

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ ПИНЕЖСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

С. Ю. Попов

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

e-mail: s_yu_popov@rambler.ru

Поступила в редакцию 11.05.2016

Государственный природный заповедник «Пинежский» располагается в Архангельской области, в северо-таежной подзоне. Еловые леса являются преобладающей растительной формацией заповедника. На основе 192 описаний растительности составлена эколого-фитоценотическая классификация еловых лесов заповедника, включившая в себя 12 ассоциаций, относящихся к 7 группам ассоциаций. В статье приводится их подробная характеристика и анализ биоразнообразия. Проведенный анализ позволил установить, что выделенные синтаксоны хорошо различаются не только по фитоценотическим признакам, но и по условиям местообитания, таким как влажность, трофность, богатство почв азотом, кислотность. Наиболее бедными оказались местообитания сфагновых и черничных ельников, наиболее богатыми – разнотравных, влажно-травных и широколиственных. Установлено, что на территории заповедника встречается довольно редкая для северной тайги ассоциация – ельник бруснично-костяничный (группа ассоциаций Ельники широколиственные). Кроме территории заповедника, указания других авторов на нее в литературе отсутствуют.

Ключевые слова: ассоциация, видовая насыщенность, видовое богатство, группы ассоциаций, еловые леса, неметрическое шкалирование.

Введение

Государственный природный заповедник «Пинежский» расположен в Пинежском районе Архангельской области в северо-таежной подзоне таежной зоны. Территория заповедника занимает юго-восточную часть Беломоро-Кулойского плато, которое сложено палеозойскими карстующимися породами, поэтому она является крайне неоднородной в ландшафтном отношении: здесь сочетаются сильно закарстованные участки (с карстовыми логами и карстовыми полями) с болотами и лесами моренно-ледникового ландшафта. На закарстованных участках на поверхность выходят гипсы и доломиты (Сабуров, 1972; Шаврина, Малков, 2000).

Растительность заповедника ранее изучалась разными авторами (Сабуров, 1972; Пучнина, 2000; Попов, Яковлева, 2008). Также Д.Н. Сабуровым (1988) была составлена геоботаническая карта. За прошедшее с этого момента время территория заповедника сильно расширилась, и автором настоящей статьи составлена карта современного растительного покрова (Попов, 2015) и классификация растительности заповедника. Целью данной статьи является характеристика растительности еловых лесов. По данным геоботанического картографирования, еловые леса в Пинежском заповеднике занимают 266.06 км², что составляет 51.4% от общей площади заповедника (518.07 км²) (рис. 1).

Материал и методы

Геоботанические описания травяно-кустарничкового и мохового ярусов выполнялись на пробных площадях размером 10×10 м. Такой размер площади является минимальным для выявления флористического разнообразия в лесных сообществах (Корчагин, 1964). Производилась глазомерная оценка проективного покрытия (в % от общей площади) для каждого вида травяно-кустарничкового и мохового ярусов. Для древостоя оценивались таксационные показатели. Запас оценивался по таблицам хода роста древесных насаждений Архангельской области, бонитет – по бонитировочным таблицам В.И. Левина (Неволин, 1971) после измерения суммы площадей сечений деревьев на круговой площади радиусом примерно 100 м полнотомером Биттерлиха. Формула древостоя составлялась по запасу. Возраст и высота древостоя определялись по 1 модельному (среднему) дереву на площадку инструментально (с помощью высотомера и возрастного бура). Учет таксационных характеристик кустарничкового яруса и подроста проводился на визуальной прямоугольной площади размером 10 м². В большинстве описаний автором данной работы делался почвенный разрез на глубину до 1 м. Определялись морфологические характеристики почвенных горизонтов – мощность, цвет, механический состав.

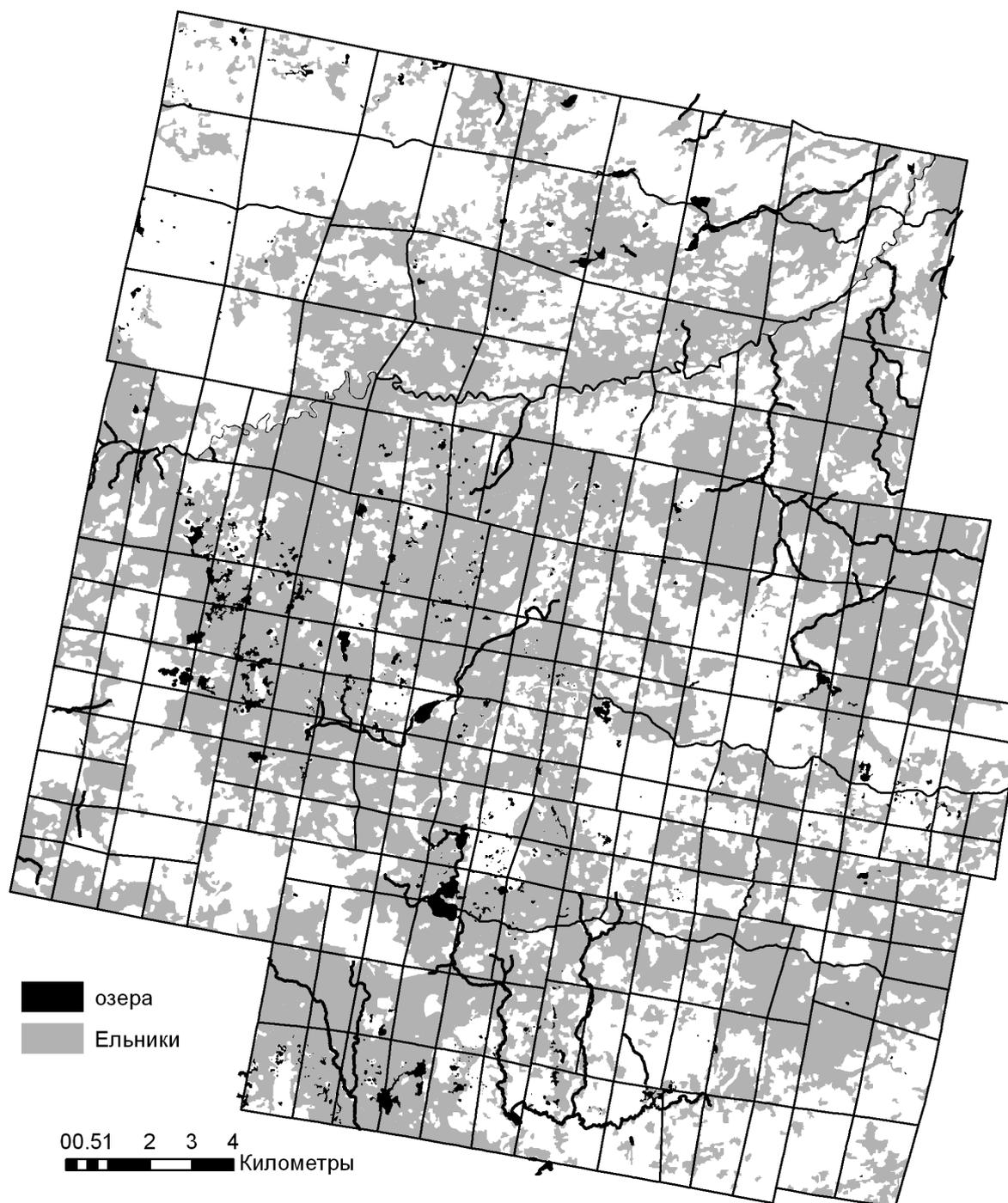


Рис. 1. Распространение еловых лесов в заповеднике.

Fig. 1. Distribution map of spruce forests in the Pinega State Reserve.

Всего в еловых лесах сделано 192 описания. Мхи определены автором настоящей работы при консультации д.б.н. В.Э. Федосова, д.б.н. М.С. Игнатова. Определение почв производилось по: Классификация..., 1977, типов гумуса по: Чертов, 1974. Для хранения и анализа геоботанических описаний использовалась база данных FORDIV (Попов и др., 2014). Названия сосудистых растений приводятся по: Пучнина, 2008; мхов – по: Игнатов, Игнатова, 2004.

По данным полевых описаний составлена классификация растительности заповедника.

Классификация составлена на основе принципов, предложенных Д.Н. Сабуровым (1972) с применением современных методов многомерной статистики и ординации (Смирнов, Ханина, 2004). Проверка достоверности выделенных групп ассоциаций и ассоциаций проводилась с помощью дискриминантного анализа. Ординация сообществ проводилась методом неметрического шкалирования (NMS) в пакете PC-ORD 4.0 (McCune, Mefford, 2006). Характеристика выделенных групп дополнялась определением константности видов, анализом распределения сообществ в эко-

логическом пространстве факторов с использованием шкал Д.Н. Цыганова (1983). 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) по формуле:

$$b_w = \left(\frac{S}{a} \right) - 1,$$

где S – видовое богатство ассоциации, a – видовая насыщенность ассоциации.

Индекс Уиттекера характеризует степень разнообразия сравниваемых синтаксонов с точки зрения их видового состава.

Для определения флористического сходства ассоциаций использовался коэффициент Сьерсенена (Шмидт, 1984).

Результаты и обсуждение

Группа ассоциаций: Ельники сфагновые

Распространена в ледниковых ландшафтах в нижних и средних частях склонов водоразделов. Почвы торфянисто-глеевые с торфянистым типом гумуса, на двучленных моренных отложениях (песок/легкий суглинок) или легкосуглинистой морене.

Древостой одно- или двухъярусный, средняя формула 8Е2Б, возраст насаждений 60–150 лет, бонитет – V–Vб. Подрост еловый, до 5000 шт./га.

Ассоциация: Ельник мелкоосоково-сфагновый (Piceetum caricis globularis-sphagnosum)

Ельник сфагновый (Сабуров, 1972); Ельник осоково-сфагновый, Ельник морошково-осоково-сфагновый (Пучнина, 2000); Ельник голубично-сфагновый (Рысин, Савельева, 2002); Ledo-Piceetum (Василевич, Бибикина, 2004а); Ельник мелкоосоково-сфагновый (Попов, Яковлева, 2008); Ledo-Piceetum (Кучеров и др., 2010).

Эта ассоциация характеризуется постоянным присутствием в травяно-кустарничковом ярусе таких видов как *Carex globularis*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium myrtillus*, *Rubus chamaemorus*, из которых *Carex globularis* всегда с высоким обилием (не менее 60–70%). В моховом ярусе сплошной ковер образуют гигрофильные *Sphagnum fallax*, *S. angustifolium*. На редких кочках и приствольных повышениях встречаются *Sphagnum rusowii*, *S. capillifolium*, *S. magellanicum*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum juniperinum*. Видовая насыщенность 18.2, видовое богатство – 34 вида.

От описанного для средней тайги ельника багульникового (Кучеров и др., 2010) отличается

незначительной ценотической ролью в покрове таких болотных видов как *Eriophorum vaginatum*, *Ledum palustre* и *Sphagnum magellanicum*, меньшим видовым разнообразием и связанной с этим монотонностью покрова.

Группа ассоциаций: Ельники травяно-сфагновые

В лощинах стока (с проточным увлажнением) с болот или к карстовым логам. Почвы торфянисто-глеевые или торфянисто-перегнойные с торфянисто-перегнойным типом гумуса, на двучленных моренных отложениях (песок/легкий суглинок) или легкосуглинистой морене.

Древостой одно- или двухъярусный, средняя формула 8Е2Б, возраст насаждений 80–260 лет, бонитет – IV–Vб. Подрост еловый, до 1000 шт./га.

Ассоциация: Ельник хвощево-сфагновый (Piceetum equiseti-sphagnosum)

Ельник хвощевый (Сабуров, 1972); Ельник хвощево-осоково-сфагновый, Ельник морошково-хвощево-сфагновый (Пучнина, 2000); Ельник хвощево-сфагновый (Рысин, Савельева, 2002); Ельник хвощево-сфагновый (Попов, Яковлева, 2008); Ельник хвощево-сфагновый (Кутенков, Кузнецов, 2013).

Эта ассоциация характеризуется постоянным присутствием видов с высоким обилием: *Equisetum sylvaticum*, *Rubus chamaemorus*, *Sphagnum fallax*, по ковру из которых с низким обилием разбросаны *Vaccinium uliginosum*, *Carex globularis*, *Pyrola minor*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Empetrum nigrum*, *Sphagnum rusowii*, *S. girgensohnii*, *S. warnstorffii*. На кочках здесь встречаются виды бореального мелкотравья (*Geranium sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Trientalis europaea* и др.), а в небольших мочажинках – болотные и лесоболотные виды (*Equisetum palustre*, *Carex lasiocarpa*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata* и др.). Кочки и приствольные повышения занимают такие виды мохового покрова, как *Sphagnum fimbriatum*, *Polytrichum commune*, *Aulacomnium palustre*, *Hylacomium splendens*, а мочажинки – *Sphagnum riparium*, *Rhizomnium punctatum*, *Plagiomnium ellipticum*, *Sphagnum squarrosum*. Словом, в ельниках хвощево-сфагновых сочетаются виды самой различной экологии как по отношению к трофности, так и по отношению к влажности местобитания. Заметим, что эта же черта характерна и для ельников хвощево-сфагновых из средней тайги Карелии (ельник хвощево-сфагновый (Кутенков, Кузнецов, 2013)), отличие которых от пинежской ассоциации заключается в том, что постоянным видом, имеющим наибольшее фи-

тоценотическое значение, выступает не *Sphagnum fallax*, а *S. girgensohnii*.

Насыщенность видами – 17.9, видовое богатство – 59 видов.

Группа ассоциаций: *Ельники долгомошные*

В ледниковых ландшафтах по окрайкам болот, подошвам склонов и средним частям склонов водоразделов, в ложинообразных понижениях без линейных водотоков. Почвы неглубоко-подзолистые влажные грубогумусные или торфянисто-подзолистые с торфянисто-перегнойным типом гумуса, на двучленных моренных отложениях (песок/легкий суглинок) или легкосуглинистой морене.

Древостой одно- или двухъярусный, средняя формула 8Е2Б, возраст насаждений 65–250 лет, бонитет – V–Va. Подрост еловый, до 12000 шт./га.

Ассоциация: *Ельник мелкоосоково-долгомошный (Piceetum carici globularis-polytrichosum)*

Ельник багульниковый (Сабуров, 1972); Ельник осоково-долгомошный (Пучнина, 2000); Ельник осоково-чернично-долгомошный (Рысин, Савельева, 2002); Ельник мелкоосоково-долгомошный (Попов, Яковлева, 2008).

В мезоолиготрофных условиях с очень слабой или явно не выраженной проточностью, как на основной поверхности водоразделов, так и по окраинам болот. Постоянными видами с высоким обилием в данной ассоциации являются *Carex globularis*, *Vaccinium myrtillus*, *Polytrichum commune*. К видам с высокой встречаемостью, но меньшей ценотической значимостью можно отнести *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Equisetum sylvaticum*, *Empetrum nigrum*, *Rubus chamaemorus*, *Sphagnum girgensohnii*, *S. russowii*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*. В литературных источниках нам удалось найти упоминание данной ассоциации для северотаежной подзоны вне Пинежского заповедника только в работе Л.П. Рысина и Л.И. Савельевой (2002). Видовое богатство – 35, насыщенность видами – 18.9.

Ассоциация: *Ельник хвощево-долгомошный (Piceetum equiseti-polytrichosum)*

Ельник хвощево-чернично-долгомошный (Пучнина, 2000); Ельник хвощево-долгомошный (Рысин, Савельева, 2002); *Equiseto-Piceetum* (Василевич, Бибикина, 2004а); *Equiseto sylvatici-Piceetum* (Кучеров и др., 2010).

Более мезотрофный вариант с выраженной проточностью в ложинообразных понижениях. Наибольшим постоянством и обилием в этой ассоциации характеризуются такие виды, как *Equisetum sylvaticum*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum girgensohnii*. Помимо видов долгомошной группы здесь, на приствольных повы-

шениях, в незначительном количестве присутствуют виды бореального мелкотравья (*Trientalis europaea*, *Orthilia secunda*, *Gymnocarpium dryopteris* и др.) и бореальные гигрофиты (*Equisetum palustre*, *Calamagrostis langsdorffii*). От аналогичной среднетаежной ассоциации отличается обедненным видовым составом приствольных повышений: здесь отсутствуют такие виды как *Calamagrostis arundinacea*, *Oxalis acetosella*, *Rubus saxatilis* (Кучеров и др., 2010). Богатство видами – 39, видовая насыщенность – 18.7 вида на 100 м².

Ассоциация: *Ельник чернично-долгомошный (Piceetum myrtillo-polytrichosum)*

Ельник чернично-вороничный (Сабуров, 1972); Ельник чернично-долгомошный (Пучнина, 2000); Ельник чернично-долгомошный (Рысин, Савельева, 2002); *Sphagnum girgensohnii-Piceetum* (Василевич, Бибикина, 2004а); Ельник чернично-долгомошный (Попов, Яковлева, 2008); *Sphagnum girgensohnii-Piceetum* var. *typicum* (Кучеров и др., 2010); Ельник чернично-сфагновый (Кутенков, Кузнецов, 2013).

На пологих склонах водоразделов. Наиболее «сухой» вариант долгомошных ельников. Постоянные виды с наибольшим обилием – *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Carex globularis*, *Equisetum sylvaticum*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum girgensohnii*, *Pleurozium schreberii*. Из малообильных видов характеризуется присутствием бореального мелкотравья, гигрофильные виды отсутствуют. Этим данная ассоциация отличается от ельника хвощево-сфагнового. От среднетаежного варианта данная ассоциация также отличается отсутствием видов группы *Calamagrostis arundinacea–Rubus saxatilis*. Видовое богатство – 33, видовая насыщенность – 16.4.

Группа ассоциаций: *Ельники черничные*

Встречаются во всех типах ландшафтов – от ледникового до карстогенного, на основной поверхности и по пологим склонам водоразделов, на моренных всхолмлениях (воронично-черничный и чернично-зеленомошный) и по верхним частям склонов логов (мелкотравно-черничный). Почвы грубогумусные мелко- и неглубокоподзолистые иллювиально-железистые на двучленных моренных отложениях (песок/легкий суглинок, супесь/легкий суглинок).

Древостой одно- или двухъярусный, средняя формула 8Е2Б, возраст насаждений 60–250 лет, бонитет – III–Va. Подрост еловый, разной жизнестойкости и разного обилия.

Ассоциация: *Ельник воронично-черничный (Piceetum myrtillo-empetrosum)*

Ельник черничный (Сабуров, 1972); Ельник воронично-чернично-зеленомошный (Пучнина, 2000); Ельник воронично-черничный (Рысин, Савельева, 2002); *Empetrum-Piceetum* (Василевич, 2004); Ельник чернично-зеленомошный (Попов, Яковлева, 2008).

Зеленомошный ельник нормально дренированных местообитаний с высокой долей участия в напочвенном покрове эрикоидных кустарничков *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, *Empetrum nigrum* и обедненным видовым составом, по сравнению с ельником чернично-зеленомошным. Постоянные виды: *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *Avenella flexuosa*, *Melampyrum pratense*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*, *Dicranum polysetum*. Видовое богатство – 36 видов, видовая насыщенность – 19.3.

Судя по литературным данным, это северо-таежная ассоциация, которая южнее (в средней и южной тайге) уже не встречается (Рысин, Савельева, 2002; Василевич, 2004). По фитоценотическим характеристикам ассоциация ельник воронично-черничный, описанная в Пинежском заповеднике, ничем существенно не отличается от описаний той же ассоциации другими авторами.

Ассоциация: Ельник чернично-зеленомошный (*Piceetum myrtillo-hylocomiosum*)

Ельник черничный (Сабуров, 1972); Ельник чернично-зеленомошный (Пучнина, 2000); Ельник чернично-зеленомошный (Рысин, Савельева, 2002); *Myrtillo-Piceetum* (Василевич, 2004); Ельник чернично-зеленомошный (Попов, Яковлева, 2008); *Myrtillo-Piceetum* var. *typicum* (Кучеров и др., 2010).

Очень широко распространенная ассоциация с диагностическими видами *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Avenella flexuosa*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*. На границе перехода основной поверхности к склонам логов или к карстовым полям постепенно переходит в ельник мелкотравно-черничный и, далее (на карстовых полях) – в ельник папоротничково-черничный. Характеризуется сочетанием в покрове видов бореально-мелкотравья и эрикоидных кустарничков, но решающее фитоценотическое значение имеют последние. Видовое богатство – 55, видовая насыщенность – 17.3.

От среднетаежного варианта ельника чернично-зеленомошного (Кучеров и др., 2010) отличается отсутствием более южных видов – *Pteridium aquilinum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Anemonoides nemorosa*.

Ассоциация: Ельник мелкотравно-черничный (*Piceetum linnaeo-myrtillosum*)

Ельник мелкотравно-черничный (Сабуров, 1972); Ельник мелкотравно-чернично-зеленомошный, Ельник мелкотравно-бруснично-зеленомошный (Пучнина, 2000); Ельник чернично-зеленомошный (Рысин, Савельева, 2002); Ельник чернично-зеленомошный (Попов, Яковлева, 2008); *Myrtillo-Piceetum* var. *Gymnocarpium dryopteris* (Кучеров и др., 2010).

Распространен по верхним частям склонов логов или на основной поверхности, где, видимо, истончается плащ морены и ближе подходят гипсовые породы (Сабуров, 1972). Видами, маркирующими эту ассоциацию, являются *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Trientalis europaea*, *Maiantemum bifolium*, *Linnaea borealis*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Avenella flexuosa*, *Melampyrum pratense*, *Equisetum sylvaticum*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*. По видовому составу эта ассоциация сходна с ельником чернично-зеленомошным, отличаясь от последнего большим видовым богатством. Поскольку эта ассоциация часто приурочена к склонам логов, то здесь появляются логовые и элювиальные виды, отсутствующие в ельнике чернично-зеленомошном: *Aconitum septentrionale*, *Equisetum pratense*, *Rubus saxatilis*, *Vicia sylvatica*, *Hieracium murorum*, *Diphazium complanatum*. От своего среднетаежного варианта отличается отсутствием более южного *Calamagrostis arundinacea*.

Видовая насыщенность и видовое богатство наиболее высокие среди черничных ельников – 23.0 и 52 вида соответственно.

Группа ассоциаций: Ельники разнотравные

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

Древостой одноярусный, средняя формула 7ЕЗБ, часто с примесью сосны, осины или лиственницы, возраст насаждений 50–220 лет, бонитет – III–IV.

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

Ассоциация: Ельник папоротничково-черничный (*Piceetum gymnocarpio-myrtillosum*)

Ельник разнотравный (Сабуров, 1972); Ельник раз-

нотравно-черничный, Ельник разнотравно-брусничный, Ельник кисличный (Пучнина, 2000); Ельник кисличный (Рысин, Савельева, 2002); Ельник разнотравный (Попов, Яковлева, 2008).

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

Поскольку данная ассоциация произрастает в условиях сильного влияния карста, видовое разнообразие здесь даже выше, чем в предыдущей ассоциации и составляет 68 видов, хотя по видовой насыщенности (25.9 видов на 100 м²) эти ассоциации различаются не сильно. По фитоценотической значимости здесь, наряду с черникой, выделяются голокучник и майник, часто – кислица и герань лесная. Появляются широколиственные виды (*Melica nutans*, *Rubus saxatilis*, *Stellaria nemorum*, *Milium effusum*, *Galium boreale*), а также виды, приуроченные к выходам гипсов (*Atragene sibirica*, *Equisetum scirpoides*). Видимо, в наибольшей степени соответствует среднетаежному и южнотаежному ельнику кисличному.

Группа ассоциаций: Ельники широколиственные

Ассоциация: Ельник аконитовый (*Piceetum aconitosum*)

Ельник широколиственный (Сабуров, 1972); Ельник аконитово-кисличный, аконитово-разнотравный (Пучнина, 2000); Ельник крупнотравно-кисличный (Рысин, Савельева, 2002); Аконито-Рисетум (Василевич, Бибикина, 2004b); Ельник разнотравный (Попов, Яковлева, 2008); Аконито-Рисетум (Кучеров и др., 2010).

Во всех ландшафтах. Чаше – по склонам логов, в карстовых воронках и цирках, реже – на поверхностях между воронками, по склонам ложин небольших речек. Почва грубогумусная или модергрубогумусная дерново-грунтово-оглеенная, на суглинистой морене или суглинистом склоновом делювии.

Древостой одно- или двухъярусный, средняя формула 7ЕЗБ, с примесью лиственницы и осины, возраст 80–200 лет, бонитет – II–IV. Подрост еловый, до 3000 шт./га.

Отличаются довольно высоким видовым разнообразием. Постоянно присутствующие виды с высоким обилием: *Aconitum*

septentrionale, *Geranium sylvaticum*, *Oxalis acetosella*, *Equisetum sylvaticum*, *Trientalis europaea*, *Cirsium heterophyllum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Maianthemum bifolium*, *Linnaea borealis*, *Chamerion angustifolium*, *Rubus saxatilis*, *Lathyrus vernus*, *Milium effusum*, *Gymnocarpium dryopteris*. Зеленые мхи (*Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*) встречаются здесь с высоким постоянством, но крайне низким обилием. Последнее компенсирует в этом ярусе *Rhytidiadelphus triquetrus*.

Видовое богатство – 85, насыщенность видами – 30.3.

В силу топологического положения данной ассоциации, в напочвенном покрове ее сочетаются мезофильные и гигрофильные виды, бореальные и широколиственные (табл. 1). Доминантом в покрове всегда выступает *Aconitum septentrionale*.

От среднетаежного ельника аконитового отличается отсутствием более южных видов, таких как *Aegopodium podagraria*, *Calamagrostis arundinacea*.

Ассоциация: Ельник бруснично-костяничный (*Piceetum rubo saxatilis-vaccinosum*)

Ельник широколиственный (Сабуров, 1972).

Наиболее распространена в долине реки Сотки на выровненной поверхности высокой поймы. Кроме того, Ельник бруснично-костяничный можно встретить в крупных карстовых воронках или у основания склонов логов. Почвы аллювиальные дерновые насыщенные на супесчаном или суглинистом аллювии (долина Сотки) или дерново-карбонатные модермуллевые на суглинистом делювии (карстовые воронки, лога).

Древостой одноярусный, средняя формула 7ЕЗБ, возраст 40–185 лет, бонитет – III–IV. Подрост еловый, разной жизненности и обилия.

Так же, как и предыдущая ассоциация данной группы, отличается высоким видовым разнообразием. Постоянно встречающиеся виды с высоким обилием: *Geranium sylvaticum*, *Aconitum septentrionale*, *Rubus saxatilis*, *Atragene sibirica*, *Rosa acicularis*, *Oxalis acetosella*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Melica nutans*, *Equisetum pratense*, *Stellaria nemorum*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*.

Показатели видового богатства (117 видов) и видовой насыщенности (33.6 вида на 100 м²) этой ассоциации являются наиболее высокими среди ассоциаций еловых лесов заповедника

Сплошной напочвенный покров здесь полидоминантный и состоит из смеси разных видов (табл. 1), но наибольшей ценотической значимостью характеризуются брусника и костяника. В

Таблица 1. Фитоценологические характеристики ассоциаций еловых лесов

Table 1. Phytocoenological characteristics of spruce forests associations

Ярус	Виды	Ассоциации											
		Piceetum carici globularis-sphagnosum	Piceetum equiseti-sphagnosum	Piceetum carici globularis-polytrichosum	Piceetum equiseti-polytrichosum	Piceetum myrtillo-polytrichosum	Piceetum myrtillo-empetrosium	Piceetum myrtillo-hylocomiosum	Piceetum linnaeo-myrtillusum	Piceetum gymnocarpio-myrtillusum	Piceetum aconitosum	Piceetum rubo saxatilis-vaccinosum	Piceetum filipendulosum
Древесный ярус													
A1	<i>Picea obovata</i> (Ledeb.) Loudon	V2	V3	V3	V3	V3	V3	V3	V3	V3	V3	V3	V3
A1	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	V2	V2	V2	V2	V2	V2	V2	IV2	IV2	V2	IV2	V2
A1	<i>Pinus sylvestris</i> L.	III1	I1	III1	III1	III1	III1	II2	II2	III1			I1
A1	<i>Larix sibirica</i> Ledeb.						I1	I1	I2	III1	III1	I2	
A1	<i>Populus tremula</i> L.				II1			I1	I1	III1	I2		
A2	<i>Picea obovata</i> (Ledeb.) Loudon	II2	III3	IV2	IV3	III2	IV2	IV3	III3	II2	III2	I3	II2
A2	<i>Betula pendula</i> Roth							I1					
A2	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	II2			I2	I1	III1	I1	III1	I1	II2		I2
A2	<i>Pinus sylvestris</i> L.	I1		I1	I1		I1						
A2	<i>Populus tremula</i> L.							I1					
A3	<i>Picea obovata</i> (Ledeb.) Loudon										I3		
Подрост													
B1	<i>Picea obovata</i> (Ledeb.) Loudon	IV2	IV2	IV2	IV3	III3	V2	IV2	V2	V2	III3	IV2	III2
B1	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	III1	I2			I2	III1	I1	I1	I1	I1	I2	I2
B1	<i>Pinus sylvestris</i> L.	III1	I1				I1						
B1	<i>Populus tremula</i> L.				I1				I1		I2		
B1	<i>Alnus incana</i> (L.) Moench												I2
Подлесок													
B2	<i>Sorbus aucuparia</i> L.		I1	III1	II2	I2	III1	III1	V1	III1	II2	III1	I1
B2	<i>Rosa acicularis</i> Lindl.		I1	III1	I1		I1	III1	IV1	IV1	IV1	V1	III2
B2	<i>Juniperus communis</i> L.		I2		I1		I2	III1	III1	III2	II2	I2	III2
B2	<i>Salix caprea</i> L.						I1	I1	I1	I1		I1	
B2	<i>Daphne mezereum</i> L.									I1	I1	III1	I1
B2	<i>Lonicera pallasii</i> Ledeb.							I1		I1	III1	III2	
B2	<i>Padus avium</i> Mill.											II1	
B2	<i>Ribes hispidulum</i> (Jancz.) Pojark.											III1	
B2	<i>Ribes nigrum</i> L.									I2			I1
B2	<i>Ribes spicatum</i> E. Robson										I1		I1
B2	<i>Rosa majalis</i> Herrm.											I1	
B2	<i>Salix cinerea</i> L.												I2
B2	<i>Salix lapponum</i> L.	I1											
B2	<i>Salix myrsinifolia</i> Salisb.									I2		I2	
B2	<i>Salix phylicifolia</i> L.	I1			I2								I2
Травяно-кустарничковый ярус													
C	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	V2	V1	V2	V2	V2	V2	V2	V2	V2	V2	IV2	IV1
C	<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	IV2	III2	V2	V4	V3	V3	V3	V4	V3	IV2	I1	I1
C	<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	III3	V4	V3	IV2	V1	III1	III1	IV1	III1	V2	II2	IV3
C	<i>Melampyrum pratense</i> L.	III1	I1	III1	III1	III1	V1	IV1	V1	III1	III1	I1	I1
C	<i>Empetrum nigrum</i> L.	V2	I2	II2	II2	V2	V2	III1		I1		I1	
C	<i>Carex globularis</i> L.	V4	IV2	IV2	IV2	V3	III1	I1	III1		I1		I1
C	<i>Avenella flexuosa</i> L.			III1	I1	I1	V1	V2	IV1	V1	III2		
C	<i>Linnaea borealis</i> L.		III1	IV1	III1	I1	III1	IV1	V1	V1	IV1	III1	III1
C	<i>Rubus chamaemorus</i> L.	V2	V2	V2	III1	IV2	I1						II2

Продолжение табл. 1

Ярус	Виды	Ассоциации											
		Piceetum carici globularis-sphagnosum	Piceetum equiseti-sphagnosum	Piceetum carici globularis-polytrichosum	Piceetum equiseti-polytrichosum	Piceetum myrtillo-polytrichosum	Piceetum myrtillo-empetrosus	Piceetum myrtillo-hylocomiosum	Piceetum linnaeo-myrtillosum	Piceetum gymnocarpio-myrtillosum	Piceetum aconitosum	Piceetum rubo saxatilis-vaccinosum	Piceetum filipendulosum
C	<i>Vaccinium uliginosum</i> L.	V2	I2	I2	I2	V2	V2	III	I	I			
C	<i>Geranium sylvaticum</i> L.		III		I			I	III	IV	V	V	IV
C	<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W.Schmidt		I			I		I	IV	V	IV	III	III
C	<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newman		III	III				I	IV	V	V	II	III
C	<i>Trientalis europaea</i> L.		III	III				I	IV	V	V	III	II
C	<i>Aconitum septentrionale</i> Koelle								I	I	V	V	III
C	<i>Rubus saxatilis</i> L.								III	III	IV	V	III
C	<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill		II					I	I	III	V	III	V
C	<i>Oxalis acetosella</i> L.							I	I	III	V	IV	III
C	<i>Atragene sibirica</i> L.									III	II	V	I
C	<i>Pyrola rotundifolia</i> L.									I	III	IV	I
C	<i>Carex digitata</i> L.											IV	I
C	<i>Melica nutans</i> L.							I		III	II	IV	
C	<i>Equisetum pratense</i> Ehrh.								I	III	III	IV	
C	<i>Stellaria nemorum</i> L.									I		IV	
C	<i>Thalictrum minus</i> L.									I	I	IV	
C	<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Holub			III				I	I	IV	IV	III	III
C	<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.							I	I	III	IV	III	III
C	<i>Milium effusum</i> L.									I	IV	III	I
C	<i>Eriophorum vaginatum</i> L.	V	I			I							
C	<i>Ledum palustre</i> L.	II		I		III	I	I	I	I			
C	<i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench	III	I		I	I							
C	<i>Betula nana</i> L.	II				I							
C	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.										III	III	V
C	<i>Equisetum palustre</i> L.		II	II					I			I	V
C	<i>Ranunculus propinquus</i> C.A.Mey.		I						I		II	II	IV
C	<i>Geum rivale</i> L.										I	II	IV
C	<i>Bistorta major</i> Delarb.										I		IV
C	<i>Orthilia secunda</i> (L.) House		I	III	III	III	I	I	III	I	III	II	
C	<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.			I	I		III	III	III	III	III	I	
C	<i>Lycopodium annotinum</i> L.		III	III			I	I	III	III	III	I	I
C	<i>Chamaepericlymenum suecicum</i> L.		I	I	I				I	I			I
C	<i>Trollius europaeus</i> L.							I	I	I	III	III	III
C	<i>Crepis sibirica</i> L.							I			III	III	
C	<i>Solidago virgaurea</i> L.		I					I	III	III	III	III	
C	<i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh.		I										
C	<i>Menyanthes trifoliata</i> L.		I										
C	<i>Naumburgia thyrsoflora</i> (L.) Rchb.		I										
C	<i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soo		I										
C	<i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soo		I										

Продолжение табл. 1

Ярус	Виды	Ассоциации										
		Piceetum carici globularis-sphagnosum	Piceetum equiseti- sphagnosum	Piceetum carici globularis- polytrichosum	Piceetum equiseti- polytrichosum	Piceetum myrtillo- polytrichosum	Piceetum myrtillo- empetrosum	Piceetum myrtillo- hylocomiosum	Piceetum limnaeo- myrtillosum	Piceetum gymnocarpio- myrtillosum	Piceetum aconitosum	Piceetum rubo saxatilis- vaccinosum
C	<i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soo		II									
C	<i>Juncus filiformis</i> L.			II								
C	<i>Goodyera repens</i> (L.) R. Br.			II				II	II			
C	<i>Oxycoccus palustris</i> Pers.	III										
C	<i>Andromeda polifolia</i> L.	II										
C	<i>Calamagrostis langsdorffii</i> (Link) Trin.		II	III						II	II2	III2
C	<i>Viola mirabilis</i> L.		II							III1	III1	III2
C	<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench									II		III1
C	<i>Vicia sylvatica</i> L.							II	II	III1	II	III1
C	<i>Viola epipsila</i> Ledeb.									II	II	III1
C	<i>Rubus arcticus</i> L.			II						II		III1
C	<i>Comarum palustre</i> L.		III						II			III1
C	<i>Caltha palustris</i> L.											III1
C	<i>Carex juncella</i> (Fr.) Th. Fr.											III1
C	<i>Galium palustre</i> L.											III1
C	<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.									II	III1	I2
C	<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert		I2		II					II	I2	I2
C	<i>Galium boreale</i> L.								II	II	III1	II
C	<i>Delphinium elatum</i> L.									II	III1	II
C	<i>Paris quadrifolia</i> L.										III1	II
C	<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.									II	III1	II
C	<i>Valeriana wolgensis</i> Kazak.										III1	II
C	<i>Angelica sylvestris</i> L.								III	III1	II	II
C	<i>Vicia sepium</i> L.								II	II	II	II
C	<i>Thalictrum simplex</i> L.									II	II	II
C	<i>Lathyrus pratensis</i> L.								II		II	II
C	<i>Carex cespitosa</i> L.										II	II
C	<i>Pyrola minor</i> L.		II							III		II
C	<i>Carex cinerea</i> Pollich		II									II
C	<i>Petasites frigidus</i> (L.) Fr.		II									II
C	<i>Carex atherodes</i> Spreng.											II
C	<i>Carex vaginata</i> Tausch											II
C	<i>Cicuta virosa</i> L.											II
C	<i>Epilobium palustre</i> L.											II
C	<i>Galium mollugo</i> L.											II
C	<i>Parnassia palustris</i> L.											II
C	<i>Pedicularis sceptrum-carolinum</i> L.											II
C	<i>Thyselimum palustre</i> (L.) Raf.											II
C	<i>Calypto bulbosa</i> (L.) Oakes										III1	
C	<i>Equisetum scirpoides</i> Michx.								II	II	III1	
C	<i>Vicia cracca</i> L.									II	III1	
C	<i>Carex alba</i> Scop.										III1	
C	<i>Cypripedium calceolus</i> L.										III1	
C	<i>Paeonia anomala</i> Ledeb.										III1	
C	<i>Poa nemoralis</i> L.										III1	
C	<i>Saussurea alpina</i>										III1	
C	<i>Adoxa moschatellina</i> L.										I2	

Продолжение табл. 1

Ярус	Виды	Ассоциации											
		Piceetum carici globularis-sphagnosum	Piceetum equiseti-sphagnosum	Piceetum carici globularis-polytrichosum	Piceetum equiseti-polytrichosum	Piceetum myrtillo-polytrichosum	Piceetum myrtillo-empetrosus	Piceetum myrtillo-hylocomiosum	Piceetum linnaeo-myrtillosum	Piceetum gymnocarpio-myrtillosum	Piceetum aconitosum	Piceetum rubo saxatilis-vaccinosum	Piceetum filipendulosum
C	<i>Tussilago farfara</i> L.												I2
C	<i>Hieracium murrorum</i> L.								II	III1	I1	I1	
C	<i>Ranunculus monophyllus</i> Ovcz.										I1	I1	
C	<i>Rubus idaeus</i> L.										I1	I1	
C	<i>Anemone sylvestris</i> L.											I1	
C	<i>Angelica archangelica</i> L.											I1	
C	<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.											I1	
C	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth											I1	
C	<i>Coeloglossum viride</i> (L.) Hartm.											I1	
C	<i>Conioselinum tataricum</i> Hoffm.											I1	
C	<i>Dactylis glomerata</i> L.											I1	
C	<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H. P. Fuchs											I1	
C	<i>Elymus caninus</i> (L.) L.											I1	
C	<i>Equisetum arvense</i> L.											I1	
C	<i>Equisetum hyemale</i> L.											I1	
C	<i>Fragaria vesca</i> L.											I1	
C	<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br.											I1	
C	<i>Hedysarum alpinum</i> L.											I1	
C	<i>Heracleum sibiricum</i> L.											I1	
C	<i>Lathyrus sylvestris</i> L.											I1	
C	<i>Ligularia sibirica</i> (L.) Cass.											I1	
C	<i>Luzula multiflora</i> (Ehrh.) Lej.											I1	
C	<i>Moehringia lateriflora</i> (L.) Fenzl											I1	
C	<i>Moneses uniflora</i> (L.) A. Gray											I1	
C	<i>Poa pratensis</i> L.											I1	
C	<i>Rhizomatopteris montana</i> (Lam.) A. Khokhr.											I1	
C	<i>Veronica longifolia</i> L.											I1	
C	<i>Viola collina</i> Besser											I1	
C	<i>Dryopteris assimilis</i> S. Walker										I2		
C	<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv.									II	I1		
C	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.										I1		
C	<i>Poa palustris</i> L.										I1		
C	<i>Pyrola media</i> Sw.										I1		
C	<i>Veronica chamaedrys</i> L.										I1		
C	<i>Diphasiastrum complanatum</i> (L.) Holub								II	I1			
C	<i>Viola canina</i> L.							II		I1			
C	<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth									I1			
C	<i>Carex pallescens</i> L.									I1			

Продолжение табл. 1

Ярус	Виды	Ассоциации											
		Piceetum carici globularis-sphagnosum	Piceetum equisetosphagnosum	Piceetum carici globularis-polytrichosum	Piceetum equisetos-polytrichosum	Piceetum myrtillo-polytrichosum	Piceetum myrtillo-empetrosum	Piceetum myrtillo-hylocomiosum	Piceetum linnaeo-myrtillosum	Piceetum gymnocarpio-myrtillosum	Piceetum aconitosum	Piceetum rubo saxatilis-vaccinosum	Piceetum filipendulosum
C	<i>Festuca ovina</i> L.									I1			
C	<i>Hieracium umbellatum</i> L.									I1			
Моховой ярус													
D	<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	IV1	I1	V2	V2	V2	V3	V3	V2	IV2	V2	III2	II2
D	<i>Sphagnum girgensohnii</i> Russow	I2	II2	V3	IV3	IV2	I1	I1	III1	I1	I1		I3
D	<i>Dicranum polysetum</i> Sw.		I1	III1	II1	I1	V1	V2	IV2	II2	III1	I2	I1
D	<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	IV2	I2	V3	V3	V3	V2	IV2	V2	III1	III1	I1	I1
D	<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Bruch et al.	I1	I1	V2	IV2	IV2	V3	V3	V3	V3	V2	V3	III1
D	<i>Sphagnum russowii</i> Warnst.	IV2	II2	II2	III3	V2	II1	I1	I1				
D	<i>Sphagnum fallax</i> (H. Klinggr.) H. Klinggr.	IV3	IV4	II2	I3	II2							
D	<i>Sphagnum angustifolium</i> (C.E.O. Jensen ex Russow) C.E.O. Jensen	IV4	I5	I1	I2	I3							
D	<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.							I2		I2	IV2	V3	IV2
D	<i>Sphagnum warnstorffii</i> Russow		I2								I1		V2
D	<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.		I1	III1	I1		III1	II2	I2	II2	III1	I2	I1
D	<i>Sphagnum centrale</i> C.E.O. Jensen	I1	III1			I1							
D	<i>Sphagnum wulfianum</i> Girg.		I1	I2									
D	<i>Sphagnum flexuosum</i> Dozy & Molk.			I2									
D	<i>Sphagnum fimbriatum</i> Wilson		I3										
D	<i>Sphagnum riparium</i> Aongstr.		I2										
D	<i>Sphagnum magellanicum</i> Brid.	II1											
D	<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.	II1						I2					I1
D	<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i> (Bruch & Schimp.) T.J. Kop.		I1					I1				I1	III2
D	<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.					I1	I1	I1	I1		I1	I2	I1
D	<i>Dicranum majus</i> Turner					I1	I1	I1		I1	I1	I1	
D	<i>Dicranum montanum</i> Hedw.							I1	I1				
D	<i>Cladonia rangiferina</i> (L.) Weber ex F.H. Wigg.					I1	III1	I1					
D	<i>Polytrichum strictum</i> Brid.	II1				I1	I1	I1					
D	<i>Cladonia arbuscula</i> (Wallr.) Flot.					I1	I1	I1					
D	<i>Cladonia stellaris</i> (Opiz) Pouzar & Vezda							I1					
D	<i>Plagiomnium ellipticum</i> (Brid.) T.J. Kop.		I1								I1	I1	II2
D	<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F. Weber & D. Mohr										I1		II1

Продолжение табл. 1

Ярус	Виды	Ассоциации											
		Piceetum carici globularis-sphagnosum	Piceetum equiseti- sphagnosum	Piceetum carici globularis- polytrichosum	Piceetum equiseti- polytrichosum	Piceetum myrtillo- polytrichosum	Piceetum myrtillo- empetrosus	Piceetum myrtillo- hylocomiosum	Piceetum linnaeo- myrtillosum	Piceetum gymnocarpio- myrtillosum	Piceetum aconitosum	Piceetum rubo saxatilis- vaccinosum	Piceetum filipendulosum
D	<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwaegr.	I1	I2										II1
D	<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T.J. Kop.												I2
D	<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske											I2	I1
D	<i>Plagiomnium affine</i> (Blandow ex Funck) T.J. Kop.										I1	I1	I1
D	<i>Calliergonella lindbergii</i> (Mitt.) Hedenaes											I1	I1
D	<i>Rhodobryum roseum</i> (Hedw.) Limpr.											I1	I1
D	<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) Bruch et al.										I1		I1
D	<i>Sciuro-hypnum reflexum</i> (Starke) Ignatov & Huttunen								I1				I1
D	<i>Sphagnum squarrosum</i> Crome		I1										I1
D	<i>Calliergon cordifolium</i> (Hedw.) Kindb.												I1
D	<i>Calliergon giganteum</i> (Schimp.) Kindb.												I1
D	<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske												I1
D	<i>Helodium blandowii</i> (F.Weber & D.Mohr.) Warnst.												I1
D	<i>Marchantia polymorpha</i> L.												I1
D	<i>Plagiomnium medium</i> (Bruch et al.) T.J. Kop.												I1
D	<i>Plagiothecium denticulatum</i> (Hedw.) Bruch et al.												I1
D	<i>Tomentypnum nitens</i> (Hedw.) Loeske												I1
D	<i>Warnstorfia exannulata</i> (Bruch et al.) Loeske												I1
D	<i>Rhytidiadelphus subpinnatum</i> (Lindb.) Ignatov & Ignatova										I1	I3	
D	<i>Rhizomnium punctatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.		I1									I1	
D	<i>Campylium stellatum</i> (Hedw.) C.E.O. Jensen											I1	
D	<i>Plagiochilla major</i> S.W. Arnell										I1		
D	<i>Sphagnum capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.	I2				I1	I2						
D	<i>Cladonia mitis</i> Sandst.						I1						
D	<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.	I1											
Число описаний		13	10	9	10	11	16	38	15	12	13	28	17
<i>Средние таксационные показатели</i>													
A1	Средняя сомкнутость	0.3	0.5	0.5	0.4	0.4	0.4	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.4
A2	Средняя сомкнутость	0.3	0.3	0.2	0.3	0.2	0.2	0.3	0.3	0.3	0.3	0.4	0.3
A3	Средняя сомкнутость										0.4		

Окончание табл. 1

Ярус	Виды	Ассоциации											
		<i>Piceetum carici globularis-sphagnosum</i>	<i>Piceetum equisetos-sphagnosum</i>	<i>Piceetum carici globularis-polytrichosum</i>	<i>Piceetum equisetos-polytrichosum</i>	<i>Piceetum myrtillo-polytrichosum</i>	<i>Piceetum myrtillo-empetrosum</i>	<i>Piceetum myrtillo-hylocomiosum</i>	<i>Piceetum linnaeo-myrttilosum</i>	<i>Piceetum gymnocarpio-myrttilosum</i>	<i>Piceetum aconitosum</i>	<i>Piceetum rubo saxatilis-vaccinosum</i>	<i>Piceetum filipendulosum</i>
A1	Средняя высота	11.4	14.1	17.3	16.8	13.2	15.4	18.2	18.7	17.6	21.8	17.7	18.1
A2	Средняя высота	5.3	8.3	10.7	9.3	8.2	9.7	10.3	15.0	14.7	13.7	11.0	10.2
A3	Средняя высота										13.0		
A1	Средний бонитет	V,9	V,4	IV,9	V,2	Va,0	V,1	IV,5	IV,1	IV,0	III,5	III,5	IV,4
A2	Средний бонитет	Va,8	Va,7	Va,2	Va,3	Va,6	Va,3	Va,0	IV,4	IV,5	IV,7	Va,0	V,6
A3	Средний бонитет										V,0		
A1	Средний возраст											85.4	
A2	Средний возраст	64.2	95.0			95.8	91.5	97.0	82.9	91.7		80.0	82.6
A3	Средний возраст										83.0		

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 – подлесок; C – травяно-кустарничковый ярус; D – мохово-лишайниковый ярус

литературе нигде, кроме Пинежского заповедника (Сабуров, 1972), указаний на эту ассоциацию нами не обнаружено.

Группа ассоциаций: Ельники влажнотравные

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

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

Ассоциация: Ельник таволговый (Piceetum filipendulosum)

Ельник таволговый (Сабуров, 1972); Ельник хвощево-таволговый, Ельник разнотравно-таволговый, Ельник таволгово-осоковый (Пучнина, 2000); Ельник лабазниковый (Рысин, Савельева, 2002); Ельник таволговый (Василевич, Бибилова, 2004b); Ельник влажнотравный (По-

пов, Яковлева, 2008); *Filipendulo-Piceetum* (Кучеров и др., 2010); Ельник таволговый (Кутенков, Кузнецов, 2013).

Повсеместно распространенная ассоциация в выше перечисленных экотопических условиях с господством таволги (*Filipendula ulmaria*), а также иногда с содоминантами *Aconitum septentrionale*, *Calamagrostis langsdorffii*.

Диагностические виды: *Filipendula ulmaria*, *Cirsium heterophyllum*, *Equisetum palustre*, *Equisetum sylvaticum*, *Geranium sylvaticum*, *Ranunculus propinquus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Geum rivale*, *Bistorta major*, *Sphagnum warnstorffii*, *Rhytidiadelphus triquetrus*.

Видовое богатство – 105, видовая насыщенность – 28.7.

Эта ассоциация характеризуется господством гигрофильных видов, что отличает ее по видовому составу от других ассоциаций травяных ельников. Встречаются участки с господством *Calamagrostis langsdorffii*, но чаще всего абсолютным доминантом является *Filipendula ulmaria*.

По видовому составу и положению в рельефе довольно сходна с ельниками таволговыми, выделявшимися для средней тайги (Василевич, Бибилова, 2004b; Кучеров и др., 2010; Кутенков, Кузнецов, 2013).

Фитоценологические характеристики ассоциаций приводятся в табл. 1.

Результаты непрямой ординации (методом неметрического шкалирования) всего массива описаний ельников представлены на рис. 2 и 3. Ординация групп ассоциаций показывает, что они хорошо отличаются друг от друга постоянно встречающимися видами с высоким обилием, поскольку облако точек всего массива разделилось на более или менее четко обособленные кластеры (рис. 2). Кроме того, оси NMS имеют высокую корреляцию с осями экологических факторов (табл. 1): горизонтальная ось (Axis 1) – с факторами почвенного богатства, вертикальная (Axis 2) – с увлажненностью местообитания (табл. 2). Поскольку значения осей варьирования отражают встречаемость и обилие видов, то высокая их корреляция со значениями осей экологических факторов говорит о высоком фитоиндикационном значении диагностических видов, положенных в основу выделения групп ассоциаций. То же можно сказать и об ассоциациях ельников, за исключением ассоциаций черничной группы. Три ассоциации в группе черничников достаточно близки флористически, но различаются фитоценотическими показателями диагностических видов (табл. 1; рис. 3).

По фактору трофности ассоциации сфагновых, долгомошных и черничных ельников различаются слабо, хотя ельники травяно-сфагновые более мезотрофны. Увеличение трофности местообитаний происходит в ряду разнотравные – широколиственные – влажнотравные ельники (рис. 4, Tr). Наиболее бедные азотом почвы оказались в ельниках сфагновых и черничных, наиболее богатые – в широколиственных и влажнотравных (рис. 4, Nt). Степень увлажнения местообитаний последовательно убывает в ряду сфагновые – долгомошные – черничные – разнотравные – широколиственные ельники. Ельники влажнотравные по этому показателю занимают

промежуточную позицию между долгомошными и черничными (рис. 4, Hd). По шкале кислотности почв ельники сфагновые, долгомошные и черничные можно оценить как сильно кислые (pH = 4.2–4.7). Наименее кислыми почвами характеризуются опять же широколиственные и влажнотравные, наиболее кислыми – сфагновые ельники (рис. 4, Rc). По шкале затенения-освещенности почти все ассоциации являются достаточно затененными, наиболее осветленной ассоциацией является ельник мелкоосоково-сфагновый (рис. 4, Lc).

Из анализа экологического пространства ассоциаций ельников следует, что сфагновые, долгомошные и черничные являются «бедными» по фактору почвенного плодородия, а разнотравные, широколиственные и влажнотравные – «богатыми». Среди «бедных» ельников наибольшим богатством почв отличаются хвощево-сфагновый и хвощево-долгомошный. Их можно назвать мезотрофными, ельник мелкоосоково-сфагновый – олиготрофным, остальные ассоциации из этой группы – мезоолиготрофными. Среди разнотравных, широколиственных и влажнотравных ельников, первые можно назвать мезотрофными, вторые – мезоевтрофными, третьи – евтрофными.

Видовая насыщенность в ассоциациях еловых лесов Пинежского заповедника изменяется в пределах от 16.4 до 33.6 видов на 100 м², а видовое богатство – от 33 до 117 видов. В целом оба эти показателя меняются более или менее параллельно, возрастая от олиготрофных к евтрофным ассоциациям (рис. 5). Правда, эту тенденцию нарушают два исключения. Так, ельник хвощево-сфагновый характеризуется более высоким видовым богатством, чем другие сфагновые и долгомошные ельники, что, видимо, можно объяснить тем, что он произрастает в мезотрофных условиях с проточным увлажнением по лощинам стока с болот, в то время как другие вышеперечисленные ельники по типу питания являются олиготрофными (ельник мелкоосоково-сфагновый) или мезоолиготрофными (долгомошные, черничные). Второе исключение – ельник таволговый, который, хотя и является евтрофным, характеризуется меньшими значениями видового богатства и видовой насыщенности, по сравнению с ельником бруснично-костяничным (рис. 5) (хотя последний евтрофным назвать нельзя, скорее – мезоевтрофным). Это, несомненно, связано с особенностями топологического положения ельника бруснично-костяничного: он встречается на выровненной поверхности высокой поймы

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	-0.423519	-0.840986
TR	0.784277	0.051354
NT	0.792137	0.121767
RC	0.759742	0.329877
LC	0.199667	0.361931

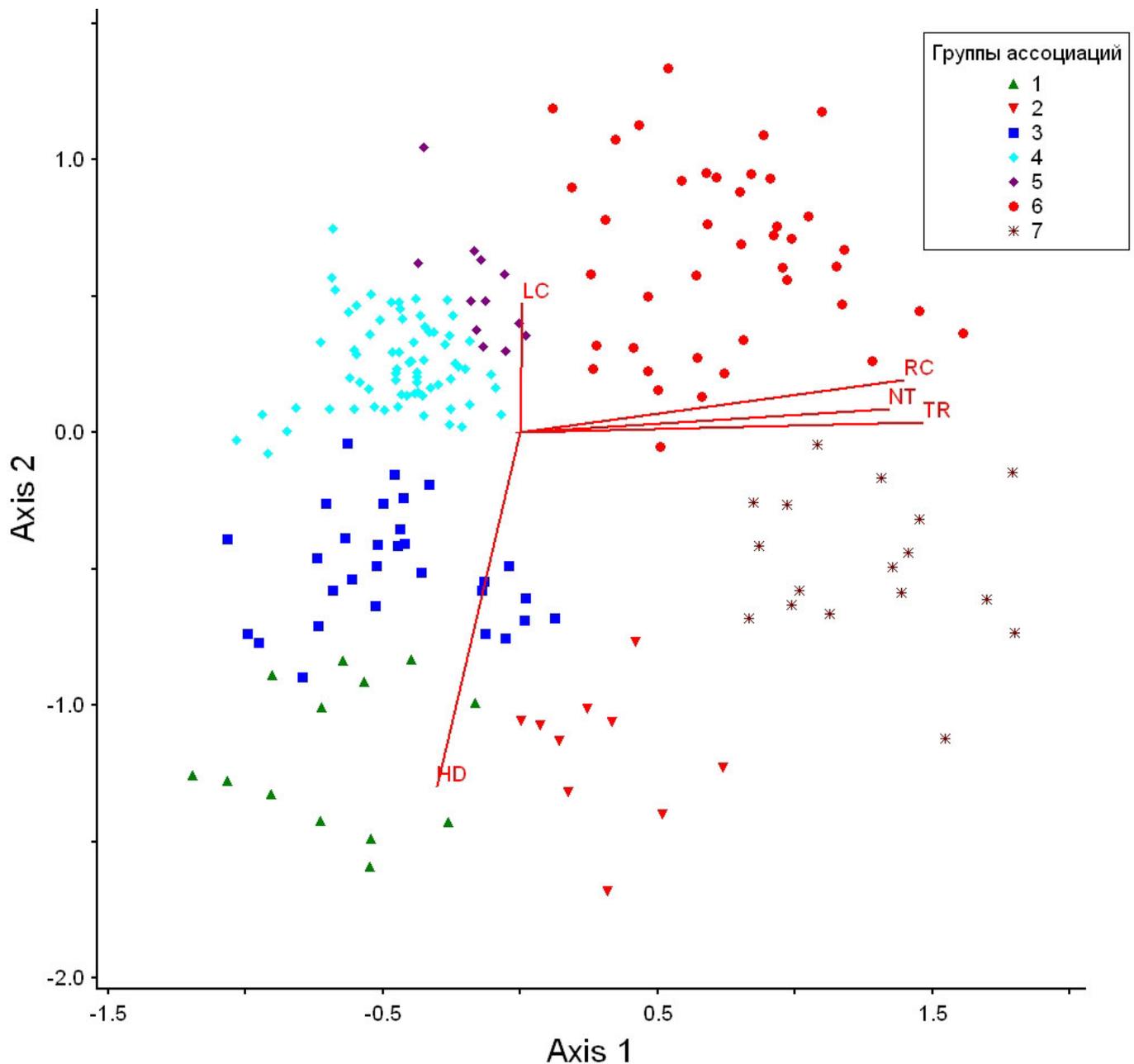


Рис. 2. Распределение групп ассоциаций еловых лесов в осях NMS-ординации. Оси в центре облака точек соответствуют экологическим факторам Д.Н. Цыганова: LC – освещенность, RC – кислотность, NT – насыщенность азотом, TR – трофность, HD – увлажненность. Группы ассоциаций: 1 – ельники сфагновые; 2 – ельники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

Fig. 2. Distribution of associations groups of spruce forests in the axes of the NMS-ordination. The axes in the centre of the scatterplot represent Tsyganov’s environmental factors: LC – lighting, RC – acidity, NT – nitrogen saturation, TR – trophicity, HD – moisture. Groups of associations: 1 – Piceetum sphagnosum; 2 – Piceetum sphagno-herbosum; 3 – Piceetum polytrichosum; 4 – Piceetum myrtillosum; 5 – Piceetum varioherbosum; 6 – Piceetum herbosum; 7 – Piceetum humidoherbosum.

р. Сотки, и периодически испытывает воздействие аллювиального фактора, за счет чего повышается и флористическое разнообразие.

Флористическая гетерогенность ассоциаций оценивалась с помощью индекса Уиттекера

(табл. 3). Как видно из таблицы, наибольшим разнообразием внутри сообществ характеризуются ассоциации, произрастающие в местобитаниях, в которых ощущается воздействие постоянных или временных водотоков: ельник

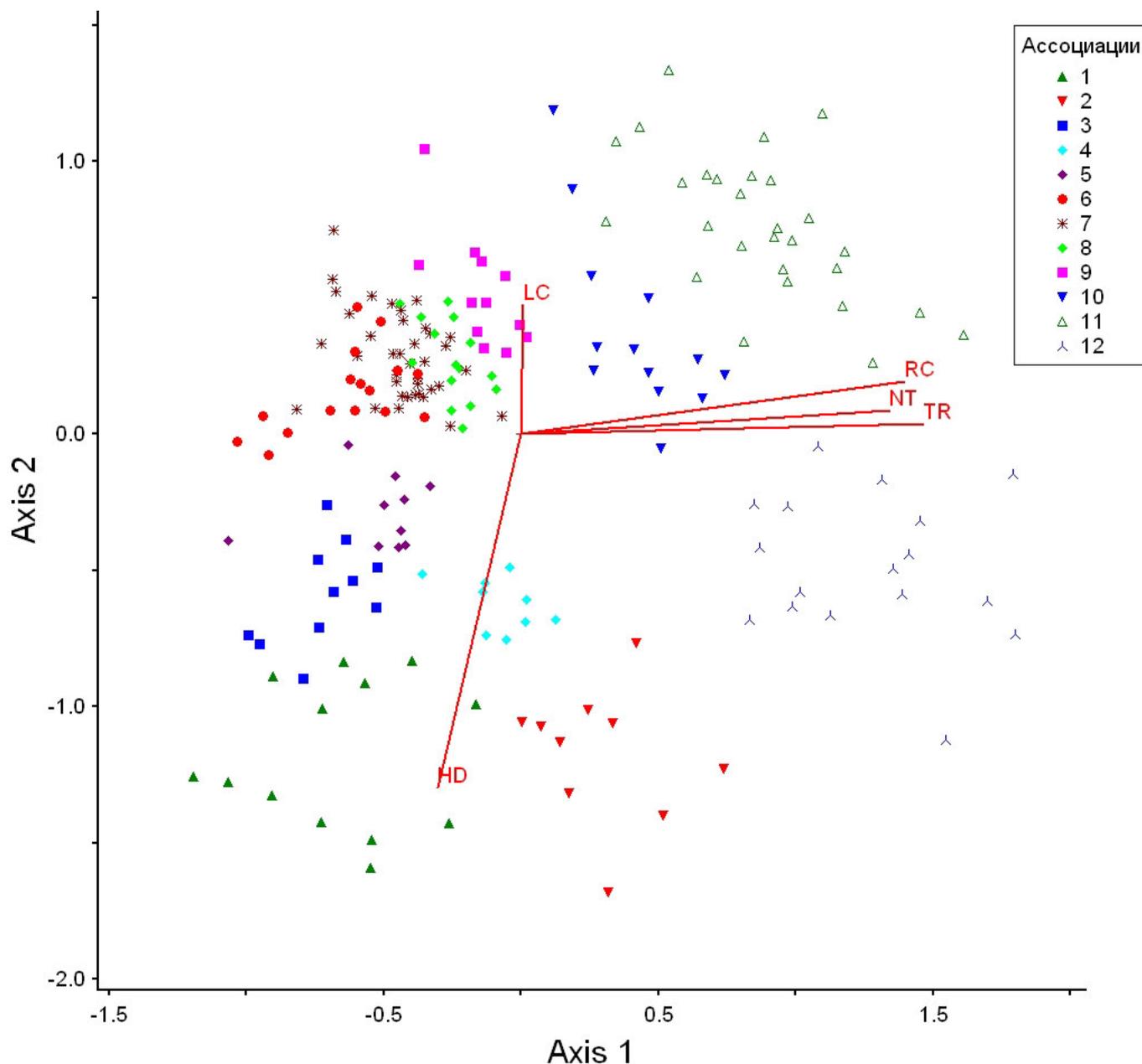


Рис. 3. Распределение ассоциаций еловых лесов в осях NMS-ординации. Оси в центре облака точек соответствуют экологическим факторам Д.Н. Цыганова: LC – освещенность, RC – кислотность, NT – насыщенность азотом, TR – трофность, HD – увлажненность. Ассоциации: 1 – ельник мелкоосоково-сфагновый; 2 – ельник хвощево-сфагновый; 3 – ельник мелкоосоково-долгомошный; 4 – ельник хвощево-долгомошный; 5 – ельник чернично-долгомошный; 6 – ельник воронично-черничный; 7 – ельник чернично-зеленомошный; 8 – ельник мелкотравно-черничный; 9 – ельник папоротничково-черничный; 10 – ельник аконитовый; 11 – ельник бруснично-костяничный; 12 – ельник таволговый.

Fig. 3. Distribution of associations of spruce forests in the axes of the NMS-ordination. The axes in the centre of the scatterplot represent Tsyganov’s environmental factors: LC – lighting, RC – acidity, NT – nitrogen saturation, TR – trophicity, HD – moisture. Assotiations: 1 – *Piceetum carici globularis-sphagnosum*; 2 – *Piceetum equiseti-sphagnosum*; 3 – *Piceetum carici globularis-polytrichosum*; 4 – *Piceetum equiseti-polytrichosum*; 5 – *Piceetum myrtillo-polytrichosum*; 6 – *Piceetum myrtillo-empetrosum*; 7 – *Piceetum myrtillo-hylocomiosum*; 8 – *Piceetum linnaeo-myrtillosum*; 9 – *Piceetum gymnocarpio-myrtillosum*; 10 – *Piceetum aconitosum*; 11 – *Piceetum rubo saxatilis-vaccinosum*; 12 – *Piceetum filipendulosum*.

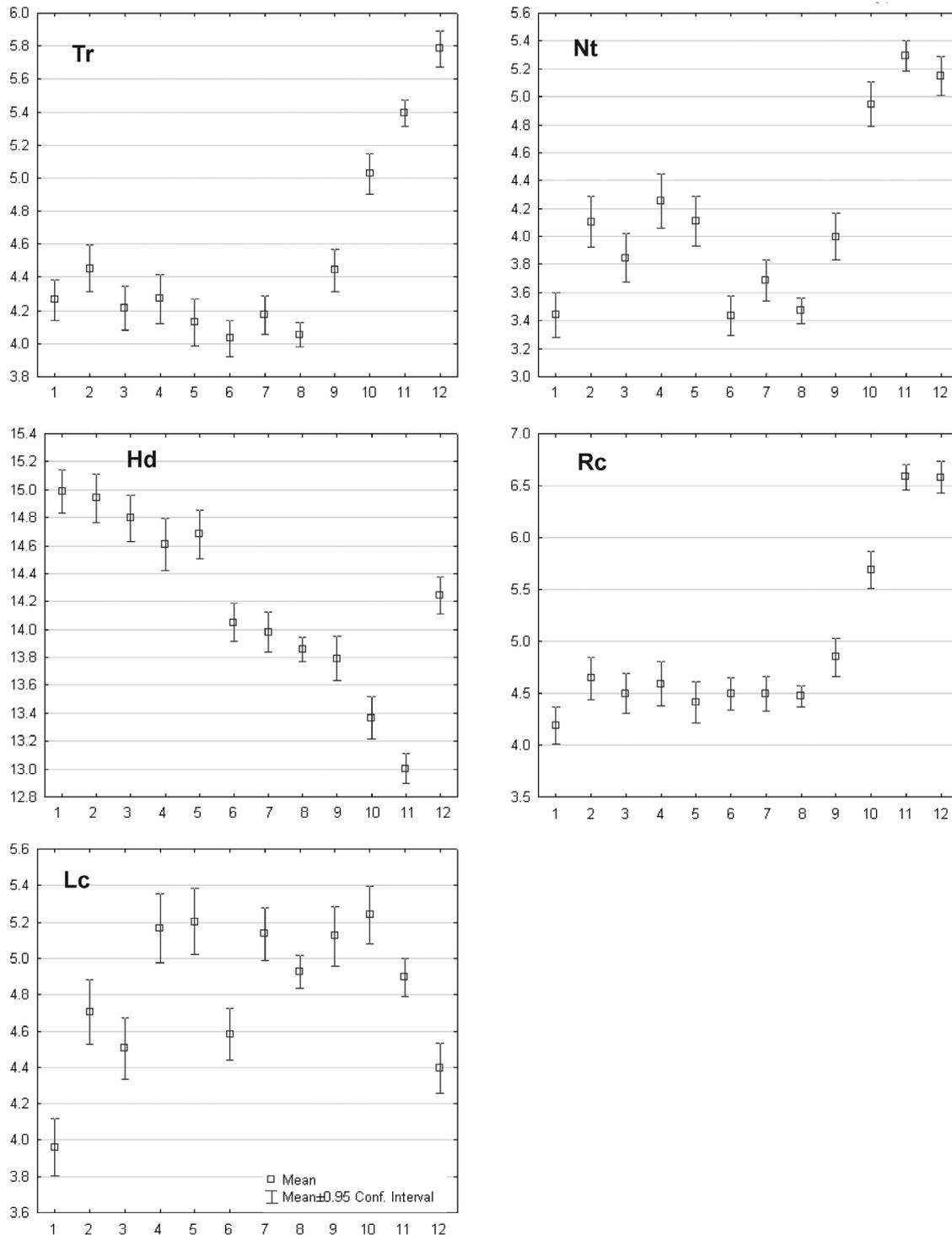


Рис. 4. Средние значения и диапазоны экологических факторов Д.Н. Цыганова для ассоциаций ельников. По вертикальной оси: Tr – шкала трофности; Nt – шкала богатства почв азотом; Hd – шкала увлажнения почв; Rc – шкала кислотности почв; Lc – шкала освещенности-затенения. По горизонтальной оси: 1 – ельник мелкоосоково-сфагновый; 2 – ельник хвощево-сфагновый; 3 – ельник мелкоосоково-долгомощный; 4 – ельник хвощево-долгомощный; 5 – ельник чернично-долгомощный; 6 – ельник воронично-черничный; 7 – ельник чернично-зеленомощный; 8 – ельник мелкотравно-черничный; 9 – ельник папоротничково-черничный; 10 – ельник аконитовый; 11 – ельник бруснично-костяничный; 12 – ельник таволговый.

Fig. 4. Mean values and ranges of environmental factors by D.N. Tsyganov for spruce 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 – Carici-globularis-sphagno-Piceetum; 2 – Equiseto-sphagno-Piceetum; 3 – Carici-globularis-polytrichoso-Piceetum; 4 – Equiseto-polytrichoso-Piceetum; 5 – Myrtillo-polytrichoso-Piceetum; 6 – Empetro-Piceetum; 7 – Myrtillo-Hylocomioso-Piceetum; 8 – Maianthemo-Piceetum; 9 – Gymnocarpio-Piceetum; 10 – Aconito-Piceetum; 11 – Vaccinio-Rubo saxatilis Piceetum; 12 – Filipendulo-Piceetum.

Таблица 3. Индекс Уиттекера по ассоциациям еловых лесов

Table 3. Whittaker index of spruce forests associations

Ассоциация	Индекс Уиттекера
Ельник таволговый	3.79
Ельник бруснично-костяничный	3.59
Ельник хвощево-сфагновый	3.49
Ельник чернично-зеленомошный	3.41
Ельник аконитовый	2.90
Ельник папоротничково-черничный	2.73
Ельник мелкотравно-черничный	2.36
Ельник хвощово-долгомошный	2.22
Ельник чернично-долгомошный	2.14
Ельник мелкоосоково-долгомошный	2.05
Ельник мелкоосоково-сфагновый	1.98
Ельник воронично-черничный	1.97

Таблица 4. Коэффициент флористического сходства Сьеренсена между ассоциациями ельников

Table 4. Sorensen's floristic similarity coefficient between spruce forests associations

Ассоциации	Ельник мелкоосоково-сфагновый	Ельник хвощево-сфагновый	Ельник мелкоосоково-долгомошный	Ельник хвощово-долгомошный	Ельник чернично-долгомошный	Ельник воронично-черничный	Ельник чернично-зеленомошный	Ельник мелкотравно-черничный	Ельник папоротничково-черничный	Ельник аконитовый	Ельник бруснично-костяничный	Ельник таволговый
Ельник мелкоосоково-сфагновый	1	0.47	0.72	0.52	0.6	0.54	0.43	0.35	0.27	0.18	0.13	0.23
Ельник хвощево-сфагновый	0.47	1	0.55	0.63	0.63	0.51	0.53	0.56	0.46	0.44	0.36	0.49
Ельник мелкоосоково-долгомошный	0.72	0.55	1	0.65	0.71	0.79	0.6	0.51	0.41	0.32	0.22	0.26
Ельник хвощово-долгомошный	0.52	0.63	0.65	1	0.75	0.69	0.62	0.66	0.5	0.4	0.29	0.36
Ельник чернично-долгомошный	0.6	0.63	0.71	0.75	1	0.72	0.59	0.61	0.5	0.39	0.27	0.33
Ельник воронично-черничный	0.54	0.51	0.79	0.69	0.72	1	0.73	0.64	0.52	0.4	0.3	0.3
Ельник чернично-зеленомошный	0.43	0.53	0.6	0.62	0.59	0.73	1	0.77	0.68	0.56	0.44	0.4
Ельник мелкотравно-черничный	0.35	0.56	0.51	0.66	0.61	0.64	0.77	1	0.72	0.58	0.46	0.46
Ельник папоротничково-черничный	0.27	0.46	0.41	0.5	0.5	0.52	0.68	0.72	1	0.67	0.56	0.47
Ельник аконитовый	0.18	0.44	0.32	0.4	0.39	0.4	0.56	0.58	0.67	1	0.65	0.63
Ельник бруснично-костяничный	0.13	0.36	0.22	0.29	0.27	0.3	0.44	0.46	0.56	0.65	1	0.53
Ельник таволговый	0.23	0.49	0.26	0.36	0.33	0.3	0.4	0.46	0.47	0.63	0.53	1

таволговый (в лощинах мелких речек и ручьев, в логах), ельник бруснично-костяничный (высокая пойма р. Сотки), ельник хвощево-сфагновый (лощинообразные понижения со стоком воды с болот и логов). Наименьшим разнообразием

характеризуется олиготрофный ельник мелкоосоково-сфагновый, долгомошные ельники и ельник воронично-черничный. Эти ассоциации выше были охарактеризованы как олиготрофные и мезоолиготрофные.

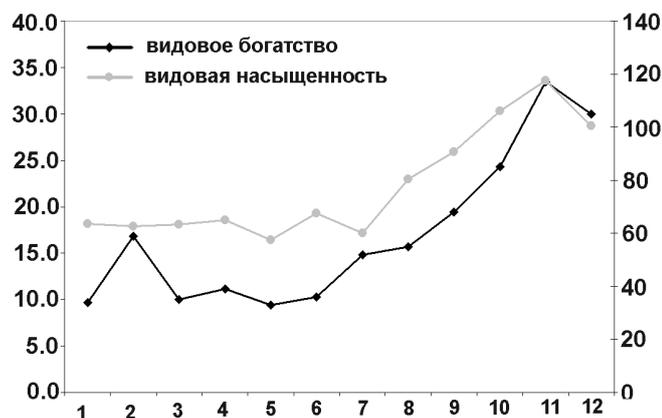


Рис. 5. Видовая насыщенность и видовое богатство ассоциаций ельников. Левая вертикальная ось – видовая насыщенность, правая – видовое богатство. Ассоциации: 1 – ельник мелкоосоково-сфагновый; 2 – ельник хвощево-сфагновый; 3 – ельник мелкоосоково-долгомошный; 4 – ельник хвощево-долгомошный; 5 – ельник чернично-долгомошный; 6 – ельник воронично-черничный; 7 – ельник чернично-зеленомошный; 8 – ельник мелкотравно-черничный; 9 – ельник папоротничково-черничный; 10 – ельник аконитовый; 11 – ельник бруснично-костяничный; 12 – ельник таволговый.

Fig. 5. Species saturation and species richness of spruce associations. Left vertical axis – species saturation, right axis – species richness. Associations: 1 – *Piceetum carici-globularis-sphagnosum*; 2 – *Piceetum equiseti-sphagnosum*; 3 – *Piceetum carici-globularis-polytrichosum*; 4 – *Piceetum equiseti-polytrichosum*; 5 – *Piceetum myrtillo-polytrichosum*; 6 – *Piceetum myrtillo-empetrosum*; 7 – *Piceetum myrtillo-hylocomiosum*; 8 – *Piceetum linnaeo-myrtillosum*; 9 – *Piceetum gymnocarpio-myrtillosum*; 10 – *Piceetum aconitosum*; 11 – *Piceetum vacciniorubo-saxatilis*; 12 – *Piceetum filipendulosum*.

Наконец, сравнение ассоциаций по флористическому сходству (табл. 4), показывает, что ассоциации сфагновой, долгомошной и черничной групп (олиготрофные и мезоолиготрофные) более сходны между собой, чем с ассоциациями разнотравной, широколиственной и влажнотравной групп (мезотрофными и мезоевтрофными), и наоборот. Исключение здесь опять составляет мезотрофный ельник хвощево-сфагновый, который проявляет примерно одинаковое сходство на среднем уровне со всеми ассоциациями, поскольку в его покрове сочетаются олиготрофные, мезотрофные и мезоевтрофные виды.

Заключение

В составе еловых лесов Пинежского заповедника выявлено 12 ассоциаций, относящихся к 7 группам ассоциаций, которые охватывают все экологическое пространство местообитаний. По трофности они располагаются на градиенте от олиготрофных до евтрофных, по увлажненности – от гигрофильных до мезофильных. Наибольшим флористическим разнообразием характеризуются ассоциации на евтрофном конце экологического ряда. Наибольшим флористическим сходством обладают ассоциации олиготрофных и мезоолиготрофных местообитаний с одной стороны и мезотрофных и мезоевтрофных – с другой.

Для заповедника характерна довольно редкая ассоциация – ельник бруснично-костяничный (группа ассоциаций Ельники широколиственные), распространенная в высокой пойме р. Сотки и на отдельных участках карстогенного ландшафта. Эта ассоциация была установлена еще Д.Н. Сабуровым (1972). У других авторов указаний на распространение данной ассоциации в других районах северной тайги – нет.

Проведенная работа позволила уточнить список и фитоценотический состав синтаксонов еловых Пинежского заповедника на статистической основе.

Литература

- Василевич В.И. 2004. Ельники черничные Европейской России // Ботанический журнал. Т. 89 (11). С. 1728–1739.
- Василевич В.И., Бибикина Т.В. 2004а. Сфагновые ельники Европейской России // Ботанический журнал. Т. 89 (5). С. 734–748.
- Василевич В.И., Бибикина Т.В. 2004б. Травяные ельники Европейской России // Ботанический журнал. Т. 89 (1). С. 13–27.
- Игнатов М.С., Игнатова Е.А. 2004. Флора мхов средней части Европейской России. Т. 1, 2. М.: Товарищество научных изданий КМК. 944 с.
- Классификация и диагностика почв СССР. М., 1977. 222 с.
- Корчагин А.А. 1964. Видовой (флористический) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. М.-Л.: Наука. С. 39–62.
- Кутенков С.А., Кузнецов О.Л. 2013. Разнообразие и динамика заболоченных и болотных лесов Европейского Севера России // Разнообразие и динамика лесных экосистем России / под ред. А.С. Исаева. Москва. С. 152–204.
- Кучеров И.Б., Разумовская А.В., Чуракова Е.Ю. 2010. Еловые леса национального парка «Кенозерский» (Архангельская обл.) // Ботанический журнал. 2010. Т. 95. № 9. С. 1286–1296.
- Лебедева Н.В., Кривошук 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. Москва. 432 с.

- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 1998. Наука о растительности (история и современное состояние концепций). Уфа. 413 с.
- Неволин О.А. (ред.). 1971. Полевой справочник таксатора для таежных лесов Европейского Севера. Архангельск. 196 с.
- Попов С.Ю. 2015. Геоботаническая карта Пинежского заповедника. М 1:25000. Фонды каф. Общей экологии МГУ им. М.В.Ломоносова, фонды ГПБЗ «Пинежский».
- Попов С.Ю., Беляева Н.Г., Басова Е.В., Тихонова Е.В., Кадетов Н.Г., Морозова О.В., Пузаченко М.Ю., Черненко Т.В. 2014. База данных FORDIV. Св. о государственной регистрации № 2014620979. М.: Роспатент.
- Попов С.Ю., Яковлева А.И. 2008. Растительность ключевого участка Пинежского заповедника // Компоненты экосистем и биоразнообразии карстовых территорий Европейского Севера России. Архангельск. С. 85–122.
- 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.
- Пьявченко Н.И. 1963. Лесное болотоведение. Москва. 192 с.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И. 2002. Еловые леса России. Москва. 335 с.
- Сабуров Д.Н. 1988. Геоботаническая карта Пинежского заповедника. М 1:25000. Фонды ГПБЗ «Пинежский».
- Сабуров Д.Н. 1972. Леса Пинеги. Ленинград. 173 с.
- Смирнов В.Э., Ханина Л.Г. 2004. Методы анализа состояния растительного покрова // Восточноевропейские леса. История в голоцене и современность. Т. 1. Москва. С. 290–313.
- Цыганов Д.Н. 1983. Фиотиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. Москва. 198 с.
- Чертов О.Г. 1974. Определение типов гумуса лесных почв. Методические указания. Ленинград. 72 с.
- Шаврина Е.В., Малков В.Н. 2000. Геологическое строение и рельеф // Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника. Архангельск. С. 15–37.
- Шмидт В.М. 1984. Математические методы в ботанике. Ленинград. 288 с.
- McCune B., Mefford M.J. 2006. **PC-ORD. Multivariate analysis of Ecological Data, Version 5.** MjM Software Design, Glenden Beach, Oregon. 300 p.
- Kutenkov S.A., Kuznetsov O.L. 2013. Diversity and dynamics of wetland and boggy forests of the Russian European North. In: *Diversity and dynamics of forest ecosystem of Russia*. Moscow. P. 152–204. [In Russian]
- Lebedeva N.V., Krivolutskiy 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, Glenden Beach, Oregon. 300 p.
- Mirkin B.M., Naumova L.G. 1998. *Vegetation Science (history and current status of concepts)*. Ufa. 413 p. [In Russian]
- Nevolin O.A. (ed.). 1971. *Field guide for taxotere for taiga forests of the European North*. Arkhangelsk. 196 p. [In Russian]
- Piavchenko N.I. 1963. *Forestry boggy science*. Moscow. 192 p. [In Russian]
- Popov S.Yu. 2015. *Geobotanic map of the Pinega State Reserve*. М 1:25000. Funds of Pinega State Reserve, Funds of Lomonosov Moscow state university. [In Russian]
- Popov S.Yu., Beliaeva N.G., Basova E.V., Tikhonova E.V., Kadetov N.G., Morozova O.V., Puzachenko M.Yu., Chernenkova T.V. 2014. *Database FORDIV. Certificate of state registration № 2014620979*. Moscow: Rospatent.
- Popov S.Yu., Yakovleva A.I. 2008. Vegetation of key area of the Pinega State Reserve. In: *Ecosystem components and biodiversity of karst area of the Russian European North*. Arkhangelsk. P. 85–122. [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]
- Puchnina L.V. 2000. Vegetation. In: *Structure and dynamics of nature components of the Pinega State Reserve*. Arkhangelsk. P. 78–90. [In Russian]
- Rysin L.P., Savelieva L.I. 2002. *Spruce forests of Russia*. Moscow. 335 p. [In Russian]
- Saburov D.N. 1972. *Forests of Pinega*. Leningrad. 173 p. [In Russian]
- Saburov D.N. 1988. *Geobotanic map of the Pinega State Reserve*. М 1:25000. Funds of Pinega State Reserve. [In Russian]
- Shavrina E.V., Malkov V.N. 2000. Geological structure and relief. In: *Structure and dynamics of nature components of the Pinega State Reserve*. Arkhangelsk. P. 15–37. [In Russian]
- Shmidt V.M. 1984. *Mathematical methods in botany*. Leningrad. 288 p. [In Russian]
- Smirnov V.E., Khanina L.G. 2004. Methods for analysis of vegetation status. In: *Eastern Europe forests. The history in the Holocene and the present*. Vol. 1. Moscow. P. 290–313. [In Russian]
- Tsyganov D.N. 1983. *Phytoindication environmental mode in the subzone of coniferous and deciduous forests*. Moscow. 198 p. [In Russian]
- Vasilevich V.I. 2004. Myrtillo-Piceetum of European Russia. *Botanical Journal* 89 (11): 1728–1739. [In Russian]
- Vasilevich V.I., Bibikova T.V. 2004a. Sphagnum spruce forests of European Russia. *Botanical Journal* 89 (5): 734–748. [In Russian]
- Vasilevich V.I., Bibikova T.V. 2004b. Herb spruce forests of European Russia. *Botanical Journal* 89 (1): 13–27. [In Russian]

References

- Chertov O.G. 1974. *Identification of humus types in forest soils. Guidelines*. Leningrad. 72 p. [In Russian]
- Classification and diagnostic of soils of the USSR. Moscow, 1977. 222 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]
- Korchagin A.A. 1964. The species (floristical) composition of plant communities and the methods of its study. In: *Field geobotany*. Moscow; Leningrad. P. 39–62. [In Russian]
- Kucherov I.B., Razumovskaya A.V., Churakova E.Yu. 2010. Spruce forests of the National Park “Kenozerski”. *Botanical Journal* 95: 1286–1296. [In Russian]

THE VEGETATION OF SPRUCE FORESTS IN THE PINEGA STATE RESERVE

S. Yu. Popov

Lomonosov Moscow State University

e-mail: s_yu_popov@rambler.ru

The Pinega Natural State Reserve is located in the Arkhangelsk Province in the northern taiga subzone. Spruce forests represent the dominant vegetation formation of its territory. The vegetation of this forest is classified, based on 192 phytosociological descriptions. It reveals 12 associations, which represent 7 groups of associations. Detailed characteristics of these syntaxa, including analysis of their biodiversity, are provided. The revealed syntaxa differ both in species composition and environmental conditions: moisture, nutrition, nitrogen availability and acidity. Most poor conditions in terms of mineral nutrition occupy sphagnous spruce forests and bilberry-dominated spruce forests, while under the richest conditions varioherbaceous, humidoherbaceous and nemoral-herbaceous spruce forests occur. The Pinega Reserve is the only locality, where the *Piceetum rubo saxatilis-vaccinosum* association occurs in the northern taiga subzone.

Keywords: association, group of associations, non-metric scaling, species diversity, species richness, spruce forests.