшее число видов парциальной флоры входит в семейства Poaceae (17), Asteraceae (16) и Ranunculaceae (13). Среди видов разных широтных групп преобладают типичные таежные (бореальные), число более северных (арктоальпийских, гипоарктических, гипоарктоальпийских) и более южных (бореально-неморальных, неморальных, лесостепных) невелико. Долготные группы представлены евразийскими, евразийско-американскими и циркумбореальными видами. Семь видов являются редкими для территории области.

Авторы выражают глубокую благодарность коллегам Т. Ю. Браславской (ЦЭПЛ РАН) и В. Н. Мамонтову (НП «Водлозерский»), участвовавшим в совместных экспедициях и обсуждении некоторых аспектов исследования.

Работа выполнена при финансовой поддержке ФАНО России в рамках темы № 0410-2014-0027 «Состояние и использование биоресурсов в контексте оптимизации природопользования, обусловленного историко-культурными и этносоциальными процессами на Европейском Севере и в Арктике» и реализации научно-исследовательского проекта № 0040916-СА Северного (Арктического) федерального университета.

Литература

Абашкина Е. М., Сугоркина Н. С. Луга // Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника. Архангельск, 2000. С. 87–91.

Архив погоды в Кепино [Электронный ресурс]. URL: http://rp5.ru/Архив_погоды_в_Кепино (дата обращения: 18.09.2006).

Атлас Архангельской области / Главное управление геодезии и картографии при Совете Министров СССР. Москва, 1976. 176 с.

Борисова И. В. Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1972. Т. 4. С. 5–94.

Браславская Т. Ю. Функциональная организация популяций лесообразующих видов во влажных

еловых лесах северной тайги // Тезисы докладов V Всероссийской геоботанической школы-конференции с международным участием. СПб., 2016. 36 с.

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.

Красная книга Архангельской области / Отв. ред. А. П. Новоселов. Архангельск: Комитет по экологии Архангельской области, 2008. 351 с.

Леонтьев А. М. Растительность Беломорско-Кулойской части Северного края // Труды БИН АН СССР. 1935. Вып. 2. С. 81–222.

Малков В. Н., Гуркало Е. И., Монахова Л. Б., Шаврина Е. В., Гуркало В. А., Франц Н. А. Карст и пещеры Пинежья. Москва: ЭКОСТ, 2001. 208 с.

Методы полевых и лабораторных исследований растений и растительного покрова. Петрозаводск: ПетрГУ, 2001. 320 с.

Онипченко В. Г. Лишайниковые пустоши в системе высокогорных сообществ. Состав, структура и продуктивность сообществ // Биоценозы альпийских пустошей (на примере Северо-Западного Кавказа). М.: Наука, 1987. С. 5–31.

Попов С. Ю. Растительность еловых лесов Пинежского заповедника // Заповедная наука. 2016. 1 (2). С. 38–59.

Пучнина Л. В. Растительность // Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника (северная тайга ЕТР, Архангельская область). Биоразнообразии и георазнообразии в карстовых областях. Архангельск, 2000. С. 78–87.

Пучнина Л. В. Луга карстовых логов // Ценные природные территории Архангельской области. Архангельск: Дирекция ООПТ, 2010. С. 56–60.

Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 429 с.

Сабуров Д. Н. Леса Пинеги. Л.: Наука, 1972. 173 с.

Серия карт открытого использования на территорию Архангельской области масштаба 1:100000. СПб.: Аэрогеодезия, 1998.

Симачева Е. В. Сосудистые растения Пинежского заповедника // Флора и фауна заповедников СССР. М., 1987. 52 с.

Тетерюк Л. В., Денева С. В. Луговые сообщества и почвы карстовых долин в бассейне реки Белая Кедва (Средний Тиман, Республика Коми) // Известия Самарского научного центра РАН. 2011. Т. 13, № 1 (4). С. 910–914.

Титова А. А., Гольева А. А., Данилова Е. М., Горячкин С. В. Происхождение лугов и связанных

с ними почв в карстовых таежных ландшафтах Европейского Севера // Известия РАН. 2011. № 3. С. 63–75.

Урбанавичюс Г. П. Список лишенофлоры России. СПб.: Наука, 2010. 194 с.

Флора северо-востока европейской части СССР. Л.: Наука, Т. 1–4. С. 1974–1977.

Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 197 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. 990 с.

Чикишев А. Г. Карст Русской равнины. М.: Наука, 1978. 190 с.

Шварцман Ю. Г., Болотов И. Н. Пространственно-временная неоднородность таежного биота в области плейстоценовых материковых оледенений. Екатеринбург: УрО РАН, 2008. 302 с.

Шенников А. П. Луговедение. Л.: ЛГУ, 1941. 511 с.

Шмидт В. М. Флора Архангельской области. СПб.: СПбГУ, 2005. 346 с.

Юрцев Б. А., Семкин Б. И. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Ботанический журнал. 1980. Т. 65, № 12. С. 1706–1718.

Golyeva A. A., Goryachkin S. V., Zhilina A. A., Nukhimovskaya O. E. Meadow ecosystems of karst landscapes of the northern taiga: genesis and history recorded in soil biotopes and profiles // Cryosols: Genesis, Ecology and Management. Materials of the IV International Conference on Cryopedology. Arkhangel'sk-Pinega, Russia, 2005. Moscow; Arkhangel'sk, 2005. P. 29–30.

Düll R. Zeigerwerte von Laub- und Lebermoosen / Scripta geobotanica. Verlag Erich Goltze KG, Göttingen, 1991. Vol. 18. P. 175–222.

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A., Abolina A., Akatova T. V., Baisheva E. Z., Bardunov L. V., Baryakina E. A., Belkina O. A., Bezgodov A. G., Boychuk M. A., Cherdantseva V. Ya., Czernyadjeva I. V., Doroshina G. Ya., Dyachenko A. P., Fedosov V. E., Goldberg I. L., Ivanova E. I., Jukoniene I., Kanukene L., Kazanovsky S. G., Kharzinov Z. Kh., Kurbatova L. E., Maksimov A. I., Mamatkulov U. K., Manakyan V. A., Maslovsky O. M., Napreenko M. G., Otnyukova T. N., Partyka L. Ya., Pisarenko O. Yu., Popova N. N., Rykovsky G. F., Tubanova D. Ya., Zheleznova G. V., Zolotov V. I. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. Vol. 15. P. 1–130.

Поступила в редакцию 03.03.2017

References

Abashkina E. M., Sugorkina N. S. Luga [Meadows]. Struktura i dinamika prirodnykh komponentov Pinezhskego zapovednika [The Structure and Dynamics of Natural Components of the Pinezhsky Nat. Res.]. Arhangel'sk, 2000. P. 87–91.

Arkhiv pogody v Kepino [Archive of weather observations at the Kepino station] URL: http://rp5.ru/Arhiv_pogody_v_Kepino (accessed: 18.09.2006).

Atlas Arkhangel'skoi oblasti [Atlas of Arkhangel'sk Oblast]. Glavnoe upravlenie geodezii i kartografii pri Sovete

Ministrov SSSR [Gen. Office of Geodesy and Cart. under the Council of Min. of the USSR]. Moscow, 1976. 176 p.

Borisova I. V. Sezonnaya dinamika rastitel'nogo soobshchestva [Seasonal dynamics of a plant community]. Polevaya geobotanika [Field Geobotany]. Leningrad: Nauka, 1972. Vol. 4. P. 5–94.

Braslavskaya T. Yu. Funktsional'naya organizatsiya populyatsii lesoobrazuyushchikh vidov vo vlazhnykh elovykh lesakh severnoi taigi [Functional organization of forest-forming species populations in wet spruce forests in northern taiga]. Tezisy dokladov V Vserossiiskoi geobotanicheskoi shkoly-konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem [Abs. of the V All-Russ. Geobot. School and Conf. with Int. Part.]. St. Petersburg, 2016. 36 p.

Cherepanov S. K. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv [A checklist of vascular plants of Russia and neighboring countries]. St. Petersburg: Mir I sem'ya, 1995. 990 p.

Chikishev A. G. Karst Russkoi ravniny [The karst of the Russian Plain]. Moscow: Nauka, 1978. 190 p.

Flora severo-vostoka evropeiskoi chasti SSSR [Flora of the Northeastern European part of the USSR]. Leningrad: Nauka, Vol. 1–4. P. 1974–1977.

Gofarov M. Yu., Bolotov I. N., Kutinov Yu. G. Landshafty Belomorsko-Kuloiskogo plato: tektonika, podstilayushchie porody, rel'ef i rastitel'nyi pokrov [Landscapes of the White sea-Kuloi plateau: the tectonics, underlying rocks, relief, and plant cover]. Ekaterinburg: UrO RAN, 2006. 140 p.

Jurtsev B. A., Semkin B. I. Izuchenie konkretnykh i parcial'nykh flor s pomoshch'yu matematicheskikh metodov [Study of concrete and partial floras using mathematical methods]. *Botanicheskii zhurnal* [Bot. Journal]. 1980. Vol. 65, no. 12. P. 1706–1718.

Krasnaya kniga Arhangel'skoi oblasti [Red data book of Arkhangelsk Oblast]. Administratsiya Arkhangel'skoi oblasti. Arkhangel'sk: Komitet po ekologii Arkhangel'skoi oblasti, 2008. 351 p.

Leont'ev A. M. Rastitel'nost' Belomorsko-Kuloiskoi chasti Severnogo kraya [Vegetation of the White sea-Kuloi part of the Northern region]. *Trudy BIN AN SSSR* [Trans. Bot. Inst. of the Acad. Sci. of the USSR]. 1935. Vol. 2. P. 81–222.

Malkov V. N., Gurkalo E. I., Monakhova L. B., Shavrina E. V., Gurkalo V. A., Franc N. A. Karst i peshchery Pinezh'ya [Karst and caves of the Pinega area]. Moscow: EHKOST, 2001. 208 p.

Metody polevykh i laboratornykh issledovaniy rastenii i rastitel'nogo pokrova [Methods for field and laboratory studies of plants and plant cover]. Petrozavodsk: PetrGU, 2001. 320 p.

Onipchenko V. G. Lishainikovye pustoshi v sisteme vysokogornyykh soobshchestv. Sostav, struktura i produktivnost' soobshchestv [Lichen barrens in the system of Alpine communities: the composition, structure, and productivity of communities]. Biotsenozy al'piiskikh pustoshei (na primere Severo-Zapadnogo Kavkaza) [Biocenose of the Alpine Barrens in the North-West Caucasus]. Moscow: Nauka, 1987. P. 5–31.

Popov S. Yu. Rastitel'nost' elovykh lesov Pinezhskogo zapovednika [Vegetation of the spruce forests in the Pinezhsky Nature Reserve]. *Zapovednaya nauka* [Nat. Cons. Res.]. 2016. 1 (2). P. 38–59.

Puchnina L. V. Rastitel'nost' [Vegetation]. Struktura i dinamika prirodnykh komponentov Pinezhskogo zapovednika (severnaya taiga ETR, Arkhangel'skaya oblast') [Structure and dynamics of natural components of the Pinezhsky Nature Reserve (Northern taiga of the EPR, Arkhangelsk Oblast)]. Bioraznoobrazie i georaznoobrazie v karstovykh oblastiakh [Biodiversity and Geodiversity of Karst Areas]. 2000. P. 78–87.

Puchnina L. V. Luga karstovykh logov [Meadows of the karst valleys]. Tsennyye prirodnye territorii Arkhangel'skoi oblasti [Valuable Natural Areas of Arkhangelsk Oblast]. Arkhangel'sk: Direktsiya OOPT, 2010. P. 56–60.

Rastitel'nost' evropeiskoi chasti SSSR [Vegetation of the European part of the USSR.]. Leningrad: Nauka, 1980. 429 p.

Saburov D. N. Lesa Pinegi [The forest surroundings of Pinega]. Leningrad: Nauka, 1972. 173 p.

Seriya kart otkrytogo ispol'zovaniya na territoriiy Arkhangel'skoi oblasti masshtaba 1:100000 [The topographic maps for public use in Arkhangelsk Oblast. Scale 1:100 000]. St. Petersburg: Aerogeodeziya, 1998.

Shvartsman Yu. G., Bolotov I. N. Prostranstvenno-vremennaya neodnorodnost' taezhnogo bioma v oblasti pleistotsenovyykh materikovyykh oledeneniy [Spatial-temporal heterogeneity of taiga biome in the area of the Pleistocene continental glaciations]. Ekaterinburg: UrO RAN, 2008. 302 p.

Shennikov A. P. Lugovedenie [Grassland science]. Leningrad: LGU, 1941. 511 p.

Shmidt V. M. Flora Arhangel'skoi oblasti [Flora of Arkhangelsk Oblast]. St. Petersburg: SPbGU, 2005. 346 p.

Simacheva E. V. Sosudistye rasteniya Pinezhskogo zapovednika [Vascular plants of the Pinezhsky Nature Reserve]. Flora i fauna zapovednikov SSSR [Flora and Fauna of the Reserves of the USSR]. Moscow, 1987. 52 p.

Teteryuk L. V., Deneva S. V. Lugovye soobshchestva i pochvy karstovykh dolin v basseine reki Belaya Kedva (Srednii Timan, Respublika Komi) [Meadows communities and soils of the karst valleys of the Belaya Kedva river basin (Middle Timan, Komi Republic)]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN* [Proceed. of the Samara SC of the RAS]. 2011. Vol. 13, no. 1 (4). P. 910–914.

Titova A. A., Gol'eva A. A., Danilova E. M., Goryachkin S. V. Proiskhozhdenie lugov i svyazannykh s nimi pochv v karstovykh taezhnykh landshaftakh Evropeiskogo Severa [The origin of the meadows and related soils in the taiga karst landscapes of the European North]. *Izvestiya RAN* [Biology Bull.]. 2011. No. 3. P. 63–75.

Tsyganov D. N. Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoino-shirokolistvennykh lesov [Phytoindication of ecological regimes in a subzone of mixed coniferous/broadleaf forests]. Moscow: Nauka, 1983. 197 p.

Urbanavichus G. P. Spisok likhenoflory Rossii [A checklist of lichens of Russia]. St. Petersburg: Nauka, 2010. 194 p.

Golyeva A. A., Goryachkin S. V., Zhilina A. A., Nukhimovskaya O. E. Meadow ecosystems of karst landscapes of the northern taiga: genesis and history recorded in soil biotopes and profiles. *Cryosols:*

Genesis, Ecology and Management. Materials of the IV International Conference on Cryopedology. Arkhangelsk-Pinega, Russia, 2005. Moscow; Arkhangelsk, 2005. P. 29–30.

Düll R. Zeigerwerte von Laub- und Lebermoosen. *Scripta geobotanica*. Verlag Erich Goltze KG, Göttingen, 1991. Vol. 18. P. 175–222.

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A., Abolina A., Akatova T. V., Baisheva E. Z., Bardunov L. V., Baryakina E. A., Belkina O. A., Bezgodov A. G., Boychuk M. A., Cherdantseva V. Ya., Czernyadjeva I. V.,

Doroshina G. Ya., Dyachenko A. P., Fedosov V. E., Goldberg I. L., Ivanova E. I., Jukoniene I., Kanukene L., Kazanovsky S. G., Kharzinov Z. Kh., Kurbatova L. E., Maksimov A. I., Mamatkulov U. K., Manakyan V. A., Maslovsky O. M., Napreenko M. G., Otnyukova T. N., Partyka L. Ya., Pisarenko O. Yu., Popova N. N., Rykovsky G. F., Tubanova D. Ya., Zheleznova G. V., Zolotov V. I. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*. 2006. Vol. 15. P. 1–130.

Received March 3, 2017

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Сидорова Оксана Владимировна

доцент кафедры биологии, экологии и биотехнологии,
к. б. н.

Северный (Арктический) федеральный университет
им. М. В. Ломоносова
наб. Северной Двины, 17, Архангельск, Россия, 163002
эл. почта: ovsidorova@yandex.ru
тел.: 89210872557

Чуракова Елена Юрьевна

старший научный сотрудник лаборатории
биоресурсов и этнографии, к. б. н.
Федеральный исследовательский центр
комплексного изучения Арктики РАН
ул. Садовая, 3, Архангельск, Россия, 163000
эл. почта: alex0000001@yandex.ru
тел.: 89115689440

CONTRIBUTORS:

Sidorova, Oksana

Northern (Arctic) Federal University named after
M. V. Lomonosov
17 Severnaya Dvina Emb., 163002 Arkhangelsk, Russia
e-mail: ovsidorova@yandex.ru
tel.: +79210872557

Churakova, Elena

Federal Research Center for Integrated Studies of the Arctic,
Russian Academy of Sciences
3 Sadovaya St., 163000 Arkhangelsk, Russia
e-mail: alex0000001@yandex.ru
tel.: +79115689440