

## РАСТИТЕЛЬНОСТЬ БЕРЕЗОВЫХ И ОСИНОВЫХ ЛЕСОВ ПИНЕЖСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

С. Ю. Попов

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Россия  
e-mail: s\_yu\_popov@rambler.ru*

Поступила в редакцию: 29.12.2016

Государственный природный заповедник «Пинежский» располагается в Архангельской области, в северотаежной подзоне. Березовые леса являются одной из преобладающих растительных сообществ заповедника, наряду с ельниками и болотами. Площадь, приходящаяся на сообщества березняков, составляет 24.6% от площади всего заповедника. Осинники же являются в Пинежском заповеднике довольно редкой растительной формацией, которая представлена всего одной ассоциацией и занимает всего 0.9% от площади заповедника. На основе 82 описаний растительности составлена эколого-фитоценологическая классификация березовых и осиновых лесов заповедника, включившая в себя одиннадцать ассоциаций, относящихся к шести группам ассоциаций. В статье приводится их подробная характеристика и анализ биоразнообразия. Проведенный анализ позволил установить, что выделенные синтаксоны имеют определенные сходства и различия по условиям местообитания, таким как влажность, трофность, богатство почв азотом, кислотность. Наиболее бедными оказались местообитания сфагновых и черничных березняков, наиболее богатыми – влажнотравных и широколиственных. Сообщества широколиственных березовых лесов заповедника произрастают в наиболее дренированных местообитаниях, а влажнотравных и сфагновых – в наименее дренированных.

**Ключевые слова:** ассоциация, березовые леса, видовая насыщенность, видовое богатство, группы ассоциаций, неметрическое шкалирование, осиновые леса

Березовые и осиновые леса повсеместно распространены в таежной зоне. Однако, работ, посвященных изучению растительности этих формаций, сравнительно немного. Для различных регионов России дается характеристика березняков и осинников Северо-Запада (Ипатов, 1960; Василевич, 1996, 1997), лесостепной зоны Европейской России (Чупров, 1986), среднетаежной зоны северо-востока Европейской России (Дегтева и др., 2001), центральных районов Европейской России (Абатуров и др., 1982). Для северной тайги Европейской России такие работы практически отсутствуют. Для Пинежского заповедника существует работа И.О. Бузуновой (1974) о березовых лесах Средней Пинеги и обстоятельная работа Д.Н. Сабурова (1972), в которой рассматриваются только коренные леса Пинежья – ельники, сосняки и лиственничники, в которых этот автор выделяет черничную, долгомошную, травяно-сфагновую, сфагтовую, разнотравную и широколиственную серии (группы ассоциаций). Однако, с тех пор уже прошло более 40 лет, поэтому целью данной статьи является характеристика растительности березовых лесов Пинежского заповедника на современном этапе. Кроме того, для мелколиственных лесов северной тайги ранее не проводилось оценки их местообитаний по

экологическим шкалам, уровня разнообразия на статистической основе. Проведение такой оценки для ассоциаций березовых лесов Пинежского заповедника так же явилось целью настоящей работы.

Согласно геоботаническому районированию Нечерноземья, Пинежский заповедник находится в Беломорско-Кулойском округе полосы северо-таежных лесов Северодвинско-Верхнеднпровской подпровинции Североевропейской таежной провинции (Геоботаническое районирование Нечерноземья ..., 1989). Березовые леса в заповеднике являются широко распространенной формацией, в то время, как осиновые леса в своем распространении по площади носят островной характер, а их насаждения занимают небольшую площадь. По данным геоботанического картографирования (Попов, 2017а), березовые леса занимают 127.4 км<sup>2</sup>, что составляет 24.6% от общей площади заповедника (518.07 км<sup>2</sup>), осиновые – 5.0 км<sup>2</sup> (0.9% общей площади) (рис. 1).

### Материал и методы

Для изучения состава и структуры березовых и осиновых лесов Пинежского заповедника в 2007–2014 гг. проводились полевые обследования, в ходе которых состав-

лялись геоботанические описания. Всего в березовых и осиновых лесах заповедника сделано 82 описания растительности. Мхи определены автором настоящей работы при консультации д.б.н. В.Э. Федосова, д.б.н. М.С. Игнатова. Названия сосудистых растений приводятся по: Пучнина, 2008; мхов – по: Игнатов, Игнатова, 2004. Подробно методические приемы, использовавшиеся при составлении описаний, в частности, при таксации древостоя, были обсуждены нами ранее (Попов, 2016). В 28 точках описаний

были сделаны почвенные разрезы на глубину до 80 см. Определение почв производилось по: Классификация и диагностика..., 1977. Классификация описаний производилась на основе принципов, предложенных Д.Н. Сабуровым (1972). Группы ассоциаций (серии – по Сабурову) выделялись по преобладанию соответствующей эколого-фитоценотической группы видов. По фитоценотически значимым видам, то есть видам, имеющим наибольшую встречаемость и обилие в пределах группы ассоциаций, выделялись ассоциации.

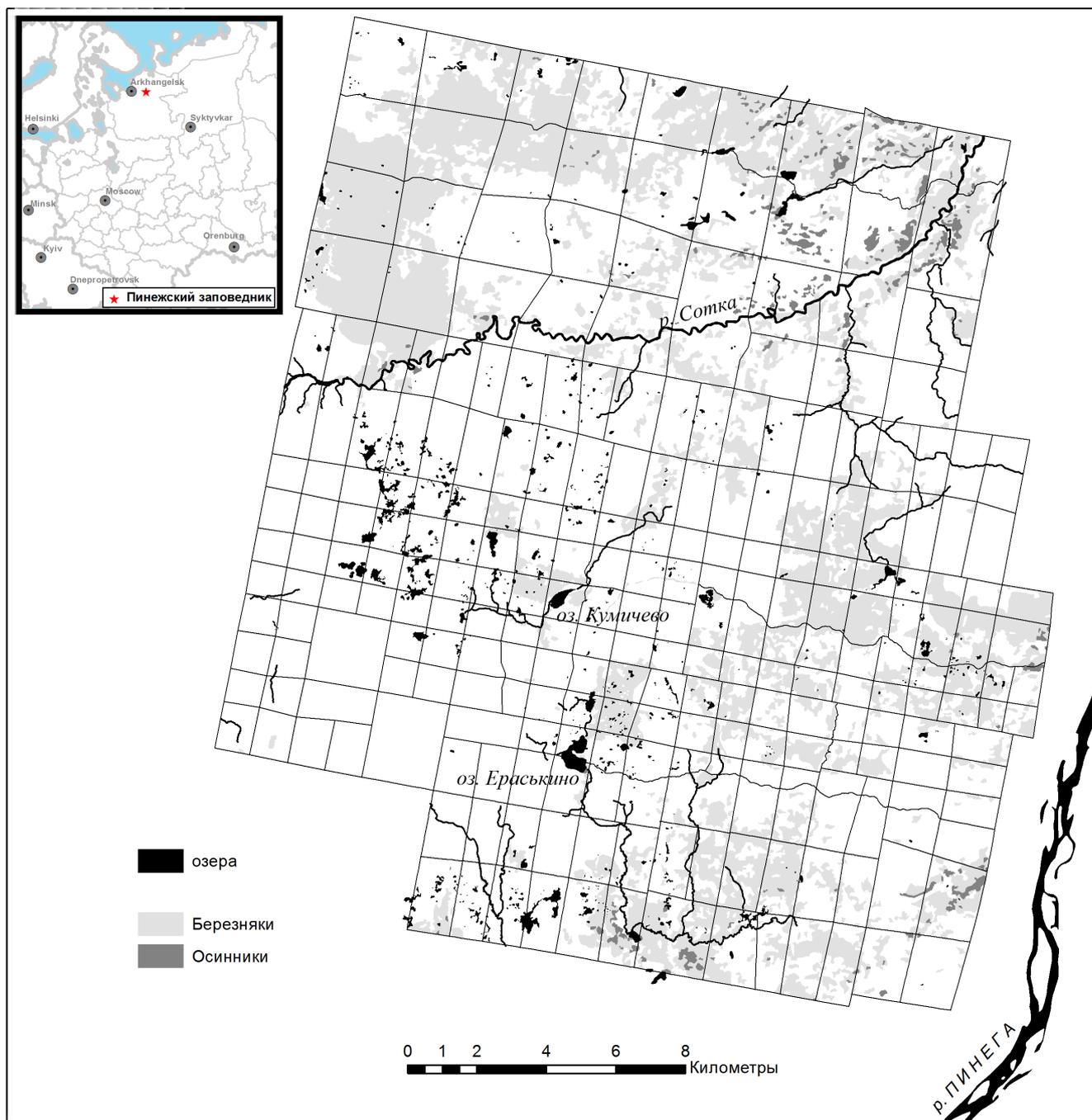


Рис. 1. Распространение березовых и осиновых лесов в Пинежском заповеднике.

Fig. 1. Distribution map of birch and aspen forests in the Pinega State Reserve.

Положение ассоциаций в экологическом пространстве оценивалось с помощью шкал Д.Н. Цыганова (1983), по которым определялись средневзвешенные значения (по обилию видов) для каждого описания по факторам: увлажнения почв (Hd), кислотности (Rc), трофности (Tr), обеспеченности почв азотом (Nt) и освещенности (Lc) (Заугольнова и др., 1995; Дегтева и др., 2001). Значимость различий по этим факторам между ассоциациями и группами ассоциаций определялась по непараметрическому критерию множественных сравнений Дункана (Халафян, 2010). Ординация сообществ проводилась методом неметрического шкалирования (NMS) в пакете PC-ORD 5.0 (McCune & Mefford, 2006). Нагрузки на оси варьирования определялись по расстоянию Брэя-Кертиса (Сьеренсена).

Для анализа разнообразия растительности для каждой ассоциации определены видовое богатство (общее число видов) и видовая насыщенность (среднее число видов на площадке 10×10 м). Для оценки разнообразия рассчитывался индекс Уиттекера (Лебедева и др., 2002). Для определения флористического сходства ассоциаций использовался коэффициент Сьеренсена (Шмидт, 1984).

### Результаты и обсуждение

*Характеристика ассоциаций березовых и осиновых лесов*

#### **Березняки (*Betuleta*)**

**Группа ассоциаций: Березняки травяно-сфагновые (*Betuleta herboso-sphagnosa*)**

Во всех типах ландшафтов по вытянутым ложинообразным понижениям, по окрайкам больших верховых болот (лаггам). Почвы перегнойно-грунтово-оглеенные или торфянисто-глеевые с торфянисто-перегнойным типом гумуса, на двучленных отложениях (песок/легкий суглинок) или легкосуглинистой морене.

Древостой одноярусный, средняя формула 8Б2Е, возраст разных насаждений от 40 до 130 лет, бонитет – IV–Va. Подрост еловый, до 1000 шт/га или отсутствует.

*Ассоциация: Березняк осоково-сфагновый (*Betuletum caricoso vesicariae-sphagnosum*)*

В проточных мезотрофных западинах. Встречен только один раз. В травяно-кустарничковом ярусе абсолютное господство принадлежит *Carex vesicaria* и *Menyanthes trifoliata*, в моховом – *Sphagnum fallax* и *S. riparium*. Диагностические виды: *Calamagrostis langsdorffii*, *Menyanthes trifoliata*, *Sphagnum fallax*, *Carex*

*vesicaria*, *Salix phylicifolia*, *Carex rostrata*, *Sphagnum riparium*, *Comarum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Equisetum sylvaticum*, *Carex globularis*, *Eriophorum vaginatum*, *Polytrichum commune*, *Polytrichum strictum*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium sylvaticum*, *Rubus arcticus*.

*Ассоциация: Березняк хвоцево-сфагновый (*Betuletum equisetoso sylvaticae-sphagnosum*)*

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

**Группа ассоциаций: Березняки долгомош-ные (*Betuleta polytrichosa*)**

В ледниковых ландшафтах при основаниях и в средних частях склонов водоразделов, в ложинообразных понижениях без линейных водотоков. Почвы неглубокоподзолистые влажные грубогумусные или торфянисто-подзолистые с торфянисто-перегнойным типом гумуса, на двучленной морене (песок/легкий суглинок) или легкосуглинистой морене.

Древостой одноярусный, средняя формула 9Б1С, возраст 47–76 лет, бонитет – V–Va. Подрост еловый, до 500 шт/га.

*Ассоциация: Березняк чернично-долгомош-ный (*Betuletum myrtilloso-polytrichosum*)*

Березняк чернично-долгомошный (Дегтева и др., 2001)

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

*Ассоциация: Березняк хвоцево-долгомош-ный (*Betuletum equiseti sylvaticae-polytrichosum*)*

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

**Группа ассоциаций: Березняки черничные (*Betuleta myrtillosa*)**

Встречается во всех типах ландшафтов на выровненных участках и по пологим склонам водоразделов, Почвы грубогумусные и модер-

грубогумусные, мелкоподзолистые иллювиально-железистые на двучленной морене (песок/легкий суглинок, супесь/легкий суглинок).

Древостой одно- или двухъярусный, средняя формула 8Б2Е, возраст 5–90 лет, бонитет – III–Va. Подрост еловый, разной жизненности и разного обилия. Как правило, березняки черничные распространены на горях разного возраста.

**Ассоциация:** Березняк чернично-зеленомошный (*Betuletum myrtilloso-hylocomiosum*)

Березняк чернично-зеленомошный (Дегтева и др., 2001)

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

**Ассоциация:** Березняк луговиково-зеленомошный (*Betuletum avenello flexuosae-hylocomiosum*)

Березняк чернично-разнотравно-зеленомошный (Дегтева и др., 2001)

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

### **Группа ассоциаций: Березняки разнотравные (*Betuleta varioherbosa*)**

**Ассоциация:** Березняк папоротничково-черничный (*Betuletum gymnocarpio-myrtillosum*)

Березняк папоротничковый (Дегтева и др., 2001)

В карстово-ледниковом и карстогенном ландшафтах, на карстовых полях разной степени расчлененности воронками, по крутым бортам логов. Почвы грубогумусные мелкоподзолистые иллювиально-железистые, на двучленных моренных отложениях (супесь / легкий суглинок).

Древостой двухъярусный, с господством березы в первом, ели – во втором, часто с примесью сосны, осины или лиственницы, возраст 80–120 лет, бонитет – III–IV. Подрост еловый, до 10000 шт./га.

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

### **Группа ассоциаций: Березняки широко-травные (*Betuleta nemoroherbosa*)**

**Ассоциация:** Березняк аконитовый (*Betuletum aconitosum*)

Березняк аконитовый (Дегтева и др., 2001)

Во всех ландшафтах. Чаще – по склонам логов, реже – на поверхностях между воронками, по склонам лощин малых рек. Почва грубогумусная или модергрубогумусная дерново-грунтово-оглеенная, на суглинистой морене или суглинистом склоновом делювии.

Древостой одно- или двухъярусный, первый ярус – с господством березы, иногда с примесью ели, лиственницы, осины, второй – с абсолютным господством ели. Возраст первого яруса 47–115 лет, второго – 28–60 лет. Бонитет – II–IV.

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

Постоянные виды: *Aconitum septentrionale*, *Cirsium heterophyllum*, *Epilobium angustifolium*, *Equisetum sylvaticum*, *Geranium sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Lathyrus vernus*, *Maianthemum bifolium*, *Milium effusum*, *Oxalis acetosella*, *Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*.

**Ассоциация:** Березняк бруснично-костяничный (*Betuletum rubo saxatilis-vaccinosum*)

Березняк разнотравно-костяничный (Дегтева и др., 2001)

Встречается на поверхности высокой поймы р. Сотки, реже – по склонам карстовых логов. Почвы аллювиальные дерновые насыщенные на супесчаном или суглинистом аллювии (долина Сотки) или дерново-карбонатные модермуллевые на суглинистом делювии (лога).

Древостой одноярусный, средняя формула 7Б3Е, возраст 40–160 лет, бонитет – II–III. Подрост еловый, разной жизненности и обилия.

Диагностические виды: *Aconitum septentrionale*, *Atragene sibirica*, *Equisetum pratense*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium sylvaticum*, *Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*.

### **Группа ассоциаций: Березняки влажно-травные (*Betuleta humidoherbosa*)**

**Ассоциация:** Березняк таволговый (*Betuletum filipendulosum*)

Березняк таволговый (Дегтева и др., 2001)

Проточные ложинообразные понижения, реже – днища логов. Почвы перегнойные грунтово-оглеенные влажные модергрубогумусные, на суглинистой морене или делювии.

Таблица 1. Фитоценоотические характеристики ассоциаций березовых и осиновых лесов  
 Table 1. Phytocoenotical characteristics of birch and aspen forest associations

Ярус	Виды	<i>Betuletum filipendulosum</i>	<i>Betuletum caricoso vesicariae-sphagnosum</i>	<i>Betuletum equisetoso sylvaticae-sphagnosum</i>	<i>Betuletum equiseti sylvaticae-polytrichosum</i>	<i>Betuletum myrtilloso-polytrichosum</i>	<i>Betuletum avenello flexuosae-hylocomiosum</i>	<i>Betuletum myrtilloso-hylocomiosum</i>	<i>Betuletum gymnocarpio-myrttilosum</i>	<i>Betuletum aconitosum</i>	<i>Betuletum rubo saxatilis-vaccinosum</i>	<i>Populetum gymnocarpio-myrttilosum</i>
C	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	V3								II2	IV1	
C	<i>Rubus arcticus</i> L.	IV1			II1			I1		III1		
C	<i>Viola mirabilis</i> L.	IV1								III1	III1	
C	<i>Viola epipsila</i> Ledeb.	III2								II1		
C	<i>Comarum palustre</i> L.	III2	1	II2								
C	<i>Galium palustre</i> L.	III2										
C	<i>Geum rivale</i> L.	III2								II1	I1	
C	<i>Carex cespitosa</i> L.	II3										
C	<i>Caltha palustris</i> L.	II2								I1		
C	<i>Oxycoccus palustris</i> Pers.	II1		I1								
C	<i>Geranium sylvaticum</i> L.	V1		I1	II1	II1		II1	IV1	V2	V2	V1
C	<i>Calamagrostis langsdorffii</i> (Link) Trin.	V2	3	III2		II2		I1	II1	II2	III1	
C	<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	I2	3									
C	<i>Carex vesicaria</i> L.		3									
C	<i>Carex rostrata</i> Stokes		2									
D	<i>Sphagnum riparium</i> Aongstr.		2	I2								
D	<i>Sphagnum fallax</i> (H.Klinggr.) H.Klinggr.	II1	3	IV4								
D	<i>Sphagnum magellanicum</i> Brid.			II1								
C	<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	II2	1	V4	V4	III2	II1	III1	III1	IV2		I1
C	<i>Carex globularis</i> L.		1	IV3	IV3	II3		I1	I1			
D	<i>Sphagnum girgensohnii</i> Russow	II1		IV3	V3	II2	I1	I1		III1		
D	<i>Polytrichum commune</i> Hedw.		1	IV2	IV4	IV3	IV2	IV2	II2	III1		III1
C	<i>Vaccinium uliginosum</i> L.			II1	IV1	IV3	IV2	III2				
D	<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	II1		II1	IV2	IV2	V3	V2	V2	IV1	I2	V1
D	<i>Dicranum polysetum</i> Sw.				I2	II2	IV4	III3	II1		I1	III1
B2	<i>Juniperus communis</i> L.	III2					IV2	II1	II1	I2	I2	III1
D	<i>Cladonia arbuscula</i> (Wallr.) Flot.						IV1					
D	<i>Cladonia rangiferina</i> (L.) Weber ex F.H.Wigg.						IV1					
C	<i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drej.					IV2	V3	V1	III1	III2		III2
C	<i>Melampyrum pratense</i> L.			II1	IV1	IV1	V2	V1	III1	III1	I1	III1
C	<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	I1		IV2	IV2	V3	V2	V4	V3	IV2	I1	V4
C	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	III1	1	V1	IV2	V2	V2	V2	V2	V1	IV1	V2
C	<i>Solidago virgaurea</i> L.	I1			II1	III1	III2	IV1	III1	IV1	IV1	II1
C	<i>Linnaea borealis</i> L.			I1	III1			III1	IV1	II1	I2	II1
C	<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.			I1		III1	III1	III1	I1	II1	I1	I1
C	<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm.	III1			II2	III1		I3	IV2	V2	I2	IV2
C	<i>Oxalis acetosella</i> L.	III1			II2				III2	V2	III2	I1
A1	<i>Picea obovata</i> Ledeb.	III2		III2	II2		II2	V2	V2	III2	IV2	V2
C	<i>Rubus saxatilis</i> L.			I1		III1			III2	IV2	V2	IV1
B2	<i>Rosa acicularis</i> Lindl.	II1		I1	III1	II2	I1	IV1	IV1	IV2	V2	V1
C	<i>Equisetum pratense</i> Ehrh.								I1	II1	V2	
C	<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	II1							III1	IV1	III2	III1
C	<i>Melica nutans</i> L.								I2	I1	III2	
C	<i>Milium effusum</i> L.	I1							II1	V2	III1	
C	<i>Orthilia secunda</i> (L.) House							I1	III1	II1	II1	

Ярус	Виды	<i>Betuletum fitipendulosum</i>	<i>Betuletum caricoso vesicariae-sphagnosum</i>	<i>Betuletum equisetoso sylvaticae-sphagnosum</i>	<i>Betuletum equisetoso sylvaticae-polytrichosum</i>	<i>Betuletum myrtilloso-polytrichosum</i>	<i>Betuletum avenello flexuosae-hylocomiosum</i>	<i>Betuletum myrtilloso-hylocomiosum</i>	<i>Betuletum gymnocarpio-myrtillosum</i>	<i>Betuletum aconitosum</i>	<i>Betuletum rubo saxatilis-vaccinosum</i>	<i>Populetum gymnocarpio-myrtillosum</i>
C	<i>Vicia sylvatica</i> L.	I1						I1		III1	I1	III1
C	<i>Crepis sibirica</i> L.								I1	I1	III1	I1
C	<i>Aconitum septentrionale</i> Koelle	II2							I2	V2	IV3	I1
C	<i>Angelica sylvestris</i> L.	I1						I1		II1	III1	III1
C	<i>Carex digitata</i> L.	I1								I3	III1	I1
C	<i>Galium boreale</i> L.								I2		III1	
C	<i>Atragene sibirica</i> L.								I2	II1	IV2	
C	<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	III1							I1	II1	III1	
C	<i>Saussurea alpina</i> (L.) DC.								I1		III1	
C	<i>Cypripedium calceolus</i> L.										III2	
C	<i>Delphinium elatum</i> L.									I1	III1	
C	<i>Stellaria nemorum</i> L.									I1	III2	
C	<i>Thalictrum minus</i> L.								I1		III2	
C	<i>Trollius europaeus</i> L.									I1	III1	
B2	<i>Daphne mezereum</i> L.									I1	III1	
B2	<i>Lonicera pallasii</i> Ledeb.										III1	
B2	<i>Padus avium</i> Mill.										III1	
B2	<i>Salix myrsinifolia</i> Salisb.										I1	
C	<i>Valeriana officinalis</i> L.										I1	
C	<i>Alchemilla subcrenata</i> Bus.										I1	
C	<i>Actaea erythrocarpa</i> Fisch.										I1	
A1	<i>Pinus sylvestris</i> L.			I2		III1		III2	III1	I1		IV1
A1	<i>Populus tremula</i> L.							III1		I2	I2	V3
A2	<i>Picea obovata</i> Ledeb.	III2		II2		II2	II2	III3	IV3	IV3	I3	IV2
B2	<i>Sorbus aucuparia</i> L.					II2	III1	V2	IV1	II2	III1	V1
C	<i>Majanthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	I1		I1	III1			III1	V2	IV2	III1	V2
D	<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Bruch et al.	III1			III1	II2	III2	V3	V3	IV2	IV2	V2
C	<i>Epilobium angustifolium</i> L.	I1		IV1	III1	III1	III1	IV1	III1	IV1	III1	IV1
C	<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill	I1		I1	III1	III1			III1	IV2	III1	IV1
C	<i>Lycopodium annotinum</i> L.			I1		III1	I1	III1	III1	III1		V1
C	<i>Trientalis europaea</i> L.	III1		III1	IV2	III1	II2	III1	III1	IV1	III1	IV1
D	<i>Rhytidadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.	II1							III2	III1	IV2	V2
A1	<i>Larix sibirica</i> Ledeb.					II2			III1	I2	I1	III2
C	<i>Hieracium murorum</i> L.							I1		I1		III1
B1	<i>Picea obovata</i> Ledeb.	III2		III2	II2	IV2	I2	IV2	IV3	IV2	IV2	V2
A1	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	V4	3	V3	V5	V4	V4	V3	V3	V4	V3	V2
C	<i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench			II1		III1						
C	<i>Rubus chamaemorus</i> L.	III1		IV1	III1							
C	<i>Andromeda polifolia</i> L.					II2						
D	<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.			I1		II3	III1			I1		
C	<i>Empetrum nigrum</i> L.			I1	III1	II2	III1	III1				
C	<i>Equisetum palustre</i> L.	III2		III1	II2					I1		
A2	<i>Pinus sylvestris</i> L.			I2		II2		I1				I1
A2	<i>Populus tremula</i> L.							I1			I1	
A2	<i>Salix caprea</i> L.								I1			
A3	<i>Picea obovata</i> Ledeb.							I3	I2			
B1	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	II2					I2	II3			II2	

Ярус	Виды	<i>Betuletum fitipendulosum</i>	<i>Betuletum caricoso vesicariae-sphagnosum</i>	<i>Betuletum equisetoso sylvaticae-sphagnosum</i>	<i>Betuletum equisetoso sylvaticae-polytrichosum</i>	<i>Betuletum myrtilloso-polytrichosum</i>	<i>Betuletum avenello flexuosae-hylocomiusum</i>	<i>Betuletum myrtilloso-hylocomiosum</i>	<i>Betuletum gymnocarpio-myrtillosum</i>	<i>Betuletum aconitosum</i>	<i>Betuletum rubo saxatilis-vacciniosum</i>	<i>Populetum gymnocarpio-myrtillosum</i>
B1	<i>Populus tremula</i> L.						I2	II1				
B1	<i>Larix sibirica</i> Ledeb.							I2				II2
B1	<i>Pinus sylvestris</i> L.						I1					
B1	<i>Alnus incana</i> (L.) Moench	II2									I3	
A1	<i>Salix caprea</i> L.									I1		
A2	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.							I2	III2	I1		I1
B2	<i>Salix phylicifolia</i> L.	I2	2				I1	I1	I1		I1	
B2	<i>Ribes hispidulum</i> (Jancz.) Pojark.								I1		III1	
B2	<i>Ribes nigrum</i> L.									II2	I1	
B2	<i>Ribes spicatum</i> Robson									I1	I1	
B2	<i>Salix caprea</i> L.							I2			I1	
B2	<i>Salix cinerea</i> L.	I1										
B2	<i>Salix pyrolifolia</i> Ledeb.			I1								
C	<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.	I1								I1	III1	
C	<i>Thalictrum simplex</i> L.									I1	I1	
C	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.									I1	I1	
C	<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.									I1	III1	
C	<i>Pyrola minor</i> L.	I1								III1		
C	<i>Bistorta major</i> S. F. Gray				II1					I2		
C	<i>Calypso bulbosa</i> (L.) Oakes										III1	
C	<i>Carex cinerea</i> Poll.			I2								
C	<i>Vicia sepium</i> L.							I2	I1	I1		
C	<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth									I1		
C	<i>Cacalia hastata</i> L.										I1	
C	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth								I1		I2	
C	<i>Campanula rotundifolia</i> L.								I1			
C	<i>Carex alba</i> Scop.										I1	
C	<i>Carex atherodes</i> Spreng.	I1										
C	<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	I1										
C	<i>Carex pallescens</i> L.									I1		
C	<i>Carex vaginata</i> Tausch										I1	
C	<i>Chamaepericlymenum suecicum</i> (L.) Aschers. & Graebn.							I1				
C	<i>Coccyganthe flos-cuculi</i> (L.) Fourr.	I1										
C	<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench	I1								I2		
C	<i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh.								I1			
C	<i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soo			I1								
C	<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.									I1		
C	<i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh.			I4								
C	<i>Diphasiastrum complanatum</i> (L.) Holub								I1			I1
C	<i>Dryopteris assimilis</i> S. Walker										I2	
C	<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H. P. Fuchs			I1		III1						
C	<i>Elymus caninus</i> (L.) L.										I1	
C	<i>Epipactis atrorubens</i> (Hoffm. ex Bernh.) Schult.								I1			
C	<i>Equisetum fluviatile</i> L.	II3										
C	<i>Equisetum hyemale</i> L.										I1	
C	<i>Equisetum scirpoides</i> Michx.										I1	
C	<i>Erigeron acris</i> L.								I1			

Ярус	Виды	<i>Betuletum fitipendulosum</i>	<i>Betuletum caricoso vesicariae-sphagnosum</i>	<i>Betuletum equisetoso sylvaticae-sphagnosum</i>	<i>Betuletum equisetoso sylvaticae-polytrichosum</i>	<i>Betuletum myrtilloso-polytrichosum</i>	<i>Betuletum avenello flexuosae-hylocomiusum</i>	<i>Betuletum myrtilloso-hylocomiosum</i>	<i>Betuletum gymnocarpio-myrtillosum</i>	<i>Betuletum aconitosum</i>	<i>Betuletum rubo saxatilis-vacciniosum</i>	<i>Populetum gymnocarpio-myrtillosum</i>
C	<i>Eriophorum angustifolium</i> Honck.			I1								
C	<i>Eriophorum vaginatum</i> L.		1	II2		III1						
C	<i>Fragaria vesca</i> L.										11	
C	<i>Heracleum sibiricum</i> L.										11	
C	<i>Hieracium umbellatum</i> L.					III1			II1		13	
C	<i>Lathyrus palustris</i> L.									II1		
C	<i>Ledum palustre</i> L.			III1								
C	<i>Moneses uniflora</i> (L.) A. Gray	II1									12	
C	<i>Myosotis sylvatica</i> Ehrh. ex Hoffm.										11	
C	<i>Paeonia anomala</i> L.										11	
C	<i>Paris quadrifolia</i> L.									II1	III1	
C	<i>Parnassia palustris</i> L.	II1										
C	<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert	II2										
C	<i>Poa nemoralis</i> L.										12	
C	<i>Pyrola media</i> Sw.								II1		11	
C	<i>Ranunculus monophyllus</i> Ovcz.									II1		
C	<i>Ranunculus propinquus</i> C. A. Mey.	II2								II1		
C	<i>Ranunculus repens</i> L.									II1		
C	<i>Rhizomatopteris montana</i> (Lam.) A. Khokhr.										11	
C	<i>Rubus idaeus</i> L.										12	
C	<i>Scorzonera austriaca</i> Willd.								II1			
C	<i>Scutellaria galericulata</i> L.									II1		
C	<i>Veronica chamaedrys</i> L.									II1		
C	<i>Viola canina</i> L.								II1			
C	<i>Viola collina</i> Bess.									II1	II1	
D	<i>Sphagnum warnstorffii</i> Russow	III2										
D	<i>Plagiomnium ellipticum</i> (Brid.) T.J.Kop.	III1			II1					III1		
D	<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F.Weber & D.Mohr	III1								II1		
D	<i>Sphagnum russowii</i> Warnst.			II2			II2					
D	<i>Sphagnum squarrosum</i> Crome				III1							
D	<i>Polytrichum strictum</i> Brid.		1			II3						
D	<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) Bruch et al.							II1			11	
D	<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwaegr.	III1		II1								
D	<i>Callicladium haldanianum</i> (Grev.) H.A.Crum.										12	
D	<i>Calliergon cordifolium</i> (Hedw.) Kindb.	II2								II1		
D	<i>Cladonia stellaris</i> (Opiz) Pouzar & Vezda						II1					
D	<i>Dicranum majus</i> Turner							II1		II1		
D	<i>Dicranum montanum</i> Hedw.						II1					
D	<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.						III1	II1	II1	III1		III1
D	<i>Mnium stellare</i> Hedw.	II1								II1		
D	<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	II2								II1		
D	<i>Plagiomnium medium</i> (Bruch et al.) T.J.Kop.	II1										
D	<i>Plagiothecium denticulatum</i> (Hedw.) Bruch et al.	II1										
D	<i>Pseudobryum cinclidioides</i> (Huebener) T.J.Kop.	II1										
D	<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.							II1	II1		12	

Ярус	Виды											
		<i>Betuletum filipendulosum</i>	<i>Betuletum caricoso vesicariae-sphagnosum</i>	<i>Betuletum equisetoso sylvaticae-sphagnosum</i>	<i>Betuletum equisetoso sylvaticae-polytrichosum</i>	<i>Betuletum myrtilloso-polytrichosum</i>	<i>Betuletum avenello flexuosae-hylocomiosum</i>	<i>Betuletum myrtilloso-hylocomiosum</i>	<i>Betuletum gymnocarpio-myrtillosum</i>	<i>Betuletum aconitosum</i>	<i>Betuletum rubo saxatilis-vacciniosum</i>	<i>Populetum gymnocarpio-myrtillosum</i>
D	<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i> (Bruch & Schimp.) T.J.Kop.	II								II		
D	<i>Rhodobryum roseum</i> (Hedw.) Limpr.									II	II	
D	<i>Rhydiastrium subpinnatum</i> (Lindb.) Ignatov & Ignatova									II	II	
D	<i>Santonina uncinata</i> (Hedw.) Loeske	II										
D	<i>Sciuro-hypnum reflexum</i> (Starke) Ignatov & Huttunen							II		II	II	
D	<i>Sphagnum capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.					III						
D	<i>Sphagnum centrale</i> C.E.O.Jensen			II	III							
D	<i>Sphagnum fimbriatum</i> Wilson	II										
D	<i>Sphagnum flexuosum</i> Dozy & Molk.			I3								
D	<i>Warnstorfia exannulata</i> (Bruch et al.) Loeske			II								
Число описаний		7	1	6	3	4	8	11	12	14	10	6
Число почвенных разрезов		3	1	0	2	2	7	4	3	3	0	3
A1	Средняя сомкнутость	0.6	0.4	0.6	0.8	0.7	0.6	0.5	0.5	0.7	0.5	0.6
A2		0.2		0.2		0.2	0.1	0.3	0.5	0.3	0.3	0.3
A3								0.3	0.1			
A1	Средняя высота	10.8	7	9.5	8.3	8.9	9.1	14.2	18.3	15.5	19.7	23
A2		9.3		3.5		4	4.3	8.6	11.3	10.8	18	17
A3								5	7			
A1	Средний бонитет	IV.7	V	V.5	IV.3	IV.5	IV.1	III.8	III.6	II.9	II.7	II.8
A2		V.3		Va		Va	V.3	V.6	IV.9	IV.6	III.5	IV.5
A3								V6.0	Va			
A1	Средний возраст	80.6	40	80	47	54.3	46.4	61.6	92.2	62.3	80.8	116
A2		62.7		26.5		40	26.7	58.2	72.3	53.9	75	104
A3								70	60			

Примечание. Римскими цифрами обозначены классы постоянства: I – < 20%, II – 21–40%, III – 41–60%, IV – 61–80%, V – 81–100%; арабскими цифрами обозначены классы обилия: 1 – < 5%, 2 – 6–25%, 3 – 26–50%, 4 – 51–75%, 5 – 76–100% (Миркин, Наумова, 1998). Индексные обозначения ярусов: A1, A2, A3 – первый, второй и третий ярусы древостоя соответственно; B1 – подрост; B2 – подросток; C – травяно-кустарничковый ярус; D – мохово-лишайниковый ярус. Для ассоциаций с числом описаний меньше трех приводятся только классы обилия.

В первом ярусе абсолютно преобладает береза (возраст 40–200 лет). Во втором (если он есть) – ель (30–90 лет), бонитет III–V. Подрост густой (до 20000 шт./га) из ели.

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

Основные фитоценологические характеристики ассоциаций данной формации приводятся в табл. 1.

### Осинники (*Populeta*)

**Группа ассоциаций: Осинники разнотравные (*Populeta varioherbosa*)**

**Ассоциация: Осинник папоротничково-черничный (*Populetum gymnocarpio-myrtillosum*)**

Осинник папоротничковый (Дегтева и др., 2001)

Так же, как и лиственничники, приурочены к ландшафтам с выраженным развитием карста, где произрастают на карстовых полях, по склонам логов, на месте старых гарей. Почвы грубогумусные мелкоподзолистые иллювиально железистые, на двучленных отложениях (супесь / легкий суглинок) или легкосуглинистой морене.

Древостой как правило двухъярусный. В первом ярусе преобладает осина с при-

месью ели, сосны, лиственницы, березы, во втором – ель. Возраст 80–130 лет, бонитет – II–III. Подрост еловый до 5000 шт./га, раз-ной жизненности.

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

Основные фитоценоотические характери-стики ассоциаций данной формации приво-дятся в табл. 1.

Выделенные в составе растительности ассоциации и группы ассоциаций хорошо различаются между собой при сравнении различными методами. Проведенная непрямая ординация растительности березовых и осиновых лесов методом NMS показывает, что группы ассоциаций более или менее хо-рошо разделяются на отдельные кластеры в первых двух осях варьирования (рис. 2, 3). При этом первая ось имеет сильную корреля-цию с факторами, определяющими богатство субстрата, вторая – имеет относительно вы-сокие коэффициенты корреляции с фактора-ми увлажненности и освещенности (табл. 2). Нагрузки на оси распределяются следующим образом. Первая ось отвечает за 17.8% варь-рования фитоценоотических характеристик сообществ, вторая – за 36.4%. Нагрузка на первую ось имеет меньшее значение, чем на вторую из-за того, что к осям был применен поворот на 90°. Уровень стресса ординации NMS (Джонгман, 1999) по группам ассоциа-ций составил 32.5, а по ассоциациям – 27.8, что указывает на ее высокое качество, поэто-му в дальнейшем будем рассматривать оси варьирования, как оси экологических рядов трофности (ось 1) и влажности (ось 2).

**Таблица 2.** Коэффициент корреляции Пирсона между значениями осей NMS и экологических факторов

**Table 2.** Pearson's correlation coefficient between the values of NMS axes and environmental factors

Экологические факторы	Оси варьирования	
	Axis 1	Axis 2
HD	-0.01	-0.61
TR	0.88	0.12
NT	0.78	0.19
RC	0.90	0.16
LC	-0.27	0.53

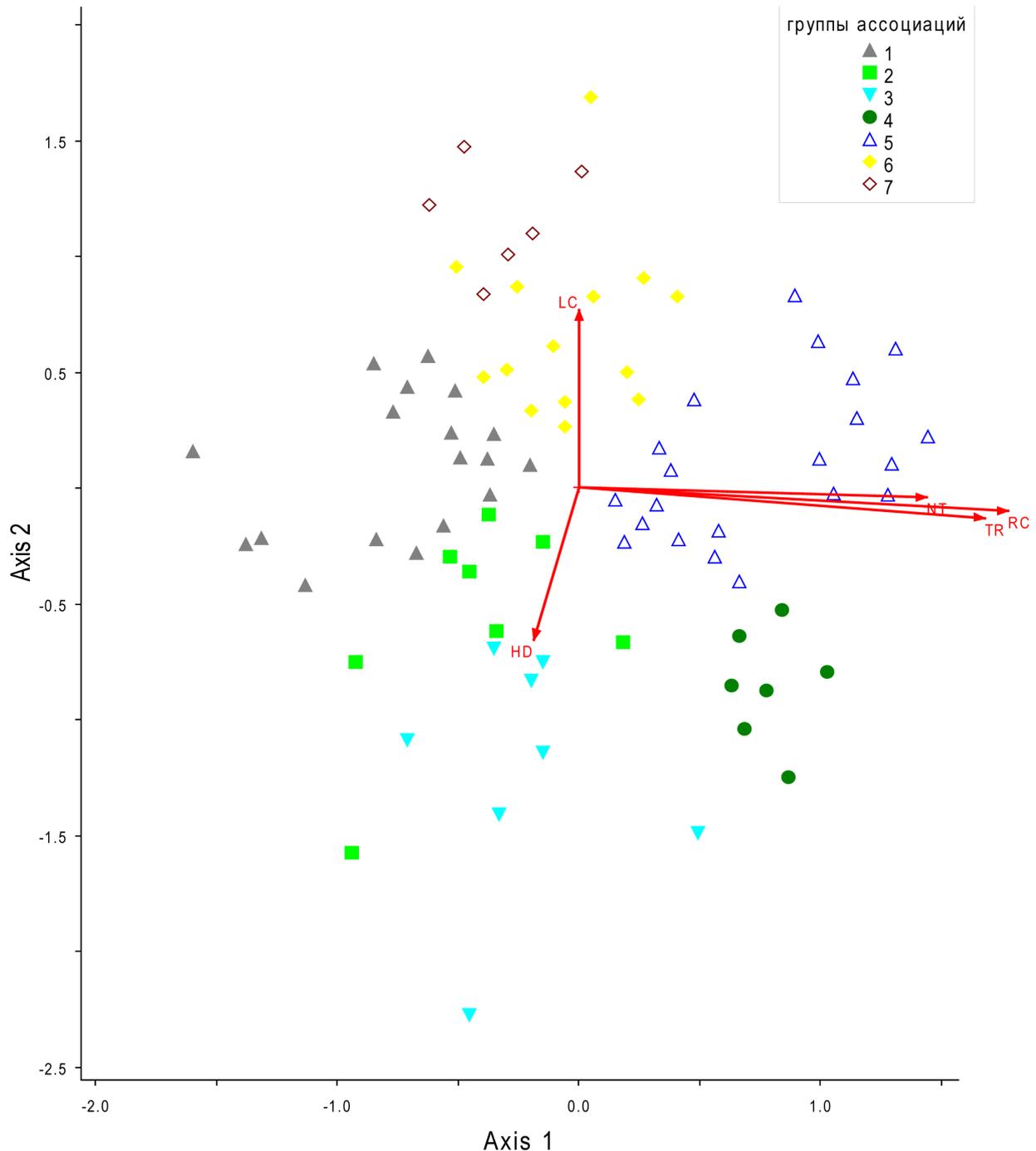
Сравнение балльных значений факторов Д.Н. Цыганова для ассоциаций по критерию Дункана показывает, что по влажности (Hd) не имеют четких различий ассоциации черничной, широколиственной и разнотравной групп (включая березняк папоротничково-разнотравный и осин-ник папоротничково-разнотравный). От других ассоциаций (сфагновой, долгомошной, влажно-травной групп) они достоверно отличаются по этому фактору на уровне  $p < 0.05$ . Рис. 3 показы-вает, что ассоциации черничной и разнотравной групп занимают верхнюю часть графика, то есть расположены на более «сухом» конце экологи-ческого ряда увлажненности (ось 2). По трем факторам – трофность (Tr), кислотность (Rc) и обеспеченность почв азотом (Nt) ассоциации де-лятся также на две большие группы – влажно-травные и широколиственные, с одной стороны, и все остальные, с другой. Различия по этим фак-торам между двумя этими группами достоверны на уровне  $p < 0.05$  (внутри указанных групп  $p > 0.05$ ). Как видно из рис. 3 ассоциации влажно-травной и широколиственной групп расположены в более евтрофной части экологического ряда (ось 1). Сравнение балльных значений ассоциаций по фактору освещенности с помощью критерия Дункана показывает, что существенные разли-чия на уровне  $p < 0.05$  имеются между ассоци-ациями широколиственной и разнотравной групп, с одной стороны, и с ассоциациями остальных групп – с другой.

Сравнение диапазонов балльных значений экологических факторов по ассоциациям пока-зывает те же результаты (рис. 4).

Сравнение состава ассоциаций по флори-стическому сходству показывает, что ассоциации широколиственной и влажнотравной групп в наи-большей степени отличаются от всех остальных (табл. 3). Так же особняком стоит ассоциация бе-резняк осоково-сфагновый, флористически силь-но отличающаяся от всех остальных (табл. 1, 3). Наибольшим флористическим сходством облада-ют ассоциации водораздельных пространств, от-носящиеся к черничной и разнотравной группам (табл. 3). Среди ассоциаций этих групп наблю-даются достаточно высокие значения коэффи-циента сходства (выше 0.65). Это связано с тем, что эти сообщества флористически достаточно близки (табл. 1). В.И. Василевич (1996), напри-мер, выделяет березняк луговиковый, черничный и папоротничково-черничный в ранге субассоци-аций. Однако, учитывая особое топологическое положение этих сообществ, мы все-таки выделя-

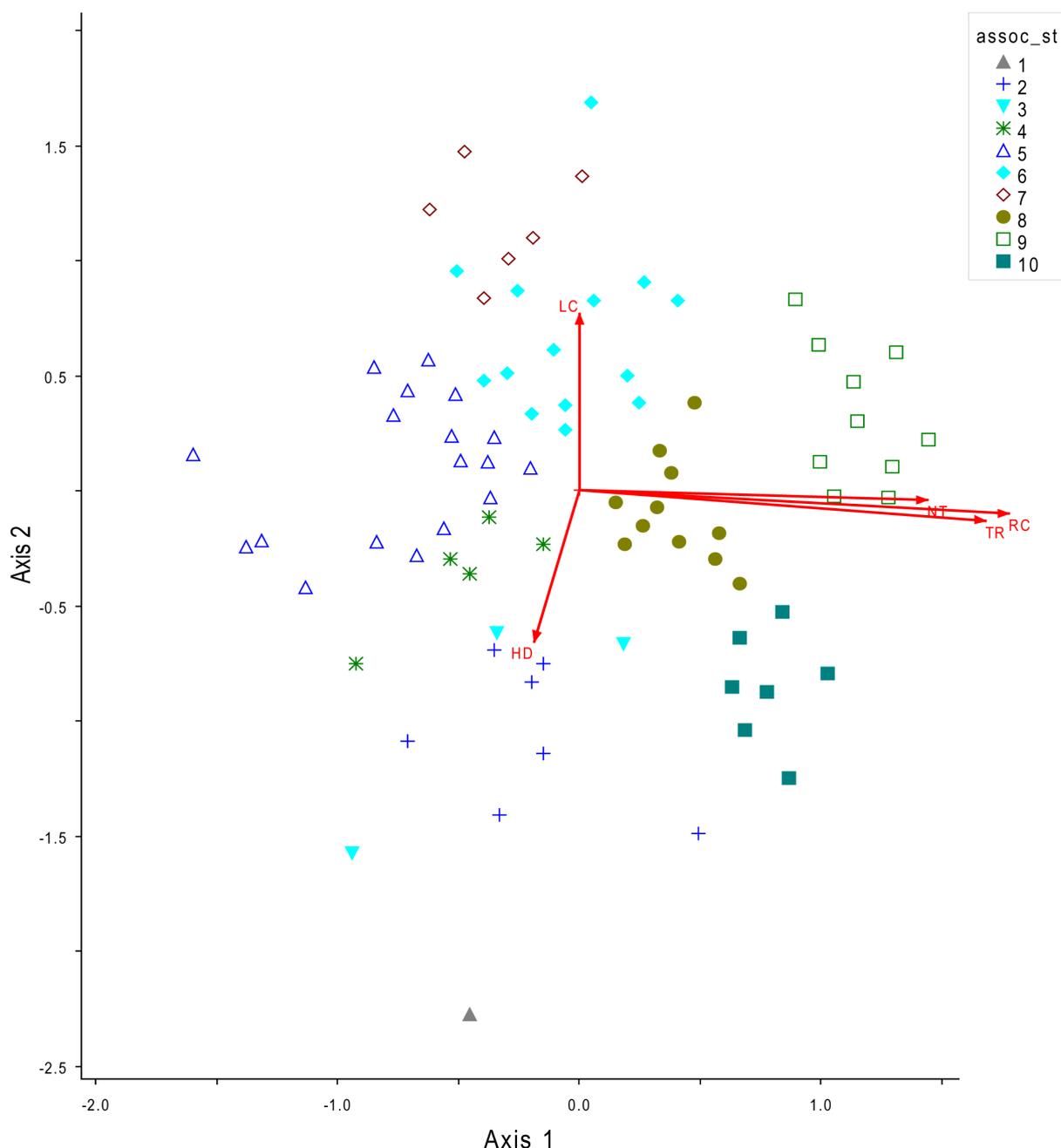
ем их в ранге ассоциаций. Кроме того, березняк папоротничково-черничный имеет «склоновое» происхождение: сообщества этой ассоциации приурочены к карстовым формам рельефа, где произрастают вместе с ельниками и сосняками папоротничково-черничными. Березняки же чер-

нично-зеленомошный и луговиково-зеленомошный произрастают в основном в плакорных условиях и являются стадиями возобновления ельника чернично-зеленомошного после вырубок (Попов, Пучнина, 2017) (березняк луговиково-зеленомошный является более ранней стадией).



**Рис. 2.** Распределение групп ассоциаций березовых и осиновых лесов в осях NMS-ординации. Оси в центре облака точек соответствуют экологическим факторам Д.Н. Цыганова: LC – освещенность, RC – кислотность, NT – насыщенность азотом, HD – увлажненность; TR – трофность. Группы ассоциаций: 1 – березняки черничные; 2 – березняки долгомошные; 3 – березняки сфагновые; 4 – березняки влажнотравные; 5 – березняки широколиственные; 6 – березняки разнотравные; 7 – осинники разнотравные.

**Fig. 2.** Distribution of association groups of birch and aspen forests along the NMS-ordination axes. Axes in centre of scatterplot represent Tsyganov's environmental factors: LC – lighting, RC – acidity, NT – nitrogen saturation, HD – moisture. Association groups: 1 – *Betuleta myrtillosa*; 2 – *Betuleta polytrichosa*; 3 – *Betuleta herboso-sphagnosa*; 4 – *Betuleta humidoherbosa*; 5 – *Betuleta nemoroherbosa*; 6 – *Betuleta varioherbosa*; 7 – *Populeta varioherbosa*.

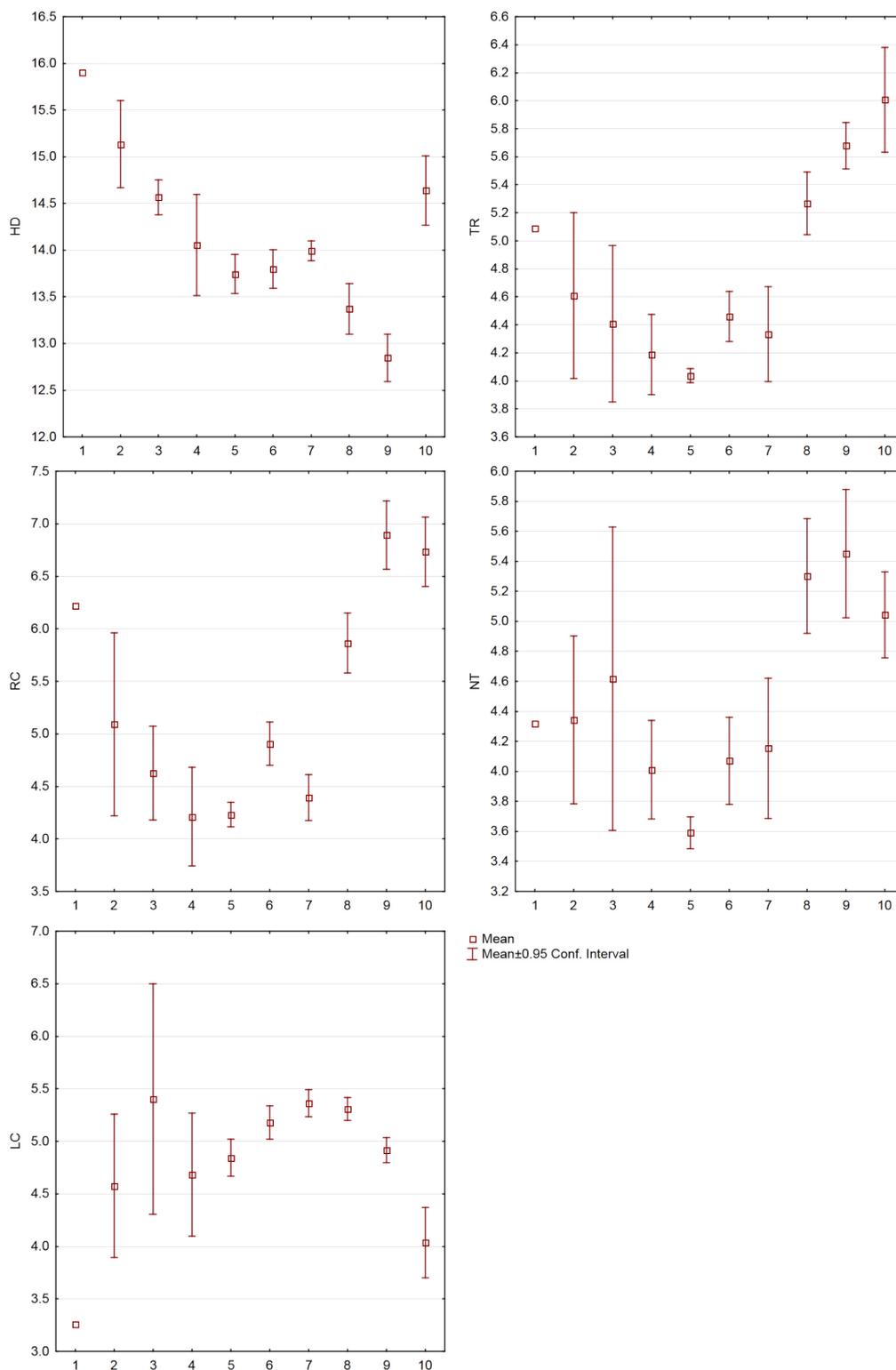


**Рис. 3.** Распределение ассоциаций березовых и осиновых лесов в осях NMS-ординации. Оси в центре облака точек соответствуют экологическим факторам Д.Н.Цыганова: LC – освещенность, RC – кислотность, NT – насыщенность азотом, HD – увлажненность; TR – трофность. Ассоциации: 1 – березняк осоково-сфагновый; 2 – березняк хвощево-сфагновый; 3 – березняк хвощево-долгомошный; 4 – березняк чернично-долгомошный; 5 – березняк луговиково-зеленомошный; 5 – березняк чернично-зеленомошный; 6 – березняк папоротничково-черничный; 7 – осинник папоротничково-черничный; 8 – березняк аконитовый; 9 – березняк бруснично-костяничный; 10 – березняк таволговый.

**Fig. 3.** Distribution of birch and aspen forest associations along the NMS-ordination axes. Axes in centre of scatterplot represent Tsyganov's environmental factors: LC – lighting, RC – acidity, NT – nitrogen saturation, HD – moisture. Associations: 1 – *Betuletum caricoso vesicariae-sphagnosum*; 2 – *Betuletum equisetoso sylvaticae-sphagnosum*; 3 – *Betuletum equisetoso sylvaticae-polytrichosum*; 4 – *Betuletum myrtilloso-polytrichosum*; 5 – *Betuletum avenello flexuosae-hylocomiosum*; 5 – *Betuletum myrtilloso-hylocomiosum*; 6 – *Betuletum gymnocarpio-myrtillosum*; 7 – *Populetum gymnocarpio-myrtillosum*; 8 – *Betuletum aconitosum*; 9 – *Betuletum rubo saxatilis-vaccinosum*; 10 – *Betuletum filipendulosum*.

Отметим, что весьма сходным распределением в экологическом пространстве, а также уровнем флористического сходства, характеризуются и ассоциации еловых лесов Пинежского заповед-

ника (Попов, 2016). Это лишний раз указывает на то, что лесообразующая порода почти не влияет на флористический состав нижних ярусов в сходных местообитаниях (Сабуров, 1972).



**Рис. 4.** Средние значения и диапазоны экологических факторов Д.Н. Цыганова для ассоциаций березняков и осинников. По вертикальной оси: Tr – шкала трофности; Nt – шкала богатства почв азотом; Hd – шкала увлажнения почв; Rc – шкала кислотности почв; Lc – шкала освещенности-затенения. По горизонтальной оси: 1 – березняк осоково-сфагновый; 2 – березняк хвощево-сфагновый; 3 – березняк хвощево-долгомошный; 4 – березняк чернично-долгомошный; 5 – березняк луговиково-зеленомошный; 5 – березняк чернично-зеленомошный; 6 – березняк папоротничково-черничный; 7 – осинник папоротничково-черничный; 8 – березняк аконитовый; 9 – березняк бруснично-костяничный; 10 – березняк таволговый.

**Fig. 4.** Mean values and ranges of environmental factors according to D.N. Tsyganov in relation to birch and aspen forest associations. Vertical axis: Tr – trophic scale; Nt – nitrogen saturation scale; Hd – soil moisture scale; Rc – soil acidity scale; Lc – lighting scale, shading. Horizontal axis: 1 – *Betuletum caricoso vesicariae-sphagnosum*; 2 – *Betuletum equisetoso sylvaticae-sphagnosum*; 3 – *Betuletum equiseti sylvaticae-polytrichosum*; 4 – *Betuletum myrtilloso-polytrichosum*; 5 – *Betuletum avenello flexuosae-hylocomiosum*; 5 – *Betuletum myrtilloso-hylocomiosum*; 6 – *Betuletum gymnocarpio-myrtillosum*; 7 – *Populetum gymnocarpio-myrtillosum*; 8 – *Betuletum aconitosum*; 9 – *Betuletum rubo saxatilis-vacciniosum*; 10 – *Betuletum filipendulosum*.

**Таблица 3.** Коэффициент флористического сходства Сьеренсена между ассоциациями березняков и осинников**Table 3.** Sorensen coefficient of floristic similarity between birch and aspen forest associations

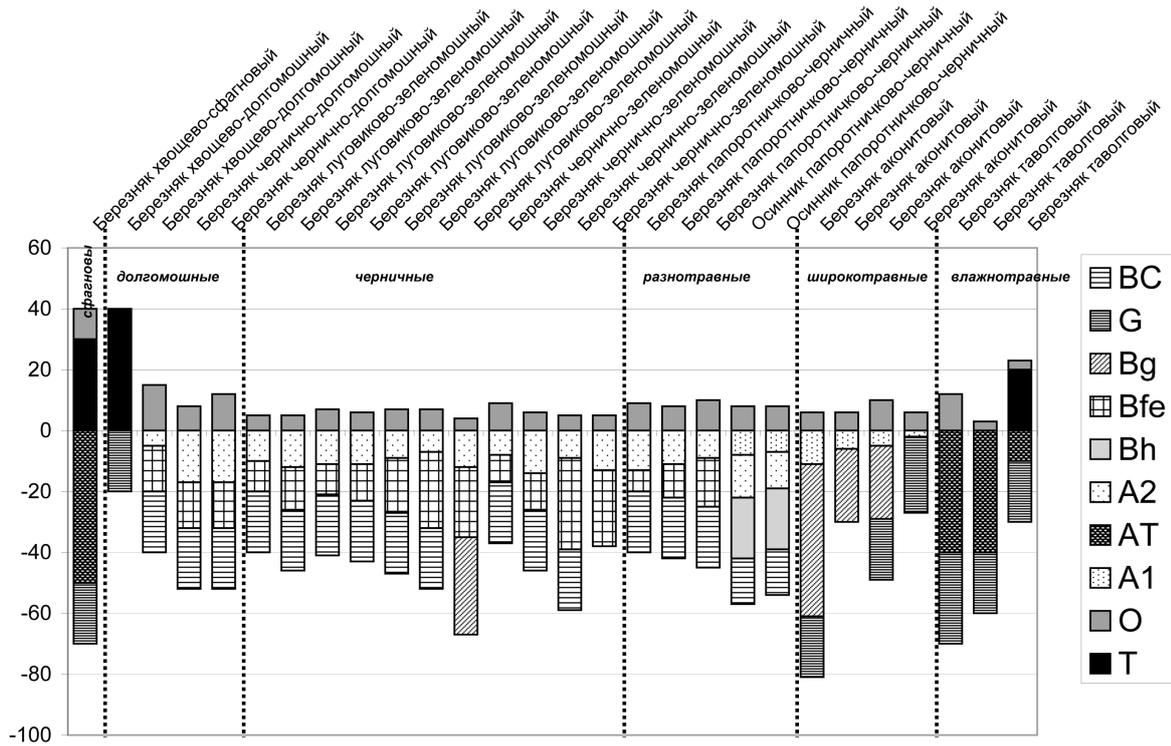
Ассоциация	Березняк осоково-сфагновый	Березняк хвощево-сфагновый	Березняк хвощево-долгомошный	Березняк чернично-долгомошный	Березняк луговиково-зеленомошный	Березняк чернично-зеленомошный	Березняк папоротничково-черничный	Осинник папоротничково-черничный	Березняк аконитовый	Березняк бруснично-костяничный	Березняк таволговый
Березняк осоково-сфагновый	1.00										
Березняк хвощево-сфагновый	0.32	1.00									
Березняк хвощево-долгомошный	0.22	0.53	1.00								
Березняк чернично-долгомошный	0.29	0.58	0.57	1.00							
Березняк луговиково-зеленомошный	0.22	0.43	0.47	0.66	1.00						
Березняк чернично-зеленомошный	0.24	0.47	0.59	0.69	0.65	1.00					
Березняк папоротничково-черничный	0.17	0.37	0.42	0.55	0.46	0.65	1.00				
Осинник папоротничково-черничный	0.15	0.43	0.55	0.66	0.61	0.72	0.70	1.00			
Березняк аконитовый	0.11	0.38	0.44	0.46	0.37	0.54	0.58	0.60	1.00		
Березняк бруснично-костяничный	0.07	0.23	0.28	0.32	0.25	0.43	0.63	0.46	0.60	1.00	
Березняк таволговый	0.16	0.44	0.44	0.32	0.24	0.37	0.38	0.44	0.58	0.40	1.00

По строению почвенного профиля видны четкие различия между ассоциациями наиболее увлажненных местообитаний (сфагновой и влажнотравной групп) и ассоциациями более или менее дренированных местообитаний – черничной, разнотравной и широколиственной групп). В почвенном профиле первых всегда имеется слой торфа, постепенно переходящий ниже в перегнойный горизонт (АТ) (рис. 5). В ассоциациях долгомошной группы почвенный профиль также может иметь торфяной и перегнойный горизонты, если долгомошник сформировался на месте березняка хвощево-сфагнового. На заболачивающихся суходолах долгомошные березняки наследуют подзолистый профиль. Профиль типичной подзолистой почвы характерен для ассоциаций черничной и разнотравной групп березовых лесов. В осинниках разнотравных в составе горизонтов почвы появляется гумусовый горизонт (А1), что является признаком дерново-подзолистой почвы. В ассоциациях широколиственной группы минеральная часть профиля начинается с гумусового горизонта (рис. 5). Подзолистый горизонт при этом отсутствует или выражен в виде отдельных маломощных линз. Поэтому можно говорить, что по строению почвенного профиля осинник папоротничково-черничный занимает промежуточное положение между березняком папоротничково-черничным и ассоциациями широколиственной группы.

Сравнение флористического состава ассоциаций березовых и осиновых лесов по индексу

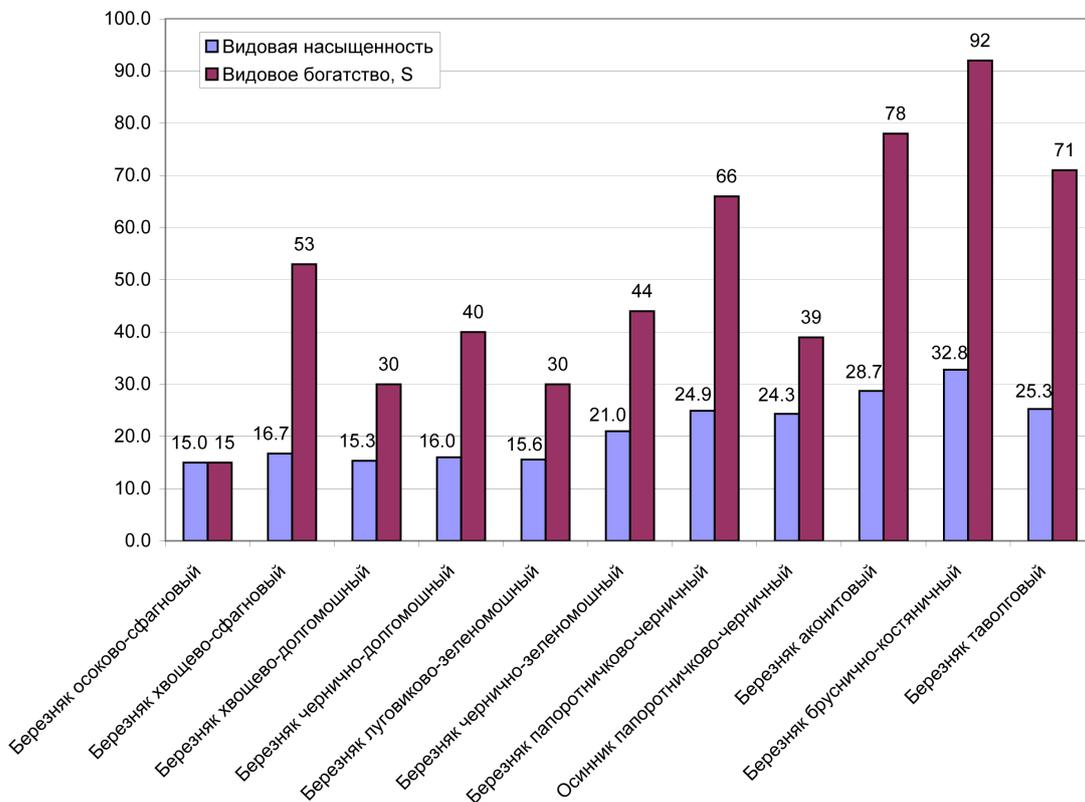
Уиттекера показывает, что наибольшей гетерогенностью характеризуются ассоциации, произрастающие в пойме или ложбинах стока, то есть испытывающие на себе периодическое воздействие проточных вод. Это березняк хвощево-сфагновый, березняк таволговый и березняк бруснично-костяничный (табл. 4). Также к этой группе относятся березняк папоротничково-черничный и березняк аконитовый. В первом случае – это постоянно идущий элювиальный процесс на склонах и по бровкам склонов логов, во втором – аккумуляция делювия на дне карстовых воронок. Такая же закономерность отмечается и для ассоциаций еловых лесов (Попов, 2016).

Видовое богатство и видовая насыщенность увеличиваются от более бедных ассоциаций сфагновой группы к более богатым – широколиственным и влажнотравным (рис. 6). Некоторое исключение здесь составляет осинник папоротничково-черничный, который характеризуется гораздо более низким видовым богатством, чем березняк папоротничково-черничный, несмотря на то, что обе ассоциации произрастают примерно в сходных местообитаниях – по бровкам склонов и склонам логов. Возможно, это связано с пирогенным происхождением осинников на территории заповедника (Попов, Пучнина, 2017), хотя однозначно утверждать здесь что-либо довольно сложно. Возможно, это связано с меньшим количеством описаний для осинника папоротничково-черничного (табл. 1).



**Рис. 5.** Варианты морфологического строения почвенных профилей в различных группах ассоциаций березовых и осиновых лесов. О – лесная подстилка; Т – торф; А1 – гумусовый горизонт; АТ – перегнойный горизонт; А2 – подзолистый горизонт; Bh – иллювиально-гумусовый горизонт; Bfe – иллювиально-железистый горизонт; Bg – огленный иллювиальный горизонт; G – глеевый горизонт; BC – материнская порода.

**Fig. 5.** Variants of the morphological structure of soil profiles in different association groups of birch and aspen forests. O – forest litter; T – peat; A1 – humus horizon; AT – mucky peat; A2 – podzolic horizon; Bh – humus pan horizon; Bfe – moray pan horizon; Bg – glei illuvial horizon; BC – soil forming rock; G – gley horizon.



**Рис. 6.** Видовая насыщенность и видовое богатство ассоциаций березняков и осинников.

**Fig. 6.** Species saturation and species richness of birch and aspen forest associations.

**Таблица 4.** Индекс Уиттекера по ассоциациям березовых и осиновых лесов**Table 4.** Whittaker index of birch and aspen forest associations

Ассоциация	Индекс Уиттекера
Березняк хвощево-сфагновый	2.46
Березняк таволговый	2.01
Березняк папоротничково-черничный	1.99
Березняк бруснично-костяничный	1.95
Березняк аконитовый	1.84
Березняк чернично-долгомошный	1.62
Березняк чернично-зеленомошный	1.46
Березняк хвощево-долгомошный	1.03
Березняк луговиково-зеленомошный	0.87
Осинник папоротничково-черничный	0.94
Березняк осоково-сфагновый*	0.00

\*Примечание. Значение индекса Уиттекера равно нулю для березняка осоково-сфагнового связано с тем, что эта ассоциация представлена одним описанием

### Заключение

В составе березовых и осиновых лесов Пинежского заповедника выявлено одиннадцать ассоциаций, относящихся к шести группам ассоциаций. Они охватывают практически весь экологический ряд по увлажнению (от сфагновых и влажнотравных до черничных) и трофности (от сфагновых до влажнотравных). По балльным оценкам экологических факторов, характеризующих условия почвенного богатства (трофность, насыщенность азотом, кислотность) березняк таволговый, бруснично-костяничный и аконитовый достоверно отличаются от ассоциаций сфагновой, долгомошной, черничной и разнотравной групп, являясь, по сравнению с последними, более «богатыми». Ассоциации сфагновой и влажнотравной групп по значениям фактора увлажненности являются наиболее гидрофильными. К наименее гидрофильным (более дренированным) относятся ассоциации широколиственной группы – березняк бруснично-костяничный и березняк аконитовый.

Наибольшим флористическим разнообразием характеризуются ассоциации на евтрофном конце экологического ряда. Это березняк таволговый, березняк аконитовый и бруснично-костяничный. Наибольшим флористическим сходством характеризуются ассоциации черничной и разнотравной групп, с одной стороны и ассоциации влажнотравной и широколиственной групп с другой.

Вообще, ассоциации березовых и осиновых лесов несколько более бедны видами, чем ассоциации еловых лесов, но богаче, чем ассоциации сосновых лесов. Так, в ассоциациях березовых и осиновых лесов заповедника видовое богатство изменяется от 15 до 92 видов, в еловых – от 33 до 117 (192 описания) (Попов, 2016), в сосновых – от 23 до 48 (83 описания) (Попов, 2017б).

### Литература

- Абатуров Ю.Д., Зворыкина К.В., Ильющенко А.Ф. 1982. Типы березовых лесов центральной части южной тайги. М.: Наука. 155 с.
- Бузунова И.О. 1974. Березняки Соткинского ландшафта Средней Пинеги // Вестник ЛГУ. Серия геологическая и географическая. Вып. 1. С. 108–113.
- Василевич В.И. 1996. Незаболоченные березовые леса северо-запада Европейской России // Ботанический журнал. Т. 81(11). С.1–13.
- Василевич В.И. 1997. Заболоченные березовые леса северо-запада Европейской России // Ботанический журнал. Т. 82(11). С. 19–29
- Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. Л.: Наука, 1989. 64 с.
- Дегтева С.В., Железнова Г.В., Пыстина Т.Н., Шубина Т.П. 2001. Ценолитическая и флористическая структура лиственных лесов европейского Севера. СПб.: Наука. 269 с.
- Джонгман Р.Г.Г., Тер Браак С.Дж.Ф., Ван Тонгерен О.Ф.Р. 1999. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М.: РАСХН. 306 с.
- Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Комаров А.С., Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Островский М.А., Зубкова Е.В., Глухова, Е.М., Паленова М.М., Губанов В.С., Грабарник П.Я. 1995. Информационно-аналитическая система для оценки сукцессионного состояния лесных сообществ. Пушино. 51 с.
- Игнатов М.С., Игнатова Е.А. 2004. Флора мхов средней части Европейской России. Т. 1, 2. М.: КМК. 944 с.
- Ипатов В.С. 1960. Березняки восточных районов Ленинградской области // Ученые записки Ленинградского государственного университета. Геоботаника. № 29. С. 156–170.
- Классификация и диагностика почв СССР. М.: Колос, 1977. 222 с.
- Лебедева Н.В., Криволицкий Д.А., Пузаченко Ю.Г., Дьяконов К.Н., Алещенко Г.М., Смуров А.В., Максимов В.В., Тикунов В.С., Огуреева Г.Н., Котова Т.Н. 2002. География и мониторинг биоразнообразия. М.: Изд-во Научного и учебно-методического центра. 432 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 1998. Наука о растительности (история и современное состояние концепций). Уфа: Гилем. 413 с.
- Попов С.Ю. 2016. Растительность еловых лесов Пинежского заповедника // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 1(2). С. 38–58.
- Попов С.Ю. 2017а. Геоботаническая карта Пинежского заповедника // Геоботаническое картографирование. (в печати)

- Попов С.Ю. 2017б. Структура и особенности пространственного распространения сосновых лесов Пинежского заповедника // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 2(1). С. 40–56.
- Попов С.Ю., Пучнина Л.В. 2017. Карта нарушений растительного покрова Пинежского заповедника с конца XVIII по начало XXI века // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. Т. 14(1). С. 147–156.
- Пучнина Л.В. 2000. Растительность // Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника. Архангельск. С. 78–90.
- Пучнина Л.В. 2008. Сосудистые растения // Компоненты экосистем и биоразнообразии карстовых территорий Европейского Севера России (на примере заповедника «Пинежский»). Архангельск. С. 198–228.
- Сабуров Д.Н. 1972. Леса Пинеги. Л.: Наука. 173 с.
- Халафян А.А. 2010. Математическая статистика с элементами теории вероятностей. М.: Бинوم. 491 с.
- Цыганов Д.Н. 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука. 198 с.
- Чупров Н.П. 1986. Березовые леса. М.: Агропромиздат. 103 с.
- Шмидт В.М. 1984. Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та. 288 с.
- McCune B., Mefford M.J. 2006. PC-ORD. Multivariate analysis of Ecological Data, Version 5. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon. 300 p.
- Jongman R.H.G., C.J.F. ter Braak, O.F.R. van Tongeren. 1999. *Data analysis in community and landscape ecology*. Moscow. 306 p. [In Russian]
- Khalafyan A.A. 2010. *Mathematical Statistics with elements of the theory of probability*. Moscow: Binom. 491 p. [In Russian]
- Lebedeva N.V., Krivolutski D.A., Puzachenko Yu.G., Diakonov K.N., Aleshchenko G.M., Smurov A.V., Maksimov V.V., Tikunov V.S., Ogureeva G.N., Kotova T.N. 2002. *Geography and monitoring of biodiversity*. Moscow. 432 p. [In Russian]
- McCune B., Mefford M.J. 2006. *PC-ORD. Multivariate analysis of Ecological Data, Version 5*. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon. 300 p.
- Mirkin B.M., Naumova L.G. 1998. *Vegetation Science (history and current status of concepts)*. Ufa. 413 p. [In Russian]
- Popov S.Yu. 2016a. The vegetation of spruce forests in the Pinega State Reserve. *Nature Conservation Research* 1(2): 38–58. [In Russian]
- Popov S.Yu. 2017b. Structure and features of spatial distribution of pine forests in the Pinega State Nature Reserve. *Nature Conservation Research* 2(1): 40–56. [In Russian]
- Popov S.Yu. 2017. Geobotanical map of Pinega Reserve. In: *Geobotanical mapping* (in print) [In Russian]
- Popov S.Yu., Puchnina L.V. The vegetation disturbance map of the Pinega State Reserve since the end of XVIII to the beginning of XXI centuries. *Modern problems of remote sensing of the Earth from space* 14(1): 147–156. [In Russian]
- Puchnina L.V. 2000. The Vegetation. In: *Structure and dynamics of nature components of the Pinega State Reserve*. Arkhangelsk. P. 78–90. [In Russian]
- Puchnina L.V. 2008. Vascular plants. In: *Ecosystem components and biodiversity of karst area of the Russian European North*. Arkhangelsk. P. 198–228. [In Russian]
- Saburov D.N. 1972. *Forests of the Pinega Region*. Leningrad. 173 p. [In Russian]
- Shmidt V.M. 1984. *Mathematical methods in botany*. Leningrad. 288 p. [In Russian]
- Tsyganov D.N. 1983. *Phytoindication of ecological regimes in subzone of coniferous and deciduous forests*. Moscow. 198 p. [In Russian]
- Vasilevich V.I. 1996. Upland birch forests in the North-West of European Russia. *Botanichesky Zhurnal* 81(11): 1–13. [In Russian]
- Vasilevich V.I. 1997. Lowland birch forests in the North-West of European Russia. *Botanichesky Zhurnal* 82(11): 19–29. [In Russian]
- Zaugolnova L.B., Khanin L.G., Komarov A.S., Smirnova O.V., Popadyuk R.V., Ostrovsky M.A., Zubkov E.V., Glukhov E.M., M Palenova M.M., Gubanov V.S., Grabarnik P.Y. 1995. *The information-analytical system for assessing the state of successional forest communities*. Pushchino. 51 p. [In Russian]

## References

- Abaturov Yu.D., Zvorykina K.V., Iljushenko A.F. 1982. *Birch forests type in central part of South Taiga subzone*. Moscow: Nauka. 155 p. [In Russian]
- Buzunova I.O. 1974. Birch forests in Sotkinskii landscape of the Middle Pinega Region. *Leningrad State University Gazette* 1: 108–113. [In Russian]
- Classification and diagnostic of soils of the USSR. Moscow, 1977. 222 p. [In Russian]
- Chuprov N.P. 1986. *Birch forests*. Moscow: Agropromizdat. 103 p. [In Russian]
- Degteva S.V., Zheleznova G.V., Pystina T.N., Shubin T.P. 2001. *Phytocoenotic and floristic structure of deciduous forests of the European North*. St. Petersburg. 269 p. [In Russian]
- Geobotanical subdivision of nonchernozem zone of the European part of the RSFSR. Leningrad: Nauka, 1989. 64 p. [In Russian]
- Ignatov M.S., Ignatova E.A. 2004. *Flora of mosses of the Middle part of European Russia*. Vol. 1, 2. Moscow. 944 p. [In Russian]
- Ipatov V.S. 1960. Birch forest of eastern regions of the Leningrad Province. *Scientific notes of the Leningrad State University. Geobotany* 29: 156–170. [In Russian]

## VEGETATION OF BIRCH AND ASPEN FORESTS IN THE PINEGA STATE RESERVE

Sergey Yu. Popov

*Lomonosov Moscow State University, Russia*  
*e-mail: s\_yu\_popov@rambler.ru*

The Pinega State Nature Reserve (Russia) is located in the Arkhangelsk region in the northern taiga subzone. Together with spruce forests and mires, birch forests represent one of the most wide-spread plant communities of its territory. Birch forests cover 24.6% of the Reserve's area. Aspen forests are rare plant communities in the Pinega Reserve. These forests cover only 0.9% of the whole Reserve's area. The birch and aspen forests vegetation has been classified based on 82 relevés. Eleven associations could be distinguished, which represent six groups of associations. Detailed characteristics of these syntaxa are provided including their biodiversity analysis. The analysis allowed establishing that the revealed syntaxa differ in relation to habitat environmental conditions: e.g., soil moisture, trophicity, nitrogen saturation and soil acidity. *Sphagnum* and blueberry birch forests proved to be the poorest in nitrogen, in contrast to the richest humidoherbaceous and broad-grassed groups of birch forest associations. Broad-grassed birch forests in the Pinega Reserve inhabit the most drained locations, while humidoherbaceous and *Sphagnum* forests occur in lesser drained locations.

**Key words:** aspen forests, associations, association groups, birch forests, non-metric scaling, species diversity, species richness