

УЧРЕЖДЕНИЕ РОССИЙСКОЙ
АКАДЕМИИ НАУК
Институт биологии Коми
научного центра Уральского отделения РАН

С. В. Дёгтева, Ю. А. Дубровский

**ЛЕСНАЯ
РАСТИТЕЛЬНОСТЬ
БАССЕЙНА
Р. ИЛЫЧ В ГРАНИЦАХ
ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО
ЗАПОВЕДНИКА**



Санкт-Петербург
«НАУКА»
2014

УДК 581.55:57.063.7(234.851)

ББК 43.4

Д 26

Дёгтева С. В., Дубровский Ю. А. Лесная растительность бассейна р. Илыч в границах Печоро-Илычского заповедника. СПб.: Наука, 2014. — 291 с.

ISBN 978-5-02-038379-1

В монографии обобщены результаты многолетних геоботанических и флористических исследований лесных сообществ бассейна верхнего и среднего течения р. Илыч в пределах Печоро-Илычского заповедника. Приведены результаты формационного анализа объединенной ценофлоры лесов. Представлены материалы классификации лесов, охарактеризовано их ценотическое разнообразие. Предложены модели динамических рядов, отражающие смены растительности в условиях заповедного режима, показано изменение ценотической роли видов в процессе сукцессий.

Книга предназначена для специалистов в области ботаники, экологии, охраны окружающей среды. Библиогр. 319 назв. Ил. 18. Табл. 26.

Ответственный редактор:

д. б. н. В. Ю. Нешатаева

Рецензенты

д. б. н. С. В. Загирова

к. б. н., доцент Г. С. Шушпанникова

ISBN 978-5-02-038379-1

© ИБ Коми УрО РАН, 2014

© Редакционно-издательское оформление

Издательство «Наука», 2014

ВВЕДЕНИЕ

Интенсивное лесопользование в таежной зоне привело к существенной трансформации лесных экосистем. В Европейской части России массивы мало нарушенных и девственных лесов сегодня крайне немногочисленны и занимают подчиненные площади в составе лесного фонда (Леса ..., 1999; Ярошенко и др., 2001; Малонарушенные лесные территории ..., 2008; Особо охраняемые природные..., 2009). В Республике Коми девственная темнохвойная тайга сохранилась преимущественно в предгорьях и на западном макросклоне Уральских гор, в пределах двух крупных особо охраняемых природных территорий федерального значения — Печоро-Илычского государственного природного биосферного заповедника и национального парка «Югыд ва». Растительный покров этих резерватов, занимающих в общей сложности площадь около 3 млн га (Таскаев, Дёгтева, 1999; Особо охраняемые природные ..., 2011), изучен еще далеко недостаточно, поэтому выполнение здесь углубленных целенаправленных геоботанических и флористических исследований остается актуальным.

К настоящему моменту более значительна степень изученности растительного мира Печоро-Илычского заповедника, организованного в 1930 г. (Земля девственных лесов, 2000; Особо охраняемые природные ..., 2011). Изучение растительного покрова междуречья Печоры и Илыча было начато еще до организации заповедника А. П. Шенниковым (1923), В. С. Говорухиным (1929а, 1929б), В. Ф. Самбуком (1930, 1931, 1932). Впоследствии углубленным исследованием флоры сосудистых растений и отдельных лесных формаций занимались такие специалисты заповедника, как Л. Б. Ланина (1940,

1963), А. М. Леонтьев (1963), В. В. Федотов (1981). Значительный вклад в изучение растительного покрова резервата внесли сотрудники Ботанического института Академии наук СССР: А. А. Корчагин (1940), М. С. Боч, В. И. Василевич и С. Г. Самбук (Боч, Василевич, 1976, 1980; Самбук, 1979; Взаимосвязи компонентов ..., 1980). С середины 1980-х гг. в течение почти 10 лет комплексные исследования растительного мира на территории заповедника проводили специалисты Института биологии Коми НЦ УрО РАН А. Н. Лавренко, З. Г. Улле, Н. П. Сердитов, Г. В. Железнова, Н. И. Непомилуева, С. В. Дёгтева (Дёгтева, 1992; Непомилуева, 1992; Лавренко и др., 1995; Флора и растительность ..., 1997; Железнова, Шубина, 1998). Эти работы получили продолжение в 2004 г. и выполняются до настоящего времени. Спектр исследований ученых Института биологии в этот период существенно расширился. Наряду с изучением разнообразия растительности (Дёгтева, 2005а, 2005б, 2008; Дубровский, 2007а, 2007б, 2008а, 2008б, 2009, 2010а, 2010б, 2010в; Дёгтева, Дубровский, 2008, 2009а, 2009б, 2010, 2011, 2012; Дубровский, Дёгтева, 2008, 2010а, 2010б; Дёгтева и др., 2009), сосудистых растений (Улле, 2005; Канев, 2007, 2008; Самарина, Канев, 2010; Канев, Дёгтева, Полетаева, 2012) и мохообразных (Дулин, 2008, 2012), начата инвентаризация альгофлоры (Стенина, 2005, 2007, 2010), лишено- и микобиот (Косолапов, 2005, 2008 а, 2008б, 2010, 2011; Паламарчук, 2005а, 2005б, 2005в, 2007, 2008, 2009а, 2009б, 2011а, 2011б, 2012а, 2012б; Херманссон и др., 2006), проводится оценка состояния ценопопуляций редких видов (Плотникова, 2007а, 2007б, 2008а—ж, 2010; Плотникова, Дёгтева, Дубровский, 2010; Кириллова, 2010; Семенова, 2012а, 2012б). С использованием материалов геоботанических исследований разработана оригинальная система эколого-ценотических групп сосудистых растений (Дёгтева, Новаковский, 2012).

Изучение ценотического, видового и популяционного разнообразия в период с 2004 по 2010 гг. проведено в бассейне р. Ильч (верхнее и среднее течение), водосбор которой охватывает предгорные и горные ландшафты Северного Урала. Растительный покров здесь имеет сложную организацию, что обусловлено его подзональным членением и наличием вертикальной поясности. Исследованы ключевые участки, расположенные в увалистой полосе (окрестности кордона Исперед*, о-ва Бияизъяди, междуречье и окрестности устьев рек Ичет-Анью и Ыджид-Анью, окрестности кордонов Шежимдикост и Усть-Ляга, междуречье и окрестности устьев рек Ичет-Сотчемъель и Ыджид-Сотчемъель, окрестности ручья Золотой-Ёль, кордона

* Географические названия приведены согласно листам топографической карты М 1 : 100 000 в системе координат 1942 г.

Укьюдин), и горах Северного Урала (хребты Шука-Ёльиз, Кычильиз, Макар-из и Турынья-нёр, Маньхамбо). Получены новые сведения о ценоотическом и видовом разнообразии лесной, болотной, луговой, кустарниковой, горно-тундровой растительности.

Облик ландшафтов предгорий и нижних поясов гор исследованной территории определяют лесные сообщества, типичные для сибирской полидоминантной тайги. Естественное развитие темнохвойных еловых, елово-пихтовых, пихтовых и кедровых насаждений нарушается такими катастрофическими природными факторами, как пожары и ветровалы. На горяч и участках ветровалов формируются сообщества, в которых эдификаторную роль играют *Betula pubescens* и *Populus tremula*. Часть производных лиственных лесов сформировалась в результате пожаров, имеющих антропогенное происхождение. Всё отмеченное позволяет рассматривать бассейн Илыча как хороший модельный участок для изучения естественной структуры и динамики лесного покрова таежного биома. В монографии, предлагаемой вниманию читателей, рассматриваются вопросы ценоотического и видового разнообразия лесных экосистем данной территории, особенности их сукцессионных смен.

При планировании исследований авторы ставили перед собой следующие задачи:

- изучить ценоотическое разнообразие лесной растительности бассейна р. Илыч в верхнем и среднем течении, выполнить ее классификацию с использованием динамического подхода;
- выявить и проанализировать флористическое разнообразие лесных формаций, распространенных в бассейне р. Илыч;
- определить особенности трансформации структуры древостоев, изменения видового состава и ценоотической роли сосудистых растений травяно-кустарничкового яруса при демутиационных сукцессиях лесной растительности.

В монографии представлена классификация лесной растительности бассейна р. Илыч, базирующаяся на данных проведенных исследований с привлечением сведений, которые есть в литературе (Корчагин, 1940; Ланина, 1963; Леонтьев, 1963; Непомилуева, 1992). Детально охарактеризовано ее ценоотическое разнообразие. Приведены результаты формационного анализа объединенной ценофлоры лесов. Предложены модели динамических рядов, отражающие смену растительности в условиях заповедного режима. На примере насаждений зеленомошного типа леса показано изменение состава и структуры насаждений, ценоотической роли видов нижних ярусов сообществ в процессе демутиационных пирогенных сукцессий.

Результаты, полученные при классификации лесных фитоценозов Печоро-Илычского заповедника и формационном флористи-

ческом анализе, могут использоваться при мониторинге биоразнообразия и состояния экосистем территории, найти применение при составлении карт растительности резервата и всего региона. Монография ориентирована на специалистов, работающих в областях науки о растительности, охраны окружающей среды, а также преподавателей и студентов биологических специальностей высших учебных заведений.

Исследования частично выполнены при поддержке программы Президиума РАН «Живая природа», проект № 12-П-4-1018 «Видовое, ценоотическое и экосистемное разнообразие ландшафтов территории объекта Всемирного наследия ЮНЕСКО „Девственные леса Коми“».

Авторы благодарны коллегам д. б. н. Г. В. Железновой и к. б. н. Т. П. Шубиной за определение коллекций мохообразных, к. б. н. Т. Н. Пыстиной и инженеру Н. А. Семёновой за определение сборов лишайников, к. б. н. А. Б. Новаковскому за консультации при статистической обработке данных, ведущему инженеру И. А. Романовой за помощь при создании базы данных геоботанических описаний, ведущему инженеру Л. Н. Рыбину за подготовку карты-схемы районов исследований.

ГЛАВА 1

ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТЕРРИТОРИИ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Печоро-Илычский государственный природный биосферный заповедник расположен на юго-востоке Республики Коми, в подзонах средней и частично северной тайги. Его первоначальная площадь неоднократно менялась и сегодня составляет 721 322 га (Кадастр ..., 1993; Особо охраняемые природные ..., 2011). В настоящее время территория резервата занимает два изолированных участка. Основной из них располагается в междуречье верхнего течения Печоры и ее крупного правого притока первого порядка — Илыча, в предгорьях и горах Северного Урала. Второй, небольшой по площади, включает ландшафты Печорской низменности в окрестностях пос. Якша. Южная граница резервата проходит по долине р. Печора, западная — по водоразделу рек Печора—Илыч вдоль меридиана 58° в. д., северная — по долинам рек Илыч и Кожимью, восточная — по водораздельным хребтам Северного Урала (Атлас ..., 1964; Кадастр ..., 1993; Система ..., 1996; Атлас ..., 1997).

1. 1. Климат

Заповедник характеризуется умеренно-континентальным климатом. Основными факторами, влияющими на погоду, являются циркуляция воздушных масс, годовой температурный режим, количество

осадков и рельеф местности. Территория резервата в зависимости от времени года подвержена влиянию арктических и полярных воздушных масс, континентальных антициклонов из Средней Азии, атлантических циклонов и фронтов, формирующихся над Северным Ледовитым океаном. Для горной части также характерны местные ветры (Земля девственных лесов, 2000).

В силу перечисленных факторов, а также из-за значительной площади, климатические условия территории неоднородны. Суровость климата возрастает по направлению от равнины к горам. Например, ледостав на р. Печора в окрестностях пос. Якша происходит в конце октября—начале ноября. Замерзает Печора 9—10 ноября, а средняя многолетняя дата вскрытия реки — 5 мая. Соответственно в верховьях Ильча вскрытие происходит позже, в среднем на 8—10 дней. Почти также разнятся и сроки установления ледового покрова (Житенёв, Серебряный, 1988).

Среднемесячные положительные температуры воздуха фиксируются в течение 6 мес, однако средняя продолжительность безморозного периода составляет лишь 80—83 дня. В отдельные годы, когда отмечаются поздние весенние и ранние осенние заморозки, безморозный период длится около 50 дней (Справочник ..., 1965). Среднегодовая температура воздуха -1°C . Наиболее холодными зимними месяцами являются январь (средняя многолетняя температура -16.6°C) и февраль (-16°C). Абсолютные минимумы температуры составляют, по различным данным, от -54°C (Справочник ..., 1965) до -57.6°C (Житенёв, Серебряный, 1988). Самый теплый месяц года — июль; средняя многолетняя температура воздуха в этот период составляет $+16^{\circ}$, абсолютный максимум $+36^{\circ}\text{C}$. Средняя продолжительность вегетационного периода, когда среднесуточная температура превышает $+10^{\circ}\text{C}$, невелика — 80—85 дней на равнинных участках (Взаимосвязи компонентов ..., 1980) и 47—80 дней в предгорьях и горах Северного Урала (Справочник ..., 1965).

Осадки выпадают преимущественно в теплый период года (апрель—октябрь), их общая годовая сумма довольно значительна и варьирует в равнинной части от 500 до 800 мм (Справочник ..., 1972), а в горах — от 800 до 1000 мм (Атлас ..., 1964). Устойчивый снежный покров образуется на равнине 23 октября, в горах — 8—10 октября. Средняя продолжительность периода, в течение которого территория заповедника находится под снежным покровом, для его равнинной части составляет в среднем 203, для горной — 252 дня (Земля девственных лесов, 2000). В горной части в отдельные годы в логах и на северных склонах снег не стает полностью (Житенёв, Серебряный, 1988). Наибольшее количество снега на почве регистрируется в марте. В этот период

средняя высота снежного покрова в предгорьях достигает 105 см, в горах нередко превышает 2 м. При этом почва промерзает на 30—70 см (Земля девственных лесов, 2000).

1. 2. Рельеф, геология и почвы

Территорию заповедника подразделяют на три ландшафтные зоны, различные в физико-географическом отношении: равнинную, предгорную и горную (Варсанюфьева, 1940; Корчагин, 1940; Атлас ..., 1964). В пределах резервата также выделяют районы разного геологического строения с различным характером рельефа

В 1921—1924 гг. Северной научно-промысловой экспедицией под руководством А. А. Чернова были проведены геологические исследования в бассейне р. Илыч. В 1925 г. эту работу продолжила В. А. Варсанюфьева, которая по результатам своих исследований опубликовала очерки геологического и геоморфологического строения северной половины территории заповедника (Варсанюфьева, 1940). Она также составила геологическую карту, карту геоморфологических районов, гипсометрическую и орографическую карты исследованного района. В итоге работ В. А. Варсанюфьевой, материалы которых широко используются ботаниками для характеристики природных условий региона, геологическое и геоморфологическое строение Илычского бассейна было уже в основном выяснено, и дальнейшие исследования в этой области носили уточняющий характер (Юдин, 1994).

Фундамент области Печорской равнины (равнинная ландшафтная зона) сложен горизонтальными или полого изогнутыми верхнепермскими породами, выступающими полосами среди широко развитых ледниковых отложений. Абсолютные отметки высот здесь не превышают 175 м над ур. м. Формирование современного рельефа происходило в условиях постепенного погребения и сохранения его древних форм. Долины рек в пределах области широкие, с хорошо выраженными террасами, из которых две нижние являются аккумулятивными, а три верхние имеют эрозионно-аккумулятивную природу. К востоку Печорская равнина постепенно переходит в область увалистой полосы (Варсанюфьева, 1940; Атлас ..., 1964).

Предгорная, или увалистая полоса, состоящая из вытянутых невысоких возвышенностей (так называемых парм, или чугр), занимает 30 % территории заповедника (Леонтьев, 1963). В среднем течении Илыча ее ширина колеблется от 7 до 13 км. Местность представляет собой возвышенную равнину, имеющую уклон в сторону долины Илыча, сложенную в основном девонскими, силурийскими,

ордовикскими и каменноугольными отложениями. Ее пересекают крупные левые притоки Илыча—Пырсью, Укью, Ичет-Сотчемьель, Ыджид-Сотчемьель, Ичетляга, Ыджидляга, Шежимью, Ыджид-Анью и многочисленные ручьи. Реки берут начало на плоских заболоченных водоразделах, а в среднем и нижнем течении их долины глубоко врезаются в толщу древних каньонов. Во многих местах встречаются выходы коренных пород, образующие живописные скалы (Исперед-кырта, Лекъиз и др.). В основном это нижнесилурийские серые углисто-известковистые сланцы и известняки, смятые в складки (Варсановьева, 1953). На водоразделах местами сохранился покров ледниковых отложений, которые часто обнажаются по берегам рек в местах, где размывами вскрыты глубокие впадины в материнских породах, заполненные мореной и осадками ледниковых вод (Варсановьева, 1940; Атлас ..., 1964).

В западной части увалистого ландшафтного округа располагается меридионально вытянутая система возвышенностей Высокая Парма, которая в пределах заповедника достигает высот 300—350 м над ур. м. На востоке увалистой полосы находится более высокая гряда, сложенная массивами Эбельиз, Валган-Чугра, Ляга-Чугра, Шежимьиз (Атлас ..., 1964). Вершины некоторых из этих чугр представляют собой плато с каменными россыпями. По склонам возвышенностей и в долинах между ними формируется густая речная сеть. Притоки Илыча, текущие в западной части предгорной зоны (Ичет-Анью, Ыджид-Анью и др.), имеют меридионально вытянутые речные долины. В восточной части увалистого округа долины рек, стекающих с Поясового Камня (Пырсью, Укью и др.), вытягиваются в долготном направлении, а сам Илыч образует меридиональную долину (Атлас ..., 1964).

Меридиональное течение Илыча в пределах заповедника некоторые авторы (Чернов, 1940) разделяют на две геоморфологические зоны. Одна из них располагается ниже устья р. Укью и проходит в узкой долине, сложенной доломитами и углисто-известковыми сланцами. В этом районе располагаются крупные скалы: Татарская кырта, Амбар-кырта и др. К северу от хребта Эбельиз характер местности долины Илыча резко меняется. Относительная высота местности снижается, скальные выходы практически пропадают. Низкие берега представляют собой либо аллювиальные террасы, либо невысокие террасы из коренных пород. Выше устья р. Укью долина Илыча имеет практически равнинный характер с широкими плёсами, медленным течением, обилием стариц и заводей. Эта область носит название Верхне-Илычской низины (равнины) с хорошо очерченными геоморфологическими границами (Варсановьева, 1940).

В. А. Варсановьева (1929) полагала, что меридиональный отрезок долины Илыча более древний по возрасту, чем широтный.

В прошлом «древний» Илыч через систему продольных межгорных долин впадал в Малую Печору. Позднее он был перехвачен широтным потоком и изменил свое течение, а по его древней долине протекает теперь р. Ыджидляга. Вдоль этой долины проходят важнейшие природные рубежи: геологические, почвенные, геоботанические. Параллельно долине р. Ыджидляга, с севера на юг, тянется линия тектонических нарушений, которая разделяет комплексы силурийских и девонских осадочных пород. Здесь же расположена граница распространения карбонатных пород (Атлас ..., 1964), совпадающая с ботанико-географическим рубежом — границей между подзонами северной и средней тайги. Стоит также отметить, что долина р. Илыч в пределах резервата нигде не затрагивает горной части.

Область горной полосы Уральского хребта сложена кристаллическими породами и метаморфическими сланцами кембрийского и докембрийского возраста. В пределах этой зоны В. А. Варсанюфьева (1940) выделила несколько горных цепей, параллельных друг другу. Известны четыре системы меридионально вытянутых хребтов. Хребет Коренной Поясовый Камень, вершины которого достигают высоты 1096 м над ур. м. (гора Ничур-Чахль), вытянут вдоль восточной границы заповедника. Западнее этой горной системы находится довольно низкогорная гряда — хребет Илычский Поясовый Камень, который сложен кварц-серицитовыми сланцами и кварцитами, прорванными небольшими интрузиями основных пород, преобразованных в зеленые сланцы (Варсанюфьева, 1940). К западу и северо-западу от этой системы располагается центральная полоса возвышенностей, которая не представляет собой такой единой целостной группы, как две предыдущие. На севере резервата к этой системе относятся гранитные массивы Макара-из, Турынья-нёр, на юге они переходят в массив Маньхамбо, также сложенный гранитными породами. Гора Сотчемъель-из (высота 1039 м над ур. м.), которая является орографическим продолжением этой системы, располагается в междуречье рек Неримью и Ичетляга. На южном крае этой системы находится гора Торрепорреиз, сложенная метаморфическими сланцами.

К западу от центральной полосы возвышенностей располагается горная система, состоящая из ряда высоких вершин, сложенных кварцитами (Варсанюфьева, 1940). На севере находится зубчатый горный массив Кожимъиз (1195 м над ур. м.), который с юга отделен небольшой долиной от хребта Кычильиз (911 м над ур. м.). Еще один протяженный хребет — Щука-Ёльиз (максимальная высота, гора Листовка-Ёль, 1095 м над ур. м.) отделяется от хр. Кожимъиз долиной реки Пырсью. Южной оконечностью этого хребта является гора Парус-из (высота 541 м над ур. м.). Далее эта система переходит

в поднятие хребта Нерим-из (685 м над ур. м.) и к югу, в долине р. Ичетляга, сходит на нет (Атлас, 1964).

Почвенный покров территории резервата характеризуется значительным разнообразием, что объясняется неоднородностью природных условий почвообразования. Его систематическое изучение началось в рамках изысканий по составлению Государственной почвенной карты СССР (М 1 : 1 000 000) и Почвенной карты РСФСР (М 1 : 2 500 000). Результаты исследований нашли отражение в виде листов соответствующих карт и ряде обобщающих публикаций (Почвы ..., 1972; Забоева, 1975; Забоева, Казаков, 1977; Взаимосвязи компонентов ..., 1980; Земля девственных лесов, 2000; Государственная почвенная карта ..., 2005). В последние годы получены дополнительные сведения о разнообразии почв, представленных в ландшафтах Печоро-Илычского заповедника (Втюрин, 2005; Атлас почв ..., 2010; Бобровский, 2010; Бовкунов и др., 2010; Семиколенных, Добрынин, 2010; Титова, Горячкин, 2010; Жангуров и др., 2011, 2012а, 2012б; Почвы заповедников и национальных парков ..., 2012).

В соответствии с почвенно-географическим районированием (Подзолистые почвы ..., 1981) территория Печоро-Илычского заповедника относится к Тимано-Печорской провинции, Подгорно-Уральскому округу глееподзолистых почв. Равнинная часть резервата входит в Печорский долинный район иллювиально-гумусово-железистых подзолов и мелкоконтурных сочетаний аллювиальных почв. Территория от западных склонов возвышенности Высокая Парма до подножий западного макросклона Северного Урала включена в Предгорный увалистый район глееподзолистых и торфянисто-подзолисто-глееватых почв. Горные цепи и средневысотные горы относятся к Северной подпровинции Северного Урала с преобладанием горных глееподзолистых и горных тундровых почв (Государственная почвенная карта ..., 2005; Почвы заповедников и национальных парков ..., 2012).

И.В. Забоевой и В.Г. Казаковым на территории заповедника выделены три почвенных округа и восемь почвенных районов, которые закономерно сменяют друг друга в направлении от Печорской низменности к Уральскому хребту (Почвы ..., 1972; Забоева, 1975; Забоева, Казаков, 1977).

На равнинном Якшинском участке заповедника, занимающем древнюю долину Печоры, выражены до пяти речных террас различного возраста. Надпойменные террасы эрозионно-аккумулятивной природы сложены песками. Здесь сформировались сосняки зеленомошного, зеленомошно-лишайникового и лишайникового типов леса, под которыми развиты иллювиально-железистые подзолы. По мере продвижения вглубь водоразделов, с увеличением влажности ме-

стообитаний, в растительном покрове начинают преобладать сосняки кустарничково-сфагновые с торфянисто-подзолисто-глееватыми иллювиально-гумусовыми почвами. К понижениям мезорельефа приурочены сфагновые болота с торфяно-глеевыми почвами.

В растительном покрове предгорной ландшафтной зоны на дренированных участках приречных полос и расчлененных участках междуречий доминируют еловые с примесью пихты, кедра, березы леса зеленомошного типа. Здесь же встречаются производные березняки и осинники, формирующиеся в процессе демутационных сукцессий на гарях и участках ветровалов. На склонах увалов по мере увеличения отметок абсолютных высот их сменяют пихтарники травяные. Вершины наиболее высоких парм и чугр безлесные, заняты горными тундрами и развалами камней. В мезопонижениях развиты ельники долгомошно-сфагновые и сфагновые, переходные осоково-сфагновые болота. Пересеченный характер местности и сложное строение растительности покрова обуславливают значительное разнообразие почвенного покрова.

Согласно схеме почвенного районирования, предложенной И. В. Забоевой и В. Г. Казаковым (Почвы ..., 1972; Забоева, 1975; Забоева, Казаков, 1977) от западной границы основной части заповедника до гряды Высокая Парма простирается район болотно-подзолистых и торфяно-болотных почв. Далее следуют почвенные районы собственно предгорной ландшафтной зоны. С возвышенностью Высокая Парма совпадает район горно-подзолистых иллювиально-гумусовых и горно-лесных дерновых почв. Районы глееподзолистых, дерново-карбонатных почв, горно-глееподзолистых иллювиально-гумусовых и горно-лесных торфянисто-дерновых почв располагаются в междуречье Печоры и Илыча в окрестностях рек Большой Шежим и Шежимью. Илычский левобережный район глееподзолистых иллювиально-гумусовых почв включает в себя бассейны Ичетляги и Ыджидляги — крупных левых притоков Илыча. Вдоль русла р. Илыч от бассейна р. Укью до северной границы заповедника простирается Илычский левобережный район глееподзолистых и болотно-подзолистых почв.

В горной ландшафтной зоне отчетливо выражена вертикальная поясность, которая прослеживается и в структуре почвенного покрова (Государственная почвенная карта ..., 2005; Почвы заповедников и национальных парков ..., 2012). На высотах до 500—550 м над ур. м. расположен горно-лесной пояс. Здесь преобладают еловые, пихтово-еловые и еловые леса зеленомошного и травяного типов, под пологом которых развиты горные глееподзолистые иллювиально-гумусовые и дерново-лесные скрытоподзолистые почвы. Под темнохвойными лесами долгомошного типа формируются горные торфянисто-

подзолисто-глееватые почвы, отличающиеся от полугидроморфных почв равнинной ландшафтной зоны высокой щебнистостью, близким залеганием коренных пород. В подгольцовом поясе на высотах 550—650 м над ур. м. облик ландшафтов определяют березовые, еловые, пихтовые, изредка лиственничные и кедровые редколесья, чередующиеся с зарослями ерника (*Betula nana*) и можжевельника (*Juniperus sibirica*), фрагментами горных тундр. В долинах водотоков и ложбинах стока развиты горные луга и ивняки. Для данного пояса типичны горно-редколесные иллювиально-гумусовые оподзоленные почвы. На отметках абсолютных высот более 650 м над ур. м. преобладают лишайниковые, лишайниково-зеленомошные, зеленомошные, луговинные тундры. На наиболее высоких вершинах (900—1100 м над ур. м.) под пятнистыми лишайниковыми тундрами развиты горно-тундровые примитивные пропитанно-гумусовые почвы. К плоским вершинам и нагорным террасам приурочены лишайниково-зеленомошные, зеленомошные, луговинные тундры с горно-тундровыми глеевыми (криогенно-солифлюкционными) почвами. В условиях нисходящего промывного водного режима развиты горно-тундровые иллювиально-гумусовые оподзоленные почвы и подбуры тундровые. На вершинах и склонах гор широко распространены каменные россыпи, встречаются останцы выветривания.

На пойменных террасах рек представлены аллювиальные почвы (Анализ первичных сукцессий ..., 2010). Они развиты на галечниково-песчаных наносах, где начинается формирование сообществ травянистых многолетников, и на мощных преимущественно песчаных и супесчаных отложениях под луговыми сообществами, зарослями кустарников (преимущественно ивняками), первичными березняками и темнохвойными (главным образом, пихтовыми) лесами травяного типа.

Систематический список почв включает 11 отделов (текстурно дифференцированные, альфегумусовые, железисто-метаморфические, структурно-метаморфические, криометаморфические, глеевые, органо-аккумулятивные, литоземы, аллювиальные, слабообразованные, торфяные) и 29 типов почв (Почвы заповедников и национальных парков ..., 2012).

1. 3. Растительность

Территория Печоро-Илычского биосферного заповедника, согласно современному геоботаническому районированию, входит в состав Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции Урало-Западносибирской провинции Евразийской таежной области (Исачен-

ко, Лавренко, 1980). Отличительной особенностью растительного покрова данной подпровинции является господство темнохвойных лесов с доминированием в составе древостоев видов сибирской полидоминантной тайги: *Picea obovata*, *Abies sibirica* и *Pinus sibirica*. В нижних ярусах и подлеске лесных сообществ сибирские виды также играют значительную роль. Леса равнинных пространств в заповеднике характеризуются развитием мощного мохового покрова, в то время как в горных лесах часто наблюдается повышение эдификаторной роли травянистых растений, прежде всего папоротников (Карпенко, 1980).

Одной из особенностей растительного покрова изучаемой территории является то, что в заповеднике проходит граница между подзонами средней и северной тайги (Юдин, 1954а, 1954б, 1954в, 1954с). Она располагается параллельно долине р. Ыджидляга и совпадает с границей распространения карбонатных пород (Атлас ..., 1964). В лесах средней тайги заметную роль играет пихта. В северотаежных лесах наблюдается снижение конкуренции со стороны этого вида и увеличение доли кедра в составе насаждений (Карпенко, 1980).

Другим фактором, определяющим своеобразие растительного покрова резервата, является влияние крупной Уральской горной системы с отчетливо выраженной высотной поясностью (Корчагин, 1940; Флора и растительность ..., 1997). Так, А. А. Корчагин, который предложил первую схему геоботанического районирования заповедника, выделял на территории резервата пять районов: Припечорской низменности; предгорный (увалистый); Верхнеилычской низменности; горного Урала; приречных долин Малой Печоры, Палью, Илыча и их притоков. В дальнейшем положения А. А. Корчагина были развиты А. М. Леонтьевым (1963), который ввел в названия районов признаки растительности. Этот автор считал необходимым отнесение гряд Большая Парма и Ляга-Чугра к горному Уралу и выделение в качестве особых районов Верхнеилычской низменности и долин рек Печоры и Илыча. В результате число геоботанических районов сократилось до трех: сосновых лесов и сфагновых болот Печорской низменности; темнохвойных лесов увалистой предгорной полосы с подрайоном заболоченных темнохвойных лесов и сфагновых болот Верхнеилычской низменности; горных темнохвойных лесов, субальпийских криволесий и лугов, горных тундр и гольцов Северного Урала. На взгляд большинства авторов (Боч, Василевич, 1980; Лавренко и др., 1995; Флора и растительность ..., 1997) это районирование в наибольшей степени отвечает современным представлениям о характере растительности заповедника.

Район сосновых лесов Припечорской низменности представлен в заповеднике только на Якшинском участке. Его характерной чертой является преобладание лесов, сложенных *Pinus sylvestris*, различных

типов: лишайникового, зеленомошного и сфагнового. Еловые леса в пределах данного района приурочены в основном к речным долинам. Болота в этой части заповедника имеют преимущественно олигомезотрофную природу, а луговые фитоценозы представлены слабо и встречаются в долинах рек (Взаимосвязи компонентов ..., 1980; Лавренко и др., 1995; Флора и растительность ..., 1997; Земля девственных лесов, 2000; Особо охраняемые природные территории Республики Коми ..., 2011).

Район темнохвойных лесов увалистой предгорной зоны занимает западную половину основной части заповедника и простирается до макросклона хребтов Северного Урала. На данной территории преобладают таежные ельники с постоянной примесью *Abies sibirica* и *Pinus sibirica*. На хорошо дренируемых богатых почвах встречаются пихтово-еловые леса, которые на склонах крупных возвышенностей переходят в пихтарники (Корчагин, 1940; Непомилуева, 1992; Лавренко и др., 1995; Дёгтева, 2005а, 2005б). Отдельными фрагментами встречаются леса с доминированием в древостое кедра (Ланина, 1963; Непомилуева, 1992). В этом районе к числу ведущих типов смен в коренных лесах может быть отнесена возрастная динамика. Коренные темнохвойные леса представлены разновозрастными древостоями, в которых четкое деление древесного яруса на пологи отсутствует. В них идет непрерывный естественный процесс отпада и восстановления (Дыренков, 1984; Непомилуева, 1992; Пахучий, 1999; Абатуров и др., 2010). На части территории, например на междуречье Ыджидляги и Ичетляги, достаточно большие площади заняты вторичными мелколиственными лесами, среди которых преобладают разновозрастные березняки в основном пирогенного происхождения (Дёгтева, 1992; Флора и растительность ..., 1997; Ценотическая и флористическая ..., 2001). В долине р. Илыч в среднем течении нередки также и осиновые леса. В поймах рек и на крупных островах часто встречаются березовые и смешанные леса травяного типа; они сформировались на аллювиальных наносах и имеют первичное происхождение (Корчагин, 1940; Дёгтева, 1992, 2005а, 2005б; Лавренко и др., 1995; Ценотическая и флористическая ..., 2001; Анализ первичных сукцессий ..., 2010). Сосна в пределах данного района образует небольшие по площади массивы на каменистых береговых обнажениях близ западных границ основной части заповедника, а также играет значительную роль в сложении растительного покрова Верхнеилычской низменности (Боч, Василевич, 1980; Житенёв, Серебряный, 1988; Лавренко и др., 1995).

Заболоченность предгорной увалистой полосы составляет 12 % (Боч, Василевич, 1980). На пологих склонах увалов среди лесных массивов обычны вкрапления грядово-мочажинных болот. Их цен-

тральная часть, как правило, облесена березой и елью. Моховой покров составлен не только сфагнумами, но и гипновыми мхами из родов *Plagiomnium*, *Calliergon*, что свидетельствует о ключевом питании таких болот. Видовой состав растений, обитающих в этих сообществах, весьма разнообразен. Наиболее постоянные и обильные виды: *Caltha palustris*, *Carex diandra*, *Rumex acetosa*, *Bistorta major* и *Saxifraga hirculus*. На болотах, сформировавшихся в местообитаниях с застойным характером увлажнения — у подножий склонов и на вершинах увалов, в напочвенном покрове абсолютно преобладают сфагнумы, а в травяно-кустарничковом ярусе обычны виды, характерные для верховых и переходных болот: *Betula nana*, *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus palustris*, *Chamaedaphne calyculata*, *Eriophorum vaginatum*, *E. russeolum*, *Rubus chamaemorus*.

Луга встречаются исключительно на аллювиальных террасах речных долин и обычно контактируют с одной стороны с галечниковыми бечевниками, а с другой — с ивняками (Корчагин, 1940; Флора и растительность ..., 1997; Дёгтева, 2008; Анализ первичных сукцессий ..., 2010). Причем на крупных реках можно проследить полную картину смены разреженного растительного покрова галечниковых бечевников сформированными луговыми ценозами. Наиболее типичные виды пойменных лугов — злаки: *Calamagrostis purpurea*, *Phalaroides arundinacea*, *Alopecurus pratensis* и *Bromopsis inermis* и представители высокотравья: *Filipendula ulmaria*, *Thalictrum minus*, *Cirsium heterophyllum*, *Angelica archangelica* и *Aconitum septentrionale* и др. Для речных долин характерны кустарниковые сообщества с преобладанием ивы и черемухи, а также древовидные ивняки, сложенные *Salix dasyclados*, *S. hastata*, *S. phylicifolia*. На наиболее высоких чуграх, приуроченных к предгорной ландшафтной зоне заповедника (Ляга-Чугра, Шежимьиз), выражены элементы вертикальной поясности растительного покрова, их вершины заняты редколесьями и тундровой растительностью. В долине Илыча развиты обнажения коренных пород, на которых встречаются ценопопуляции многих редких видов сосудистых растений, занесенных в Красную книгу Республики Коми (2009): *Artemisia sericea*, *Aster alpinus*, *Cryptogramma stelleri*, *Cypripedium guttatum*, *Dendranthema zavadskii*, *Elytrigia reflexiaristata*, *Scorzonera glabra*, *Woodsia glabella* и др.

Характерной чертой растительного покрова горного района, который занимает всю восточную часть заповедника, является наличие высотной поясности, которую в своих работах детально рассматривали А. А. Корчагин (1940) и П. Л. Горчаковский (1966). Позднее новые данные по высотному распределению растительности этой ландшафтной зоны были получены авторами данной работы (Флора и растительность ..., 1997; Дубровский, 2007а, 2007б; Дёгтева,

Дубровский, 2008а). В горно-лесном поясе северной части заповедника (300—560 м над ур. м.) доминируют темнохвойные леса, сложенные *Picea obovata* и *Abies sibirica*. В древостоях постоянно примесь кедра — *Pinus sibirica*, который на отдельных склонах образует сообщества кедровых лесов. В долинах рек и у подножия хребтов под пологом лесных сообществ преобладает травяно- или кустарничково-зеленомошный покров, в котором значительную роль играет луговое разнотравье. В приречных и приручейных лесах, а также в средней части склонов развивается травяной покров, состоящий преимущественно из папоротников (*Dryopteris expansa*, *Diplazium sibiricum*, *Phegopteris connectilis* и *Gymnocarpium dryopteris*). В ложбинах стока под пологом лесов господствует *Aconitum septentrionale* (Корчагин, 1940; Флора и растительность ..., 1997; Высокотравные таежные леса ..., 2009; Дёгтева и др., 2009). Сосновые леса в пределах горной территории практически отсутствуют, здесь встречаются только единичные крупные деревья *Pinus sylvestris*. Мелколиственные леса в границах горно-лесного пояса представлены березняками, которые формируются в долинах рек и ручьев (Корчагин, 1940; Флора и растительность ..., 1997; Дубровский, 2007а, 2007б) либо по краям мезотрофных болот (Лавренко и др., 1995). Сообщества ивняков речных долин часто включают *Salix lanata* и *S. glauca*, луга занимают узкое приречное пространство на береговых пойменных и надпойменных террасах. Болота в данном поясе встречаются редко. Наряду с фитоценозами, сходными с сообществами болот предгорного района, но несколько обедненными по видовому составу, здесь отмечены апа болота, приуроченные к долинам рек. Для последних характерны вогнутый рельеф, сочетание гряд и мочажин с контрастной растительностью, наличие сильно обводненных мочажин-римпи, где сосудистые растения практически отсутствуют и начинается деградация мохового покрова.

На высотах порядка 500—550 м над ур. м. горно-лесной пояс сменяется подгольцовым. Доминирующей растительной формацией данного пояса на многих горных хребтах являются редколесья и криволесья, сложенные экологической формой *Betula pubescens* и принадлежащие лишайниковому, зеленомошному, долгомошному, травяному и сфагновому типам. Отмечены также пихтовые, еловые, реже кедровые и лиственничные редколесья (Говорухин, 1929а, 1929б; Корчагин, 1940; Дёгтева, Дубровский, 2008; Дёгтева, Дубровский, Шубина, 2009; Дёгтева, Дубровский, 2012). В пределах увлажненных участков склонов на верхней границе леса в растительном покрове важную роль играют луга (Корчагин, 1940; Дёгтева, 2008). Пестрота экологических условий в горах Северного Урала обуславливает значительное ценотическое разнообразие луговых сообществ (Дёгтева,

2008). По краям нагорных террас и на горных склонах с небогатými почвами и нормальным увлажнением развиты мелкотравные злаково-разнотравные или низкотравные злаково-разнотравные, реже разнотравные и разнотравно-злаковые луга. Из злаков основным компонентом фитоценозов является *Avenella flexuosa*. Из мелких трав здесь в заметном обилии встречаются *Bistorta major*, *Geranium albiflorum* и *Sanguisorba officinalis*, из низкотравья — *Anemonastrum biarmiense*, *Campanula rotundifolia*, *Dianthus superbus*, *Galium boreale*, *Solidago virgaurea*, *Tanacetum bipinnatum*. К ложбинам стока, плоским участкам и пологим склонам нагорных террас с довольно богатыми, хорошо увлажненными почвами приурочены крупнозлаковые или высокотравные луга. Наиболее постоянный и обильный компонент высокотравных горных лугов — *Calamagrostis purpurea*. По кромкам каменистых россыпей, вдоль русел ручьев на небольших площадях формируются сообщества с доминированием *Athyrium distentifolium*. На отдельных горных массивах в подгольцовом поясе значительные площади заняты кустарниками (ивняками из *Salix glauca*, *S. lanata*, *S. lapponum*, зарослями *Betula nana* и *Juniperus sibirica*). Болота встречаются редко. Они преимущественно переходные, с господством в травяно-кустарничковом ярусе *Carex rostrata*, реже *C. rotundata*, а также аапа типа. В местах выхода ключей встречаются небольшие по площади евтрофные болота, в напочвенном покрове которых наряду со сфагнами существенную ценотическую роль играют влаголюбивые гипновые мхи из родов *Mnium*, *Plagiomnium*, *Rhizomnium*, *Bryum* и *Calliergon*. Эти сообщества отличаются разнообразным по составу травяным покровом.

С высот 600—650 м над ур. м. начинается горно-тундровый высотный пояс, где обширные площади занимают лишайниковые, ерничково-зеленомошные, кустарничково-зеленомошные, травяно-зеленомошные (луговинные) и долгомошные тундры (Корчагин, 1940; Горчаковский, 1966; Лавренко и др., 1995; Дубровский, 2007а, 2007б). В тундровых сообществах эдификаторную роль выполняют мхи (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *D. flexicaule*, *Polytrichum commune* и *P. juniperinum*, *P. strictum*) и лишайники родов *Cladonia*, *Cetraria*, *Flavocetraria*. В травяно-кустарничковом ярусе сообществ горных тундр наиболее постоянны и обильны *Betula nana*, *Empetrum hermaphroditum*, *Arctous alpina*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum* и *V. vitis-idaea*. В нижней и средней частях горно-тундрового пояса в местах, где зимой накапливается значительное количество снега, встречаются нивальные луговинны. Их отличает хорошо развитый моховой покров из видов рода *Polytrichum*, над которым развит ярус трав, чаще всего *Bistorta major*, *Anemonastrum biarmiense* и *Solidago virgaurea*. На пологих скло-

нах и выровненных слабо дренированных плато развиты сфагновые торфяники. Верхние плато горных хребтов и вершин обычно заняты протяженными каменными россыпями, между которыми отмечены довольно бедные по видовому составу мохово-лишайниковые растительные группировки. Многие исследователи, в частности А. Н. Лавренко с соавт. (Лавренко и др., 1995), отмечают наличие еще одного, интразонального для горных ландшафтов экотопа, которым являются останцы выветривания, встречающиеся на горных плато. В трещинах и на карнизах таких останцов часто формируются специфичные растительные группировки, в состав которых входят редкие виды сосудистых растений, типичные для скал (*Carex rupestris*, *Cystopteris fragilis*, *Minuartia verna*, *Poa glauca*, *Polypodium vulgare*, *Potentilla kuznetzowii*, *Saxifraga cespitosa*, *S. nivalis*, *Scorzonera glabra*, *Woodsia alpina* и *W. ilvensis*).

ГЛАВА 2

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Первые научные сведения о территории, занимаемой в настоящее время Печоро-Илычским заповедником, были получены в 1843 г. геологами А. А. Кайзерлингом и П. И. Крузенштерном в результате поездки в Печорский край (Keyserling, 1846, цит. по: Корчагин, 1940). Ими была дана общая картина ее геологического строения. Позже, в 1847—1850 гг. Русское географическое общество организовало большую экспедицию под началом Э. Гофмана (1856), которая работала в горной и восточной частях современной территории заповедника. В отчет о работе группы входила географическая карта бассейнов Илыча и Печоры, при этом более подробно была описана область высокогорного Урала. Тогда же спутники Э. Гофмана — Ф. Брант и В. Г. Брагин собрали в горной части бассейна Илыча гербарий, который был определен Ф. И. Рупрехтом. Составленный им список растений и представляет собой первые сведения о флоре современной территории заповедника.

С начала прошлого столетия началось планомерное изучение флоры и растительного покрова ландшафтов, включенных впоследствии в состав Печоро-Илычского заповедника. Так, в 1907 г. Р. Поле собрал гербарий в районе с. Усть-Илыч и исследовал район р. Палью (Поле, 1915). Затем, в течение четырех лет (с 1907 по 1911 г.) в Печорском крае работала экспедиция Лесного департамента, целью которой было исследование лесных ресурсов региона. В этот период

были изучены экосистемы, которые сегодня входят в состав западной равнинной части территории заповедника. В результате была составлена карта лесов Печорского края, которая стала первой попыткой картирования растительности данного региона. Стоит отметить, что участники экспедиции собрали большое количество таксационного материала, однако опубликовали лишь небольшой предварительный отчет (Краткий отчет ..., 1912, цит. по: Корчагин, 1940). В тот же период времени, (с 1905 по 1912 гг.) лесничий С. Г. Нат исследовал леса по рекам Илыч, Верхняя Печора и в горной части Урала в районе вершины Маньпупунёр (Нат, 1915).

В 1917 г. А. П. Шенников поднялся вверх по р. Печора до устья р. Большая Порожня, откуда проложил маршруты на вершины Койп и Медвежий Камень. Затем исследователь пересек водораздел Печоры и Илыча по рекам Шежим Печорский и Шежим Илычский и спустился вниз по р. Илыч. Он собрал довольно большой гербарий и произвел целый ряд интересных геоботанических наблюдений, но, к сожалению, опубликовал лишь очень краткий отчет об этой поездке (Шенников, 1923).

В составе геологической экспедиции 1925 г. на территории заповедника работал ботаник В. С. Говорухин, который продолжил свои исследования и в 1926 г. Ученый, изучавший флористическое разнообразие исключительно в бассейне р. Илыч, проделал многочисленные маршруты по этой реке и ее притокам, главным образом в районе горного Урала. В. С. Говорухин ставил своей главной задачей исследование флоры сосудистых растений бассейна Илыча и собрал довольно большой гербарий (около 3000 листов), который на тот момент очень полно представлял флору данной территории. Автор проводил также и общие ботанико-географические наблюдения, по итогам которых в 1929 г. опубликовал отчет (Говорухин, 1929а, 1929б). Однако, как отмечает А. А. Корчагин (1940), описание растительности, которое присутствует в этом источнике, очень общее, в нем характеризуются или типы растительности, или, в лучшем случае, формации (сосновые, пихтово-еловые леса и т. п.). Особое внимание В. С. Говорухин уделял общим ботанико-географическим проблемам: определению высот границы леса в горах, происхождению естественных лугов и др.

В 1928 г. одним из членов Общества охраны природы был представлен в совет общества проект, касающийся проблемы охраны соболя в европейской части СССР, предложенный лесничим С. Г. Натом впервые в 1912 г., а затем повторно в 1922 г. С. Г. Нат рекомендовал объявить заказник в предгорных и горных частях междуречья рек Печора и Илыч (Нат, 1922, цит. по: Корчагин, 1940). В 1929 г. Общество охраны природы организовало специальную экспедицию в

этот регион для изучения условий обитания соболя и разработки рекомендаций, направленных на его охрану в европейской части СССР. Экспедиция во главе с Ф. Ф. Шиллингером поднялась по Илычу вверх до притока Косью, посетила почти все крупные левые притоки реки и побывала на некоторых горных вершинах Урала. В отчетах, опубликованных по материалам экспедиции (Шиллингер, 1929), содержатся рекомендации по организации заповедника в пределах Печорско-Илычского междуречья. В 1930 г. решением правительства РСФСР здесь был образован Печорский заповедник, первоначальная площадь которого составляла 1135 тыс. га. В 1931 г. проект, предложенный Ф. Ф. Шилингером, был утвержден правительством СССР, и с этого момента возник Печоро-Илычский заповедник. В это же период выходит очерк Ф. В. Самбука (1930), в котором приводится характеристика растительности долины р. Печоры с кратким описанием лесных и луговых фитоценозов.

В 1932 г. заповедник был включен в список научно-исследовательских учреждений, а с 1935 г. ему был присвоен государственный статус. Выполнение основных задач (сохранение важнейших объектов охотничье-промысловой фауны, сохранение лесных массивов как водосборной площади Печоры и Илыча в связи с проблемой Камо-Печорского пути) заповедник начал лишь с 1934 г., когда силами специалистов самого резервата и Академии наук СССР были начаты первые научные исследования территории (Житенёв, Серебряный, 1988).

Летом 1934 г. на территории заповедника работала экспедиция Ботанического института АН СССР, организованная по просьбе Комитета по заповедникам, основной задачей которой являлось геоботаническое исследование охраняемого района. Члены экспедиционного отряда (А. А. Корчагин, Л. В. Бахтин и В. Г. Дормидонтов) поднялись по р. Илыч до притока Укью, а затем, спустившись вниз по течению Илыча до р. Шежим, пересекли водораздел Илыча и Печоры и обследовали по дороге бассейны этих рек. Общий маршрут экспедиции составил около 1500 км, причем исследованиями была охвачена большая часть заповедника. Итогом данной работы является фундаментальный труд А. А. Корчагина «Растительность северной половины Печоро-Илычского заповедника» (1940), который и по сей день является, пожалуй, наиболее полным и детальным описанием растительного покрова северной части резервата. В работе scrupulously проанализирован богатый фактический материал, что позволило автору высказаться по многим общим вопросам ботанической географии (вертикальная поясность в горах, происхождение и развитие лесо-болот и лесо-лугов и т. п.). А. А. Корчагиным впервые приведена строгая и подробная схема классификации рас-

тительности заповедника (всего выделено и охарактеризовано 122 растительные ассоциации, относящиеся к пяти типам растительности), рассмотрены динамические процессы в основных типах леса. Заслужой ученого является разработка подробной схемы геоботанического районирования резервата.

С середины 30-х до конца 50-х годов прошлого века на территории резервата вела флористические исследования Л. Б. Ланина, которая не только сыграла значительную роль в изучении флоры сосудистых растений, но и обобщила достаточно многочисленные данные, полученные ранее другими исследователями. В 1940 г. ею был издан первый конспект флоры сосудистых растений заповедника (Ланина, 1940), затем последовали другие публикации, посвященные разнообразию лесной растительности (Ланина, 1963). Весь этот материал был включен в сводку «Флора Северо-Востока европейской части СССР» (1974, 1976, 1977). Позднее, в 1975—1986 гг., сотрудник заповедника В. В. Федотов (1981) охватил флористическими исследованиями 19 флористических районов резервата.

В 1970 г. на территории заповедника были начаты комплексные исследования, проводимые специалистами Верхне-Печорской экспедиции лаборатории растительности лесной зоны Ботанического института АН СССР, продолжавшиеся на протяжении пяти лет (Боч, Василевич, 1976, 1980; Взаимосвязи компонентов ..., 1980). С 1971 г. в течение четырех полевых сезонов в рамках данного проекта проводились комплексные стационарные исследования в разных районах резервата. В состав постоянных участников экспедиции входили геоботаники В. И. Василевич, М. С. Боч, Т. В. Бибилова, С. Г. Самбук, а также специалисты других областей биологии и почвоведы. За время полевых работ были заложены и описаны три экологических профиля: Якшинский, Шайтановский и Верхне-Илычский. Якшинский профиль располагался в 12 км от пос. Якша вверх по р. Печора. Шайтановский профиль был заложен в окрестностях кордона Шайтановка в 200 км от пос. Якша вверх по Печоре. Исследования также проводились на Верхне-Илычском профиле, расположенном в верховьях р. Илыч, в районе г. Кычильиз, в 6 км ниже устья р. Кожимью. В результате работ был собран обширный фактический материал, однако детально были опубликованы только данные по Якшинскому профилю (Взаимосвязи компонентов ..., 1980).

Кроме исследований, посвященных общей структуре растительного покрова резервата, на территории заповедника проводилось углубленное изучение отдельных типов растительности и растительных формаций. Специалисты-геоботаники обследовали кедровые леса (Ланина, 1963), сосновые (Взаимосвязи компонен-

тов ..., 1980) и еловые (Леонтьев, 1963) насаждения, пойменные луга (Говорухин, 1929б; Ф. В. Самбук, 1930; С. Г. Самбук, 1979) и болота (Боч, Василевич, 1976, 1980).

В 1980-х годах начались комплексные исследования флоры и растительности заповедника, проводимые сотрудниками Института биологии Коми научного центра Уральского отделения АН СССР (ныне РАН), в число которых в разное время входили А. Н. Лавренко, З. Г. Улле, Н. П. Сердитов, С. В. Дёгтева, Н. И. Непомилуева, Г. В. Железнова и др. Эта работа продолжается и в настоящее время, а промежуточные итоги исследований опубликованы в ряде изданий, в том числе в двух монографиях (Лавренко и др., 1995; Флора и растительность ..., 1997) и ряде статей (Непомилуева, 1992; Дёгтева, 1992, 2005а, 2005б, 2008; Улле 2005; Дубровский 2007а, 2007б; Дёгтева, Дубровский, Шубина, 2009; Анализ первичных сукцессий ..., 2010; Дёгтева, Дубровский, 2010, 2012, и др.). Существенно дополнены сведения о разнообразии растительного покрова (исследованы фитоценозы лесов, кустарников, лугов и болот, растительность бечевников в пределах нескольких ключевых участков бассейнов рек Илыч и Печора, экосистемы горной части заповедника — горные тундры и редколесья, заросли кустарников, луга, болота на хребтах Щука-Ёльиз, Макара-из, Маньхамбо и др.). Получены новые данные о флоре резервата (778 видов сосудистых растений), составлена схема флористического районирования заповедника, которая включает в себя 25 элементарных флористических районов (Лавренко и др., 1995). И. А. Плотникова (Кириллова) в результате многолетних исследований (2000—2010 гг.) охарактеризовала состояние ценопопуляций 18 видов орхидных (Плотникова, 2006, 2007а, 2007б, 2007в, 2008а, 2008б; Кириллова, 2010).

Помимо собственно флористических и геоботанических исследований, результаты которых в той или иной степени упоминаются и используются в данной работе, в процессе комплексных экспедиций учеными Института биологии Коми НЦ УрО РАН проведена инвентаризация бриофлоры (Флора и растительность ..., 1997; Железнова, Шубина, 1998; Бакалин, Константинова, Железнова, 2001; Дулин, 2008, 2012) и лишенобиоты (Флора и растительность ..., 1997; Пыстина, Херманссон, 2005; Херманссон и др., 2006) резервата, которые к настоящему времени насчитывают соответственно 410 видов мхов и 866 таксонов (включая подвиды и варианты) лишайников. Я. Херманссон (Флора и растительность ..., 1997) и Д. А. Косолапов (2005, 2008а, 2008б, 2010, 2011), а также М. А. Паламарчук (2005а, 2005б, 2005в, 2007, 2008, 2009а, 2009б, 2011а, 2011б, 2012а, 2012б) изучали структуру и особенности микобиоты заповедника и приводят в своих работах данные об обитании на территории резервата

625 видов грибов (включая афиллофороидные грибы и агарикоидные базидиомицеты).

Структуру насаждений коренных еловых лесов предгорного ландшафтного района заповедника исследовали специалисты отдела лесобиологических проблем Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Коренные еловые леса ..., 2005; Коренные еловые леса Севера ..., 2006), Ботанического Института РАН им. В. Л. Комарова (Ставрова и др., 2010).

Сотрудник Института экологии растений и животных УрО РАН О. В. Харитоновна под руководством академика П. Л. Горчаковского в течение полевых сезонов 2000—2004 и 2006 гг. целенаправленно изучала синантропную растительность заповедника и посетила практически все малые населенные пункты резервата (Харитоновна, 2005, 2007; Горчаковский, Харитоновна, 2007). В результате этих исследований выявлено разнообразие синантропной флоры и в равнинном, предгорном и горном районах заповедника охарактеризованы 93 растительные сообщества, подверженные антропогенному влиянию.

В течение последнего десятилетия в бассейне верхнего течения р. Печора в границах Печоро-Илычского заповедника развернули комплексные работы сотрудники Центра по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН (г. Пушкино). Их основной целью является исследование видового состава флоры и биоты, структуры, сукцессионного статуса наименее нарушенных лесных сообществ заповедника — еловых и пихтово-еловых фитоценозов, а также разработка рекомендаций по проведению мониторинга и сохранению биоразнообразия лесной растительности Европейской части России. Результаты исследований лесной растительности бассейнов рек Большой Шежим, Якова Рассоха, Луговая, Шостовка, Большая Порожня (правые притоки р. Печора) отражены в ряде публикаций (Сукцессионный статус ..., 2006; Биоразнообразие ..., 2007; Абатуров и др., 2010; Смирнов, Браславская, 2010). В них дана общая характеристика видового и ценотического разнообразия темнохвойных лесов исследованных ключевых участков, приведены результаты типологических построений, анализа сукцессионного состояния выделенных типов темнохвойных лесов.

Завершая обзор степени изученности растительного покрова Печоро-Илычского биосферного заповедника, необходимо отметить, что растительность резервата, являющегося ключевой территорией в системе особо охраняемых территорий севера Российской Федерации, к настоящему времени все еще исследована не достаточно полно. Мало изученными остаются растительный покров горной ландшафтной зоны, луговые сообщества, лиственные леса производного происхождения. С момента построения схемы классификации

растительного покрова резервата (1940 г.) прошло уже более 70 лет, следовательно, необходим мониторинг для выявления его динамических изменений.

Материалы, полученные авторами монографии, предлагаемой вниманию читателей, в течение 2004—2010 гг. в бассейне р. Ильч расширяют современные представления о флористическом и ценотическом разнообразии территории Печоро-Ильчского заповедника.

ГЛАВА 3

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Изучение лесной растительности северной части Печоро-Илычского биосферного заповедника (в среднем и верхнем течении р. Илыч) было начато авторами в 2004 г.

Материал был собран в ходе шести полевых сезонов (в период 2004—2008 и 2010 гг.) и включает в себя 455 геоботанических описаний лесных фитоценозов. Обследованы леса 12 ключевых участков, расположенных в пределах предгорной и горной ландшафтной зоны Урала в верхнем и среднем течении р. Илыч (рис. 1, см. вклейку), в том числе: окрестности кордона Исперед (1), о-ва Бияязъяди (2), междуречье и окрестности устьев рек Ичет-Анью и Ыджид-Анью (3), окрестности кордонов Шежимдикост (4), Усть-Ляга (5), междуречье и окрестности устьевой части рек Ичет-Сотчемъель и Ыджид-Сотчемъель (6), окрестности ручья Золотой-Ёль (7), кордона Укьюдин (8), хребты Щука-Ёльиз (9), Маньхамбо (10), Кычильиз (11), Макар-из и Турыньянёр (12). В обработке также использовано около 70 геоботанических описаний лесов, сделанных С. В. Дёгтевой в 1989 г. в окрестностях кордона Усть-Ляга на водоразделе Ыджидляга—Илыч—Ичетляга.

При выполнении геоботанических описаний применяли методики, общепринятые в геоботанике и лесной типологии (Анучин, 1952; Сукачёв и др., 1957; Полевая геоботаника, 1964; Нешатаев, 1987; Ипатов, 1998). Описания выполняли на пробных площадях размером 20×20 м. По возможности с использованием GPS-навигатора определяли координаты описания и высоту над уровнем моря. При

заполнении бланка отмечали признаки, характеризующие экотоп (положение в рельефе, микрорельеф, гидрологию).

При описании растительности учитывали характеристики древостоя, подроста, подлеска, травяно-кустарничкового яруса, мохового и лишайникового покрова. В основных пологах древостоев отмечали сомкнутость крон, состав и долю участия видов деревьев. Максимальные и средние значения высоты пологгов определяли с помощью оптического высотомера Suunto PM 5/1520. Для получения данных о максимальном и среднем диаметре стволов деревьев (D) при помощи мерной ленты с сантиметровой разметкой измеряли окружность стволов (C) на высоте 1.3 м, значения которой затем подставляли в формулу:

$$D = C/3.14.$$

Учет суммы площадей сечений стволов проводили при помощи полнотомера Биттерлиха с шириной диоптра 1 см. Далее с использованием данных о средней окружности деревьев и сумме площадей сечений для каждого вида деревьев рассчитывали число экземпляров на 1 га по формуле:

$$N = \frac{\sum S}{C^2} \times 12.57,$$

где: N — число экземпляров деревьев, S — сумма площадей сечений, C — средняя окружность в м (Ипатов, 1998).

Эти данные использовали для определения состава пологгов насаждения. Возраст древостоев на большинстве обследованных участков оценивали по имеющимся данным материалов лесоустройства. На некоторых участках при помощи возрастного бурава на высоте 1.3 м отбирали керны из 3—4 модельных деревьев основных лесобразующих видов.

В составе подроста учитывали наличие и интенсивность возобновления всех видов, слагающих древесный ярус. В большинстве случаев выполняли глазомерную оценку интенсивности возобновления с использованием следующей шкалы: единичное — менее 100 шт./га, слабое — 100—1000 шт./га, малоактивное — 1000—2000 шт./га, активное — свыше 2000 шт./га. При сплошном пересчете подрост распределяли по размерным категориям мелкого (до 0.5 м), среднего (0.5—1.5 м) и крупного (свыше 1.5 м). При описании подлеска регистрировали видовой состав, отмечали сомкнутость (в десятых долях единицы), высоту яруса и степень участия видов кустарников в его формировании.

В травяно-кустарничковом покрове описывали вертикальную и горизонтальную структуру, учитывали видовой состав, отмечали об-

Т а б л и ц а 1

Шкала оценки участия видов в растительном покрове

Показатель	Оценка обилия							
	ед	р	н-р	н	с-н	с	с-г	г
Среднее относительное покрытие, %	1	2	5	19	33	50	66	83
Амплитуда относительного покрытия, %	до 1	2—3	4—11	12—25	26—41	42—57	58—74	75 и больше
Ранг	1	2	3	4	5	6	7	8

Примечание. Оценки господства: ед — единичный, р — редкий, н-р — наполнитель-редкий, н — наполнитель, с-н — согосподствующий-наполнитель, с — согосподствующий, с-г — согосподствующий-господствующий, г — господствующий.

щее проективное покрытие растений. Для определения количественных характеристик обилия видов травяно-кустарничкового яруса использовали методику, предложенную В. С. Ипатовым (1998). Степень доминирования вида оценивали непосредственно на всей пробной площади (400 м²) с использованием шкалы господства, представленной в табл. 1 (Ипатов, 1964, 1998). Использование балльных шкал, в которых применяется ранговая система оценки проективного покрытия вида, позволяет исследователю значительно сэкономить время в поле, а наличие у данной шкалы разработанных методик оценки ценотической значимости каждого вида делает ее, на наш взгляд, весьма удобной в использовании. Кроме того, в результате специальных исследований было показано, что данные, полученные при использовании шкалы В. С. Ипатова разными авторами, вполне сопоставимы (Ипатов и др., 1966; Ипатов, Тархова, 1969; Дёгтева, Ипатов, 1987; Ценотическая и флористическая ..., 2001).

В процессе анализа геоботанического материала, для каждой лесной формации определяли ценотическую роль видов травяно-кустарничкового яруса методом расчета коэффициента участия ($KУ$), предложенного В. С. Ипатовым (1998), который учитывает данные о встречаемости и обилии видов:

$$KУ = \frac{\sum a \times m}{n^2 \times 8},$$

где: n — число описаний, m — число встреч вида, a — ранг вида, который определяется по табл. 1 (строки 1 и 4). Коэффициент участия может принимать значения от 0 до 1.

Один из основных параметров, используемых для оценки биоразнообразия, — α -разнообразие (Оценка и сохранение ..., 2000). На каждой пробной площади стандартного размера (400 м²) в процессе описания учитывали и подсчитывали число видов сосудистых растений, в результате чего определяли значение показателя видовой насыщенности фитоценоза. Для синтаксонов различного ранга (ассоциаций, типов насаждений, формаций) величину видовой насыщенности рассчитывали как среднее арифметическое числа видов, зафиксированных на пробных площадях, с учетом стандартной ошибки среднего. Кроме того, для синтаксонов рангом не ниже ассоциации определяли значение показателя видового богатства, под которым понимали общее число видов сосудистых растений, зарегистрированных в том или ином массиве описаний (Оценка и сохранение ..., 2000).

При описании напочвенного покрова проводили сбор мохообразных и лишайников, регистрировали видовой состав, общее проективное покрытие и степень господства наиболее ценотически значимых видов с использованием шкалы В. С. Ипатова (1998). Определение мохообразных выполнили д. б. н. Г. В. Железнова и к. б. н. Т. П. Шубина, лишайников — к. б. н. Т. Н. Пыстина и Н. А. Семёнова, специалисты отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН.

В камеральный период собранные материалы с использованием программ Turboveg и Microsoft Excel были систематизированы в виде электронных баз данных, включающих в себя сводные геоботанические таблицы для изученных лесных формаций и выделенных нами ассоциаций, а также списки видового состава зарегистрированных в них сосудистых растений.

Формационный анализ флористических комплексов сосудистых растений выполнен нами с применением методики Н. В. Козловской (1978). По общим спискам видов для каждой лесной формации определяли следующие показатели:

- число видов, родов, семейств;
- спектр семейств, выстроенный по убыванию их видового богатства;
- состав ведущих (содержащих более 5 видов) семейств и их роль в составе общего флористического списка (в процентах);
- родовой коэффициент (отношения числа видов к числу родов);
- число крупных родов (содержащих не менее 5 видов);
- соотношение основных жизненных форм, принятых по системе И. Г. Серебрякова (1962);
- соотношение широтных и долготных элементов;
- соотношение экологических групп видов;
- соотношение эколого-ценотических групп видов.

Т а б л и ц а 2

Экологическая характеристика значений шкал Г. Элленберга для увлажнения, богатства, кислотности и освещенности (Cornwell, Grubb, 2003)

Ступень	Степень увлажнения (F)	Богатство почв азотом (N)	Кислотность почв (R)	Шкала освещенности/затенения (L)
1	На крайне сухих почвах — <i>ксерофит</i>	Только на почвах очень бедных минеральным азотом — <i>олиготроф</i>	На очень кислых почвах — <i>гиперацидофил</i>	Растения глубокой тени, часто менее 1 % от полной дневной освещенности
3	На сухих почвах — <i>ксеромезофит</i>	Более частый на почвах с низким содержанием азота, чем с высоким — <i>мезоолиготроф</i>	В основном на кислых почвах — <i>перацидофил</i>	Растения теневой освещенности, часто менее чем 5 % дневной освещенности
5	На свежих почвах — <i>мезофит</i>	Обычен на почвах со средним содержанием минерального азота — <i>мезотроф</i>	В основном на слабокислых почвах — <i>субацидофил</i>	Полутеневые растения, более 10 %, но обычно менее 50 % от дневной освещенности
7	На влажных, не просыхающих почвах — <i>мезогигрофит</i>	Более часто на почвах богатых минеральным азотом, чем на бедных или нейтральных — <i>мезозутроф</i>	В основном на нейтральных, но также на кислых и щелочных почвах — <i>нейтрофил</i>	Преимущественно световые растения, в основном произрастает на освещенных участках, но иногда встречается в затененных местах
9	На сырых, часто плохо аэрируемых почвах — <i>гигрофит</i>	Только на почвах, очень богатых азотом — <i>зутроф</i>	Только на нейтральных или щелочных почвах — <i>алкалифил</i>	Полностью световые растения

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Ступень	Степень увлажнения (F)	Богатство почв азотом (N)	Кислотность почв (R)	Шкала освещенности/затенения (L)
11	Водные растения — <i>гидрофит</i>	–	–	–
12	Подводные растения — <i>гидрофит</i>	–	–	–

Отнесение видов к экологическим группам проведено с применением экологических шкал Г. Элленберга (Ellenberg, 1974) (табл. 2). Использована система эколого-ценотических групп видов, выделенных для ландшафтов бассейна верхнего и среднего течения р. Печора С. В. Дёгтевой и А. Б. Новаковским (Дёгтева, Новаковский, 2008, 2009, 2012).

Списки видового состава документированы гербарными сборами, выполненными авторами, а также к. б. н. В. А. Каневым, к. б. н. И. А. Плотниковой (Кирилловой) и к. б. н. И. И. Полетаевой. Образцы хранятся в гербарии Института биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKO) и гербарии Сыктывкарского государственного университета. Определение сосудистых растений выполнено с использованием монографии «Флора Северо-Востока европейской части СССР» (1974, 1976, 1977). По этой же сводке принята система типов ареалов видов. Латинские названия таксонов даны по сводке С. К. Черепанова (1995), мхов — по работе М. С. Игнатова и О. М. Афоной (Ignatov, Afonina, 1992), лишайников — по сводке Р. Сантессона с соавт. (Santesson et al., 2004).

Для определения сходства флористического состава выделенных лесных формаций использован коэффициент Стугрена-Радулеску (Шмидт, 1984):

$$\rho = \frac{X + Y + Z}{X + Y + Z},$$

где: X — число видов, встречающихся в первой формации, но отсутствующих во второй; Y — число видов, встречающихся во второй формации, но отсутствующих в первой; Z — число общих видов.

Коэффициент может принимать значения от -1 , что указывает на сходство сравниваемых списков, до $+1$, что свидетельствует о различиях видового состава.

При выделении высших единиц классификации лесной растительности использовали подходы, традиционно применяемые в отечественной лесной типологии, развитые специалистами кафедры геоботаники и экологии растений Санкт-Петербургского государственного федерального университета (Ипатов, 1990; Ипатов, Герасименко, 1992). А. А. Корчагин (1940) для лесной растительности северной части Печоро-Илычского заповедника в зависимости от принадлежности вида деревьев, формирующих верхний ярус фитоценоза, к определенной жизненной форме, выделял классы формаций, а на основании признака эдификаторной роли определенного вида деревьев — формации лесов. Им выделены два класса формаций — хвойные леса и летнезеленые лиственные леса. Класс хвойных лесов в свою очередь подразделен на группу формаций светлых хвойных лесов, включающую формации сосняков и лиственничников, и группу формаций темнохвойных лесов, в которую входят ельники, пихтарники, кедровники и смешанные (пихтово-еловые, елово-пихтовые и елово-пихтово-кедровые) темнохвойные леса. Класс формаций летнезеленых лиственных лесов включает формации березняков и осинников. При составлении продромуса лесной растительности бассейна р. Илыч в верхнем и среднем течении нами были сохранены эти классификационные построения.

Тип леса, вслед за Л. П. Рысиным (1972, 1983), мы трактовали как совокупность лесных биогеоценозов (участков леса), объединенных общностью условий местообитания и трансформирующихся в процессе естественного развития в один и тот же коренной тип лесных биогеоценозов. С учетом того, что на изученной территории в лесных экосистемах происходят процессы динамических смен (деструкции, демутации), нами приняты теоретические подходы В. С. Ипатова (Ипатов, 1990; Ипатов, Герасименко, 1992; Ипатов и др., 1991, 1995, 1996), обосновавшего понятие типа насаждения. Данный термин предлагается использовать для обозначения совокупности лесных участков со сходными условиями местообитания и одним и тем же эдификатором (одной или несколькими породами). Тип насаждения в свою очередь представляет собой систему ассоциаций, состоящую из их динамических рядов, и объединяет, таким образом, все стадии автогенной сукцессии в пределах одного экотопа.

В. С. Ипатов (1990) рассматривает ассоциацию в узком объеме, как элементарную синтаксономическую единицу классификации полученных описаний лесной растительности. При таком подходе в результате типологических построений неизбежно получение большого числа синтаксонов низшего ранга, отличающихся степенью господства видов, которые, встречаясь совместно с высокой вероятностью, могут выступать в роли содоминантов или абсолютных до-

минантов. Как справедливо отмечает В. И. Василевич (1985), при излишне дробной классификации элементарные синтаксономические единицы оказываются мелкими и часто не имеют экологической, динамической и географической специфики. В связи с этим, мы сочли целесообразным считать ассоциацию основной, но не низшей единицей классификации, трактовать ее в более широком объеме и в случае необходимости, с учетом фитоценотической замещаемости наиболее обильных видов, подразделять ассоциации на субассоциации. По мнению В. И. Василевича (1985), учет при классификации явления фитоценотической замещаемости видов приводит к значительному сокращению числа ассоциаций, придает им гораздо большую экологическую определенность.

Для выделения ассоциаций использовали эколого-фитоценотический подход (Александрова, 1969; Сукачев, 1975; Василевич, 1985; Рысин, Савельева, 2002). К одной ассоциации относили описания, отражающие стадии развития насаждений на участках со сходными условиями экотопов (положение в рельефе, почвенные различия, богатство почв, режим увлажнения), обуславливающими особенности структуры фитоценозов. В отличие от классического доминантного подхода при выделении синтаксонов этого ранга учитывали участие в формировании сообществ не только эдификаторов, доминантов/содоминантов, но и видов разных эколого-ценологических групп (ЭЦГ), выделенных для бассейна верхней и средней Печоры (Новаковский, Дёгтева 2008; Дёгтева, Новаковский, 2009, 2012). Совокупности видов, входящие в состав различных ЭЦГ, достоверно различаются по своим экологическим потребностям и роли в формировании растительного покрова, что позволяет использовать их при классификации растительности в качестве индикаторных групп. Субассоциации выделяли с учетом изменения степени господства наиболее постоянных и обильных для ассоциации фитоценологически замещающих видов, а также присутствия индикаторных видов, отражающих специфику экологических условий.

С целью определения приуроченности описаний к областям экологического пространства проведена их ординация в программном продукте PC-ORD. При этом использовали метод DCA — бестрендового анализа соответствий (Hill, 1979; Hill, Gauch, 1980). Для определения статуса описаний по основным экологическим параметрам местообитаний (увлажнению, богатству азотом и кислотности почв, освещенности) применяли точечные экологические шкалы Г. Элленберга (Ellenberg, 1974), которые сегодня наиболее широко применяются в мировой практике. Вычисления проводили с использованием формулы:

$$ST_k = \frac{\sum_{i=1}^N Sp_i * B_{ik}}{\sum_{i=1}^N B_{ik}},$$

где: ST_k — статус k -го описания, Sp_i — значение соответствующего экологического параметра i -го вида, B_{ik} — балл обилия i -го вида в k -м описании, N — число видов в описании (Kenkel, 1987).

Ценотическое разнообразие изученных лесных формаций оценивали по числу входящих в их состав синтаксонов разного ранга (типов насаждений, ассоциаций).

При анализе процессов динамики лесной растительности использованы идеи В. С. Ипатова (Ипатов, 1990; Ипатов, Герасименко, 1992) о необходимости выделения классификационных единиц, отражающих динамику растительных сообществ. Исходя из предложенной В. С. Ипатовым теории, ассоциации, которые объединяют описания участков леса с доминированием видов мелколиственных деревьев, развитых в сходных экотопах и находящихся на стадиях демуляции, когда древостой полностью развит, реализовал все свои возможности в формировании биотопа как эдификатор, а вид, типичный для коренных лесов еще отсутствует или не проявил свои эдификаторные свойства, представляют собой биотопическую систему ассоциаций. Совокупность биотопических систем ассоциаций, объединенных одним и тем же экотопическим климаксом, образует вместе с климаксовым циклом ассоциаций и деструкционными системами ассоциаций экотопическую систему ассоциаций.

ГЛАВА 4

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

4. 1. Анализ объединенной флоры лесных формаций

4. 1. 1. Таксономический анализ

Анализ собранного массива геоботанических описаний показал, что в лесных сообществах исследованной части Печоро-Илычского биосферного заповедника (в среднем и верхнем течении р. Илыч) встречается 297 видов сосудистых растений, принадлежащих к 165 родам и 60 семействам. Данный флористический комплекс включает в себя 31.7 % от общего числа видов (937), зафиксированных во флоре таежной зоны Республики Коми (Флора ..., 1987), и 38.1 % от общего числа видов (778) сосудистых растений заповедника (Лавренко и др., 1995; Флористические находки ..., 2002; Улле, 2005).

Голосеменные в лесах исследуемой территории представлены семью видами. Несмотря на небольшое видовое разнообразие данной таксономической группы растений, такие ее представители, как *Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Pinus sibirica*, реже *P. sylvestris* и *Larix sibirica*, являются основными эдификаторами лесных сообществ. На долю споровых сосудистых растений приходится 8.8 % от общего числа видов. Среди них наибольшую ценотическую роль играют папоротники (*Diplazium sibiricum*, *Dryopteris expansa*, *D. carthusiana*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis* и др.), причем их роль в формировании нижних ярусов лесных сообществ возрастает

Т а б л и ц а 3

**Список ведущих семейств сосудистых растений
в лесных сообществах бассейна р. Илыч**

Семейство	Число видов	Доля, %	Число родов
<i>Asteraceae</i>	34	11.4	21
<i>Poaceae</i>	32	10.8	16
<i>Cyperaceae</i>	25	8.4	4
<i>Ranunculaceae</i>	15	5.1	9
<i>Rosaceae</i>	15	5.1	10
<i>Salicaceae</i>	14	4.7	2
<i>Orchidaceae</i>	12	4.1	8
<i>Ericaceae</i>	10	3.4	6
<i>Athyriaceae</i>	8	2.7	5
<i>Violaceae</i>	8	2.7	1

в направлении от равнины к горам (Корчагин, 1940; Карпенко, 1980; Флора и растительность ..., 1997). Доля покрытосеменных растений составляет 88.8 %, при этом двудольных в 2.2 раза больше чем однодольных (185 и 79 видов соответственно). Такое соотношение численности классов покрытосеменных отличается от показателей (3.3 : 1), полученных для флор таежной зоны Республики Коми (Мартыненко, 1996) и еловых лесов данного региона (Флора ..., 2007) и обусловлено увеличением числа видов из семейств *Poaceae*, *Cyperaceae* и *Orchidaceae* в сообществах подгольцового пояса Северного Урала.

К ведущим семействам относятся *Asteraceae*, *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae* и др. (табл. 3). Преобладающие по числу видов семейства объединяют 171 вид или 58.6 % от общего числа таксонов, зарегистрированных в лесах исследованной территории. Их спектр в целом совпадает с перечнями ведущих семейств как для всей зоны тайги Республики Коми (Флора ..., 1987), так и для отдельных лесных формаций, распространенных на ее территории (Мартыненко, 1990; Дёгтева, 1998; Леса Республики Коми, 1999; Ценолитическая ..., 2001; Флора ..., 2007; Флора, лишено- и микобиота ..., 2009).

Особенность десяти ведущих семейств объединенной флоры изученных лесных формаций — существенное повышение ранга сем. *Salicaceae*. Это, как и значимая роль сем. *Cyperaceae*, связано с наличием на изученной территории части крупной горной системы — Урала. В спектре ведущих семейств флористического ком-

плекса исследованных лесов по сравнению с флорой таежной зоны более высокие места занимают семейства *Ericaceae* и *Athyriaceae*. Многие их представители в лесных фитоценозах отличаются высоким постоянством и часто выступают в роли доминантов травяно-кустарничкового яруса. Это, прежде всего, такие вересковые, как *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum* и *V. vitis-idaea*. Одновременно из спектра ведущих семейств в лесных фитоценозах заповедника выпадают *Caryophyllaceae*, *Scrophulariaceae* и *Fabaceae*, представители которых — преимущественно светолюбивые виды, тяготеющие в таежной зоне к открытым местообитаниям, где формируются луга. Из особенностей объединенной флоры лесов изученной территории стоит отметить также уменьшение значимости семейства *Brassicaceae* по сравнению с флорой всей зоны тайги. Этот факт ранее был выявлен при исследованиях ценофлор отдельных лесных формаций Республики Коми (Мартыненко, 1990; Дёгтева, 1998; Флора ..., 2007) и может быть объяснен малым участием адвентивных видов растений в формировании лесных экосистем региона.

Свыше трети семейств в составе объединенной флоры являются одновидовыми, что отражает общую закономерность, обусловленную относительной молодостью флоры территории европейского севера России, неоднократно подвергавшейся в кайнозое оледенениям (Горчаковский, 1966), и характерную для северо-бореальных флор Голарктики в целом (Толмачёв, 1974).

К числу ведущих родов, которые включают в себя более четверти видового списка (83 вида, или 28 %), относятся *Carex* (20 видов), *Salix* (13), *Hieracium* (10), *Viola* (8), *Equisetum* и *Stellaria* (по 6), *Ranunculus*, *Poa* и *Rubus* (по 5 видов). Лидирующие позиции родов *Carex* и *Salix* типичны для таежных флор региона (Мартыненко, 1996). При этом 108 родов (или 66 % от общего числа) содержат по одному виду.

4. 1. 2. Географический анализ

С фитогеографической точки зрения объединенную флору изученных лесных сообществ можно охарактеризовать как бореальную. Именно растения, принадлежащие данной широтной группе (*Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Populus tremula*, *Rosa acicularis*, *Carex globularis*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Linnaea borealis*, *Vaccinium myrtillus* и др.), определяют облик основных ярусов лесных фитоценозов заповедника (204 вида, или 69.9 %). К северным широтным группам (арктической, гипоарктической и арктоальпийской) в целом относится 20.5 % общего списка видов, зарегистрированных в лесах. При этом представители арктоальпийского и гипоарктического широтных эле-

ментов занимают примерно одинаковые позиции (29 и 28 видов, или 9.8 и 9.7 % соответственно), а доля арктических видов существенно меньше — около 1 % (данная фракция включает лишь 3 вида). Присутствие во флористическом комплексе лесов резервата таких видов северных широтных групп, как *Betula nana*, *Geranium albiflorum*, *Rubus arcticus*, *Sorbus sibirica*, *Viola biflora* и др., объясняется наличием крупной горной системы, в пределах которой выражена высотная поясность растительности, и выделяются подгольцовый и горно-тундровый пояса. Роль южных широтных групп — неморально-бореальной (10 видов), неморальной (7) и лесостепной (3 вида), существенно меньше, их совокупная доля составляет 6.8 %. Представители данных групп (*Crepis paludosa*, *Melica nutans*, *Milium effusum* и др.) на территории заповедника по большей части являются реликтами периодов потепления, наблюдавшихся в голоцене. Полизональная широтная группа, в состав которой во флорах северо-востока европейской России и Республики Коми входят преимущественно водные, прибрежно-водные и сорные растения, не характерные для лесной растительности, представлена шестью видами (2 %), среди которых можно отметить *Equisetum palustre* и *E. arvense*.

Характерной чертой флор сосудистых растений, располагающихся в бореальной зоне, является преобладание видов с обширными голарктическими (циркумполярными) и евразийскими ареалами (Флора ..., 2007). В списке сосудистых растений, отмеченных в лесах Печоро-Илычского заповедника, наиболее разнообразны виды (114, или 39 % от общего числа), относящиеся к евразийской группе (*Betula pubescens*, *Carex globularis*, *Empetrum hermaphroditum* и др.). Видов с голарктическими ареалами зарегистрировано 107 (*Chamaenerion angustifolium*, *Goodyera repens*, *Gymnocarpium dryopteris* и др.), что составляет 36.6 % от общего числа зарегистрированных таксонов. Доля европейских видов (*Avenella flexuosa*, *Melampyrum pratense* и др.) достигает 13.4 %, азиатских (*Calamagrostis purpurea*, *Larix sibirica*, *Picea obovata* и *Sorbus sibirica*) — 8.2 %. В лесных сообществах резервата зарегистрировано три вида (*Chenopodium album*, *Cystopteris fragilis*, *Poa annua*), ареалы которых могут классифицироваться как космополитные. Два из них — сорные растения, отмечены в сообществах, располагающихся вблизи кордонов заповедника и по этой причине испытывающих на себе антропогенное воздействие. Третий — *Cystopteris fragilis*, стенопопный вид, обитающий на выходах скал.

Наряду с видами, имеющими обширные ареалы, во флоре исследованных сообществ отмечены эндемичные растения, встречающиеся только в пределах горной страны Урал — *Lagotis uralensis* и *Anemonastrum biarmiense*.

4. 1. 3. Биоморфологический и эколого-ценотический анализ

Биоморфологическая и эколого-ценотическая структура флористических комплексов лесов заповедника определяется особенностями условий окружающей среды: относительной суровостью и гумидностью климата, доминированием кислых подзолистых, болотно-подзолистых и торфянистых почв (Почвы ..., 1972). По жизненной форме абсолютное большинство растений, характерных для лесов заповедника (236 видов, или 80.8 %), относится к травам. Среди них 232 вида — многолетние растения (*Trientalis europaea*, *Oxalis acetosella* и др.), 4 — одно- и двухлетние (*Chenopodium album*, *Melampyrum pratense*, *M. sylvaticum* и *Poa annua*). На группы кустарничков (*Empetrum hermaphroditum*, *Ledum palustre*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea* и др.), полукустарничков (*Thymus talijevii*) и кустарников (*Rosa acicularis*, *Spirea media*, *Salix myrsinifolia* и др.) приходится 5.8 % (17 видов), 1.4 % (4) и 7.5 % (22 вида) соответственно. Разнообразие деревьев невелико (13 видов, или 4.4 %), однако именно они играют определяющую роль в сложении растительного покрова заповедника и лесных сообществ.

Анализ отношения видов, произрастающих в лесах, к фактору богатства почв азотом показывает, что наибольшее их число (130, или 44.8 %) является олигомезотрофами (*Avenella flexuosa*, *Calamagrostis purpurea*, *Carex globularis*, *Luzula pilosa* и др.). На долю более требовательных к обеспеченности почвы минеральными веществами видов-мезотрофов приходится 35.9 %. К данной экологической группе относятся 104 вида: *Aconitum septentrionale*, *Dryopteris expansa*, *Geranium albiflorum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Solidago virgaurea* и др. Олиготрофов в объединенной флоре лесных сообществ зафиксировано 29 видов, или 10 % от общего числа (*Andromeda polifolia*, *Betula nana*, *Lycopodium annotinum*, *Maianthemum bifolium* и др.). Эумезотрофные виды (19) составляют 6.5 % от общего списка и представлены *Bistorta major*, *Paris quadrifolia*, *Valeriana wolgensis*, *Viola epipsila* и др. Наиболее требовательные к богатству почв виды-эутрофы, такие как *Alopecurus pratensis*, *Scirpus sylvaticus* и др., играют в лесах подчиненную роль, их зарегистрировано лишь 8 (2.8 %).

По отношению к фактору увлажнения почв наибольшую долю (50.7 %, или 148 видов) в списке составляют мезофиты (*Diplazium sibiricum*, *Pyrola minor*, *Vaccinium myrtillus* и др.), произрастающие на нормально увлажненных хорошо дренированных почвах. Группа видов, предпочитающих более влажные почвы (*Carex rostrata*, *Crepis paludosa*, *Equisetum sylvaticum*, *Listera cordata* и др.), включает в себя гигромезофиты (52 вида, или 17.8 %), мезогигрофиты (38, 13 %) и ги-

грофиты (17, 5.8 %). Также для лесных сообществ резервата характерны растения, предпочитающие менее увлажненный субстрат, а именно ксеромезофиты (32 вида, или 11 % — *Anthoxantum alpinum*, *Cystopteris fragilis*, *Diphasiastrum alpinum*, *D. complanatum*, *Omalotheca norvegica*, *Spiraea media* и др.), мезоксерофиты (3 вида, или 1 % — *Arctous alpina*, *Rhodiola rosea* и *Viola arenaria*) и ксерофиты (2 вида, или 0.7 % — *Selaginella selaginoides* и *Thymus talijevii*).

При анализе ценотической приуроченности видов, была использована система эколого-ценотических групп (ЭЦГ), разработанная С. В. Дёгтевой и А. Б. Новаковским для бассейна верхнего и среднего течения р. Печора (Дёгтева, Новаковский, 2008, 2009, 2012; Новаковский, Дёгтева, 2008). Среди выделенных групп видов наибольшим разнообразием отличаются долинные ЭЦГ, растения которых предпочитают наиболее благоприятные, с точки зрения факторов увлажнения и богатства почвы, экотопы долин крупных и малых водотоков. В совокупности они насчитывают 110 видов (39.7 % от общего числа). Среди них наиболее многочисленными в составе исследованных лесных сообществ являются представители долинной лесо-луговой (34 вида, или 12.3 %, в том числе *Angelica archangelica*, *Anthriscus sylvestris*, *Rosa majalis* и др.) и долинной луговой (26, или 9.4 %, в том числе *Deschampsia cespitosa*, *Hypericum maculatum*, *Polemonium caeruleum*, *Stellaria graminea* и др.) ЭЦГ. Долинная лугово-лесная и долинная лесная эколого-ценотические группы (*Cirsium heterophyllum*, *Crepis sibirica*, *Geranium albiflorum*, *Cacalia hastata*, *Lathyrus vernus*, *Ribes hispidulum* и др.) также характеризуются заметным видовым разнообразием (21, 20 видов и 7.6, 7.2 % соответственно). К долинной темнохвойно-лесной ЭЦГ принадлежат 9 видов (3.2 %): *Rubus humilifolius*, *Saussurea parviflora* и др. В большинстве случаев ценотическое ядро лесных сообществ северной части Печоро-Ильчского заповедника формируют виды (51), принадлежащие к «типично лесным» ЭЦГ, на долю которых в целом приходится 18.4 % от общего списка. Среди них доминируют представители таежно-лесной ЭЦГ (47 видов, или 17 %, в том числе *Atragene sibirica*, *Avenella flexuosa*, *Carex globularis* и др.). Отмечены три вида (1.1 %), принадлежащие к таежной лугово-лесной ЭЦГ (*Calamagrostis purpurea*, *Chamaenerion angustifolium* и *Vicia sylvatica*) и один вид (0.4 %) из боровой ЭЦГ (*Calamagrostis epigeios*).

Как было показано при анализе отношения видов к основным экологическим факторам, заметная роль в объединенной флоре лесных сообществ исследованной территории принадлежит влаголюбивым растениям. Они входят в комплекс ЭЦГ влажных местообитаний, на долю которых в целом приходится 18.1 %. Большинство таксонов (30 видов, или 10.8 %, в том числе *Andromeda polifolia*, *Carex rostrata*, *Chamaedaphne calyculata*, *Listera ovata*, *Rubus chamaemorus* и т. п.)

принадлежит к болотной ЭЦГ. По экологическим потребностям к ним близки виды, относящиеся к лесо-болотной и тундрово-болотной ЭЦГ (по 4 вида, или 1.4 % соответственно; *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum* и др.). В приречных и приручьевых экотопах встречаются виды из прибрежно-водной и аллювиальной эколого-ценотических групп (по 6 видов, или по 2.2 %; *Carex aquatilis*, *Equisetum fluviatile*, *Stellaria longifolia* и *Viola epipsilloides*). В лесах горно-лесного и подгольцового растительных поясов обследованных хребтов Северного Урала обычны представители горно-тундровой (25 видов — 9 %, в том числе *Anemonastrum biarmiense*, *Athyrium distentifolium*, *Hieracium alpinum*, *Loiseleuria procumbens* и др.) и горно-луговой (21 вид — 7.6 %, в том числе *Anthoxantum alpinum*, *Omalotheca norvegica*, *Tanacetum bipinnatum* и др.) ЭЦГ. Отмечен ряд видов петрофитной ЭЦГ (15 видов — 5.4 %; *Campanula rotundifolia*, *Cypripedium guttatum*, *Selaginella selaginoides* и др.), которые чаще всего выявлены под пологом лесов, сформировавшихся в долине Илыча на выходах коренных пород. В лесных фитоценозах, располагающихся в окрестностях кордонов, найдено 5 представителей (1.8 %) сорно-рудеральной эколого-ценотической группы (*Carduus crispus*, *Chenopodium album*, *Erigeron acris*, *Poa annua* и *Tussilago farfara*). В целом в составе лесных сообществ северной части Печоро-Илычского заповедника присутствуют представители 17 эколого-ценотических групп, что говорит о широкой области экологического пространства данного типа растительности, сообщества которого занимают разнообразные экотопы от долин водотоков до подгольцового пояса гор.

Леса, определяющие облик ландшафтов в пределах бассейна среднего и верхнего течения р. Илыч, являются местообитаниями 18 видов сосудистых растений, занесенных в Красную книгу Республики Коми (2009). Семь из них относятся к категории статуса редкости 2: *Anemonastrum biarmiense*, *Cryptogramma stelleri*, *Cypripedium guttatum*, *Paeonia anomala*, *Pinus sibirica*, *Rhodiola rosea* и *Thymus talijevii*. Такие виды, как *Asplenium viride*, *Aster alpinus*, *Cypripedium calceolus*, *Dactylorhiza traunsteineri*, *Epipactis atrorubens*, *Poa remota*, *Saussurea parviflora*, *Viola mauritii* и *Woodsia glabella*, включены в региональную Красную книгу с категорией 3. Два вида (*Chrysosplenium tetrandrum* и *Lagotis uralensis*) отнесены к категории статуса редкости 4; данных об их распространении в республике пока недостаточно. Еще пять видов (*Dactylorhiza maculata*, *Gymnadenia conopsea*, *Gymnocarpium robertianum*, *Hedysarum arcticum* и *Loiseleuria procumbens*) рекомендованы для биологического надзора и включены в приложение к региональной Красной книге. Большинство редких видов встречается под пологом лесов, сформировавшихся на выходах скал по берегам Илыча и его притоков, и редколесий подгольцового пояса.

Т а б л и ц а 4

Таксономический анализ ценофлор лесных формаций

Формация	Число			родовой коэффициент	Число		Доля ведущих семейств (% от общего числа видов)
	видов	родов	семейств		ведущих семейств	крупных родов	
Темнохвойные леса	229	140	54	1.64	16	7	71.7
ельники	223	139	54	1.6	16	7	72.3
пихтарники	106	75	38	1.41	4	—	34
кедровники	51	38	26	1.21	1	—	15.2
Светлохвойные							
лиственничные редколесья	59	47	28	1.19	2	1	18.9
сосняки	46	33	21	1.39	2	1	34.8
Лиственные леса	239	143	53	1.68	17	5	52.9
березняки	180	116	47	1.57	14	5	69.8
горные березовые редколесья и криволесья	157	94	40	1.67	12	2	64.0
осинники	112	85	38	1.32	6	1	50.0

4. 2. Формационный анализ флористических комплексов

Формационный анализ выполнен нами на основе флористических списков, составленных для всех изученных лесных формаций северной части Печоро-Илычского заповедника с использованием алгоритма, предложенного Н.В. Козловской (1978) при изучении флоры Беларуси. При анализе флористических комплексов березняков мы сочли необходимым разделить списки видов, зарегистрированных в березовых лесах, которые распространены в долинных и водораздельных экотопах предгорий, нижней части горно-лесного пояса и, по большей части, имеют вторичное (пирогенное, ветровальное) происхождение, и списки таксонов, выявленных в фитоценозах горных березовых редколесий и криволесий первичной природы.

Общая информация, отражающая основные количественные характеристики ценофлор лесных формаций исследуемой территории, приведена в табл. 4. Из таблицы видно, что наибольшее богатство

характерно для ценофлоры еловых лесов (223 вида). Значительное число сосудистых растений отмечено в сообществах березняков (180 видов) и горных березовых криволесий и редколесий (157 видов). Из формаций, для которых мы располагаем репрезентативными выборками данных, наименьшее число видов отмечено в составе пихтарников (106). Сообщества сосняков, кедровых лесов и лиственных редколесий имеют ограниченное распространение как на территории заповедника в целом, так и в бассейне Илыча. В связи с этим число описаний, выполненных нами в фитоценозах данных формаций невелико, а ценофлоры из-за недостаточного объема выборок оказались самыми бедными. Мы не останавливаемся на результатах их анализа и приводим характеристику ценофлор основных лесных формаций исследованной территории.

4. 2. 1. Анализ спектров ведущих семейств ценофлор лесных формаций

Ведущие семейства ельников северной части Печоро-Ильчского заповедника располагаются в следующем порядке: *Asteraceae* (25 видов), *Poaceae* (21), *Cyperaceae* (16), *Rosaceae* (15), *Ranunculaceae* (12), *Salicaceae*, *Orchidaceae* (по 10 видов), *Ericaceae* (8), *Pyrolaceae*, *Equisetaceae*, *Athyriaceae* и *Apiaceae* (по 6), *Violaceae*, *Pinaceae*, *Fabaceae* и *Caryophyllaceae* (по 5 видов). Они включают почти три четверти от общего числа видов, зарегистрированных в рассматриваемой формации. Особенность спектра семейств — высокий ранг семейства *Rosaceae*. Этот факт хорошо согласуется с данными, полученными ранее для ельников Республики Коми (Мартыненко, 1990, Флора ..., 2007). Другой крупной формацией темнохвойных лесов, представленной на территории резервата, являются пихтарники. Ведущими по числу видов семействами во флоре пихтовых лесов являются *Rosaceae* (11 видов), *Poaceae* (10), *Asteraceae* (9) и *Ranunculaceae* (6). При этом они объединяют лишь 34 % от общего списка видов.

Наиболее крупными семействами долинных и водораздельных березняков предгорий и нижней части горно-лесного пояса северной части Печоро-Ильчского заповедника являются *Asteraceae* (21 вид), *Poaceae* (19), *Rosaceae* (14), *Ranunculaceae* (11), *Athyriaceae*, *Fabaceae*, *Salicaceae* (по 7 видов), *Apiaceae*, *Cyperaceae*, *Ericaceae*, *Pyrolaceae* (по 6), *Caryophyllaceae*, *Pinaceae*, *Violaceae* (по 5). Они включают чуть более двух третей видового состава. Из особенностей данного спектра можно отметить снижение ранга семейства *Cyperaceae* по сравнению с общим для лесных формаций списком видов. Это связано с небольшой долей в составе формаций лиственных

лесов сообществ вторичного происхождения, формирующихся в заболоченных местообитаниях и горных ландшафтах. Именно на болотах и в сообществах верхних высотных поясов гор Урала (горные редколесья и тундры) создаются наиболее благоприятные условия для существования осок (Лавренко и др., 1995; Дёгтева, Новаковский, 2009).

Березовые редколесья и криволесья занимают особое место в ряду лесной растительности северной части резервата. Большие массивы данных сообществ обследованы нами в пределах западного макросклона Северного Урала на хребтах Щука-Ёльиз, Макара-из, Турыньянёр, Маньхамбо (Дубровский, 2007а, 2007б; Дёгтева, Дубровский, 2008; Дубровский, Дёгтева, 2008; Дёгтева, Дубровский, Шубина, 2009; Дёгтева, Дубровский, 2012). Древесный ярус таких сообществ сложен экологической формой *Betula pubescens*, для которой характерны искривленные стволы и ветви, низкие темпы роста, активное вегетативное размножение. Мы классифицируем их как субформацию **Montano-Betuleta** формации **Betuleta pubescentis**. Список семейств данной субформации возглавляет сем. *Poaceae* (19 видов), далее идут *Cyperaceae* (16), *Asteraceae* (13), *Rosaceae*, *Salicaceae* (по 9 видов), *Ranunculaceae* (7), *Apiaceae*, *Ericaceae*, *Scrophulariaceae* (по 6 видов), *Juncaceae* и *Pyrolaceae* (по 5). На долю крупных семейств приходится 64 % общего списка видов, зарегистрированных в сообществах данной субформации. Из специфичных черт данного спектра можно отметить лидерство мятликовых и высокий ранг ситниковых.

Осинники в пределах изученной части Печоро-Илычского заповедника являются менее распространенной, но постоянно встречающейся лесной формацией (Дёгтева, 1992; Флора и растительность ..., 1997). Ведущие семейства, которые объединяют 50 % общего списка видов, представлены следующими таксонами: *Asteraceae* (16 видов), *Poaceae* (12), *Ranunculaceae*, *Rosaceae* (по 9), *Apiaceae*, *Pinaceae* (по 5). Так же, как и в долинных и водораздельных березняках, в формации осинников семейство *Cyperaceae* не входит в число ведущих. Это обусловлено биологическими особенностями вида-эдификатора. Согласно имеющимся в литературе данным (Лашенкова, 1954; Ниценко, 1972; Демиденко, 1978; Данилин, 1988; Ценолитическая и флористическая ..., 2001), *Populus tremula* не формирует насаждений в экотопах с увлажнением застойного характера.

4. 2. 2. Фитогеографическая характеристика ценофлор

Фитогеографическая характеристика ценофлор изученных формаций вытекает из данных о соотношении в них различных географических элементов. Главной чертой спектров широтных гео-

графических групп, общей для всех изученных формаций, является преобладание бореальных видов (рис. 2, см. вклейку).

Для формации ельников характерно некоторое увеличение доли бореальных видов по сравнению с объединенным флористическим списком лесных формаций (до 74 %). В то же время роль видов северных широтных групп (арктической, гипоарктической и аркто-альпийской) снижается (совокупная доля 17 %). При сопоставлении со списками ценофлор других лесных формаций установлено, что большее участие северных видов зарегистрировано только в горных березовых редколесьях и криволесьях. Основные закономерности распределения видов разных географических групп, выявленные при анализе ценофлоры еловых лесов, сохраняются и в ценофлоре пихтарников.

В ценофлоре березняков исследованной территории на долю представителей бореальной группы приходится 76.1 % от общего числа видов (рис. 2, см. вклейку). Эта величина чуть больше, чем для ельников, что связано с уменьшением участия видов северных широтных групп, тяготеющих к наиболее холодным экотопам с переувлажненными почвами, и их заменой бореальными растениями. Еще одной особенностью, отмеченной в обследованных березняках, и в целом отличающей лиственные леса от темнохвойных (Ценотическая и флористическая ..., 2001), является увеличение роли неморальных и неморально-бореальных видов в составе фитоценозов. Их доля возрастает до 8.9 %. Данная закономерность обусловлена биологическими особенностями листопадных деревьев, формирующих биотопы, в которых верхние горизонты почв содержат больше элементов минерального питания по сравнению с почвами хвойных лесов (Ценотическая и флористическая ..., 2001; Дёгтева, 2005а, 2005б). Виды южных широтных групп тяготеют к долинным березнякам, формирующимся на аллювиальных наносах в процессе первичных сукцессий.

Спектр широтных групп в ценофлоре березовых редколесий и криволесий (рис. 2) отличается снижением доли бореальных видов (до 66.5 %) и минимальным участием (2.5 %) южных — неморальных и неморально-бореальных таксонов. Их место занимают виды с северными ареалами. Так, на долю арктических растений приходится 1.3 % от общего списка видов, гипоарктический элемент включает 14.8 % таксонов, а аркто-альпийский широтный элемент представлен 12.3 % от числа зарегистрированных видов. Отмечены эндемики Урала, типичные для верхних поясов гор — *Anemonastrum biarmense*, *Lagotis uralensis*; их доля 1.3 %.

В осинниках доля бореальных видов достигает максимального значения (82 %). При этом суммарное участие представителей ги-

поарктической и арктоальпийской фракций наименьшее (8.1 %). Это закономерно, так как сообщества осинников на исследованной территории приурочены исключительно к хорошо дренированным экотопам предгорий, а в горных ландшафтах не формируются. Для этой формации характерно также заметное участие в составе флористического комплекса неморальных и неморально-бореальных видов (8.1 %), связанное с относительно благоприятными эдафическими условиями. По данным С. В. Дёгтевой (1998, 2001), в южно- и среднетаежных осинниках Республики Коми виды бореальной фракции характеризуются заметно меньшим участием (78.3 %) при больших долях неморальных и неморально-бореальных таксонов (в сумме 10.6 %), а также полизональных видов (5.5 %) в составе ценофлоры. Таким образом, в осинниках исследованной части Печоро-Ильчского заповедника тенденция замещения бореальных видов видами из южных фракций, тяготеющими в республике к сообществам южной тайги и юга средней тайги, замедляется. Эта особенность отражает географическое положение резервата в подзонах средней и северной тайги.

При анализе спектров долготных фракций в ценофлорах изученных лесных формаций нашло подтверждение закономерность преобладания во флоре региона евразийских видов, обусловленная его расположением на границе Европы и Азии (рис. 3, см. вклейку).

Спектр долготных элементов для ценофлоры ельников практически совпадает со спектром, полученным для общего списка видов лесных сообществ исследованной части заповедника. Для пихтарников, по сравнению с другими формациями, характерно снижение участия в формировании ценофлоры евразийских видов (до 35.2 %) наряду с увеличением долей таксонов европейской и азиатской фракций. Соотношение долготных элементов, выявленное для ценофлоры березняков предгорий и горно-лесного пояса (рис. 3), демонстрирует сходство с соответствующим спектром ценофлоры еловых лесов. Это закономерно для сообществ, имеющих преимущественно вторичное происхождение и формирующихся на месте темнохвойных фитоценозов.

В ценофлоре осинников явно заметен перевес числа евразийских видов (42.3 %) над голарктическими (27 %). Снижение роли последних, скорее всего, связано с отсутствием осинников в горной ландшафтной зоне. Долготный спектр ценофлоры березовых редколесий и криволесий, напротив, демонстрирует преобладание циркумполярных видов над евразийскими (41.3 % против 38.7 %), что обусловлено приуроченностью сообществ данной субформации к горам Урала.

4. 2. 3. Эколого-ценотическая характеристика ценофлор

Выполненный анализ показал, что спектр эколого-ценотических групп (ЭЦГ) ценофлоры ельников (рис. 4, см. вклейку) в основном отражает особенности, выявленные при анализе общего списка видов сосудистых растений, зарегистрированных в лесных сообществах северной части Печоро-Илычского заповедника. Гетерогенность спектра ЭЦГ ценофлоры еловых сообществ отражает их широкую экотопическую приуроченность. Среди черт, специфических для ценофлоры данной формации, можно отметить значительное участие видов, принадлежащих к долинным ЭЦГ. На их долю в совокупности приходится 40.7 % от общего числа видов, зарегистрированных в ельниках. При этом среди них преобладают представители долинной лесо-луговой (12.6 %), долинной лесной и долинной лугово-лесной (по 8.9 %) ЭЦГ. Высокое разнообразие указанной совокупности ЭЦГ связано с тем, что при геоботаническом обследовании северной части Печоро-Илычского заповедника было выполнено значительное число описаний еловых фитоценозов долинных (пойменных и приручейных) экотопов, характеризующихся особыми экологическими условиями и специфичным видовым составом. На этом фоне в ценофлоре снижается доля таксонов таежно-лесной ЭЦГ (21.5 %).

Наибольшая доля видов, принадлежащих таежно-лесной эколого-ценотической группе (42.3 %), зафиксирована в ценофлоре пихтарников. Одновременно в ней отмечено заметное повышение участия представителей горно-тундровой ЭЦГ (10.6 %). Это вполне логично, поскольку основная масса сообществ формации пихтарников описана нами в пределах горно-лесного пояса Северного Урала, где они распространены в наибольшей степени. Этим же можно объяснить заметное снижение долей видов долинной темнохвойно-лесной и долинной луговой эколого-ценотических групп (до 1.9 % каждая). С другой стороны, преимущественно склоновая приуроченность фитоценозов пихтовых лесов заповедника, обуславливающая более благоприятные условия увлажнения почв и их обеспеченности элементами минерального питания, на что указывал в своей сводке еще А. А. Корчагин (1940), приводят к увеличению ценотической роли групп разнотравья и высокотравья, представители которых входят в состав долинной лесной ЭЦГ (14.4 %). Виды из петрофитной, болотной, прибрежно-водной и боровой ЭЦГ в составе пихтарников не отмечены.

В ценофлоре березняков сохраняется общая для исследованных лесных формаций тенденция преобладания таежных видов, формирующих их ценотическое ядро. На долю представителей таежно-лесной ЭЦГ приходится 26.7 % от общего списка видов, зафиксированных

в березняках (рис. 4). Для ценофлоры данной формации характерно увеличение роли видов долинных групп (долинная лесная — 9.9 %, долинная лесо-луговая — 14, долинная луговая — 10.5 % от общего числа таксонов). Это может быть связано с увеличением богатства почвы под листовыми насаждениями (Дёгтева, 2005а, 2005б), а также наличием в анализируемом массиве данных описаний березовых сообществ первичного происхождения. Такие фитоценозы формируются на аллювиальных наносах, их видовой состав во многом сходен с флористическими комплексами пойменных лугов и ивняков. При сравнении с объединенной флорой лесных формаций установлено снижение (до 7 %) доли болотных видов, которые характерны для переувлажненных экотопов с бедными почвами, а также представителей горных ЭЦГ — горно-тундровой и горно-луговой (до 7 и 2.9 % соответственно). Представители боровой эколого-ценотической группы видов в составе ценофлоры березняков отсутствуют.

Ядро ценофлоры субформации березовых криволесий и редколесий составляют виды таежно-лесной ЭЦГ (рис. 4). Заметным участием в ее формировании отличаются горно-тундровая и горно-луговая ЭЦГ, доли которых составляют 15.2 и 13.9 % соответственно. Это закономерно для сообществ, типичных для растительности подгольцового пояса на исследованных нами хребтах Северного Урала. Доля видов долинных групп снижается и достигает минимальных показателей среди исследованных ценофлор лесных формаций северной части заповедника. Виды сорно-рудеральной и боровой ЭЦГ не выявлены.

Анализ соотношения эколого-ценотических групп в ценофлоре осиновых лесов (рис. 4) показал, что для нее по сравнению с флористическими комплексами березняков и ельников характерна достаточно высокая доля (39.8 %) видов таежно-лесной ЭЦГ. Ее представители активно занимают экотопы, приуроченные к склонам увалов и приречным террасам, для которых типичны хорошо дренированные почвы, и находят благоприятные условия под пологом осинников, формирующихся здесь после пожаров. Роль видов долинных ЭЦГ по сравнению с ценофлорой березняков снижается (40.8 %), однако в целом остается довольно высокой (на уровне значений, отмеченных для еловых лесов). Отчетливо выражено снижение долей горно-тундровой и горно-луговой ЭЦГ (по 3.7 %). Отмечено по одному виду (0.9 %) из тундрово-болотной, лесо-болотной, аллювиальной, сорно-рудеральной ЭЦГ.

Формационный анализ с использованием методики, предложенной Н.В. Козловской (1978) предполагает оценку классов постоянства видов. Нами при анализе ценофлор был использован коэффициент участия (КУ). Значения КУ для исследованных лесных формаций представлены в табл. 5. Для всех лесных ценофлор характерно высокое постоянство *Vaccinium myrtillus*, *Gymnocarpium*

Т а б л и ц а 5

**Значения коэффициентов участия наиболее ценотически значимых
видов основных лесных формаций**

Вид	Формация				
	ельники	пихтарники	березняки	осинники	березовые редколесья
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0.421	0.423	0.383	0.482	0.449
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	0.228	0.355	0.197	0.402	0.023
<i>Trientalis europaea</i>	0.140	0.194	0.154	0.174	0.158
<i>Linnaea borealis</i>	0.199	0.137	0.129	0.106	—
<i>Oxalis acetosella</i>	0.166	0.147	0.092	0.128	—
<i>Equisetum sylvaticum</i>	0.159	0.046	0.052	0.031	0.025
<i>Dryopteris expansa</i>	0.043	0.430	0.021	0.019	0.01
<i>Maianthemum bifolium</i>	0.057	0.191	0.066	0.141	—
<i>Phegopteris connectilis</i>	0.002	0.108	0.001	—	0.001
<i>Rubus arcticus</i>	0.072	0.014	0.107	0.026	0.009
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	0.133	0.005	0.198	0.203	—
<i>Rubus saxatilis</i>	0.038	0.024	0.092	0.170	—
<i>Melampyrum pratense</i>	0.026	0.024	0.042	0.104	0.009
<i>Avenella flexuosa</i>	0.058	0.106	0.114	0.007	0.368
<i>Solidago virgaurea</i>	0.028	0.038	0.054	0.064	0.245
<i>Bistorta major</i>	0.001	0.035	—	—	0.229
<i>Calamagrostis purpurea</i>	0.076	0.159	0.057	0.057	0.198
<i>Veratrum lobelianum</i>	0.008	0.037	0.002	—	0.134

Примечание. Серым цветом выделены значения показателя КУ видов, значимых во всех формациях, жирным выделены ячейки со значениями показателя КУ видов, играющих важную ценотическую роль в отдельных формациях; (—) — вид отсутствует.

dryopteris и *Trientalis europaea*. Первые два из упомянутых видов могут достигать под пологом лесов значительного обилия, выступая в роли доминантов и содоминантов.

Все наиболее ценотически значимые виды травяно-кустарничкового яруса ельников (табл. 5) входят в состав таежно-лесной ЭЦГ. Максимальных значений КУ в ценофлоре еловых лесов достигают такие ее представители, как *Linnaea borealis*, *Oxalis acetosella* и *Equisetum sylvaticum*. Остальные ЭЦГ в составе сообществ данной формации представлены видами с небольшими значениями коэффи-

циента участия. Среди них наибольшим постоянством и обилием характеризуется *Calamagrostis purpurea* (таежная лугово-лесная ЭЦГ).

При анализе ценотической значимости видов травяно-кустарничкового яруса формации пихтовых лесов установлено, что ведущая ценотическая роль видов таежно-лесной ЭЦГ сохраняется (табл. 5). Максимальные значения КУ выявлены для *Dryopteris expansa*, *Vaccinium myrtillus*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium* и некоторых других видов. По сравнению с ельниками усиливаются позиции папоротников. Два вида папоротников — *Dryopteris expansa* и *Phegopteris connectilis* демонстрируют в пихтарниках наибольшее постоянство и обилие. Максимальное постоянство характерно и для *Maianthemum bifolium*, однако данный вид, как и в других лесных формациях, относится к числу малообильных.

Под пологом березовых лесов наиболее значимыми являются *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*, *Avenella flexuosa* и др. Отличительной чертой березняков, как видно из табл. 5, является довольно высокое значение КУ *Rubus arcticus* и *Vaccinium vitis-idaea*. По нашим наблюдениям, ценотические позиции этих представителей таежно-лесной ЭЦГ усиливаются в трансформированных экотопах таежной зоны (Ценотическая и флористическая ..., 2001).

Несмотря на экотопические и биотопические особенности березовых криволесий и редколесий, «ядро» наиболее значимых с ценотических позиций видов лесных сообществ в данной субформации в целом сохраняется. Наибольшую ценотическую роль в составе травяно-кустарничкового яруса играет *Vaccinium myrtillus* (табл. 5). В качестве специфической черты можно отметить увеличение значений КУ таких светолюбивых видов, как *Avenella flexuosa*, *Solidago virgaurea*, *Bistorta major* и *Veratrum lobelianum*. *Avenella flexuosa* относится к гипоарктическому широтному элементу, ценотическая роль данного таксона в таежной зоне закономерно увеличивается в направлении с юга на север и в горных лесах. *Bistorta major*, *Veratrum lobelianum* — представители соответственно горно-тундровой и горно-луговой ЭЦГ. Среди других высоко константных, но менее обильных, в сообществах березовых криволесий и редколесий видов данных групп можно отметить *Empetrum hermaphroditum*, *Anemonastrum biarmiense* и *Anthoxanthum alpinum*. Заметным КУ характеризуется также *Geranium albiflorum* (долинная лугово-лесная ЭЦГ).

В спектре наиболее значимых представителей травяно-кустарничкового яруса осинников (табл. 5) сохраняется лидирующая роль *Vaccinium myrtillus* и *Gymnocarpium dryopteris*. По сравнению с другими формациями обращает на себя внимание увеличение значений

Т а б л и ц а 6

Матрица коэффициентов Стугрена-Радулеску, рассчитанных при сравнении флористических списков изученных формаций

Лесные формации	Пихтарники	Березняки	Горные березовые редколесья	Осинники
Ельники	+0.14	-0.13	+0.23	+0.07
Пихтарники	—	+0.08	+0.13	-0.06
Березняки	—	—	+0.26	+0.04
Горные березовые редколесья	—	—	—	+0.32

Примечание. Положительные значения коэффициента свидетельствуют о различии сравниваемых списков, отрицательные — о сходстве.

КУ *Vaccinium vitis-idaea*, *Rubus saxatilis* и *Melampyrum pratense* — видов, характерных для склоновых экотопов, занимаемых сообществами зеленомошного типа леса, и *Maianthemum bifolium*.

Нами проведено сравнение флористических списков основных лесных формаций с использованием коэффициента Стугрена-Радулеску (табл. 6). Отрицательное значение коэффициента, полученное при сравнении флористических списков ельников и березняков предгорных ландшафтов изученной части заповедника, свидетельствует об их сходстве. Данный факт объясняется вторичным характером абсолютного большинства обследованных лиственных насаждений, которые формируются в результате катастрофических воздействий (пожары, ветровалы) на месте темнохвойных лесов. В таких случаях состав травяно-кустарничкового яруса остается в целом неизменным, меняется лишь ценотическая значимость отдельных видов. Незначительное сходство было обнаружено также между ценофлорами пихтарников и осинников. Это, возможно, обусловлено тем, что леса данных формаций формируются в экотопах с наиболее благоприятным водным режимом почв и относительно высоким содержанием в них элементов минерального питания (Дёгтева, 2005а, 2005б).

Наибольшее различие флористических списков (величина коэффициента Стугрена-Радулеску +0.32) обнаруживается при сравнении горных березовых редколесий и осинников. Основу флористических комплексов этих формаций составляют представители разных географических и эколого-ценотических групп. В осиновых лесах заметную часть ценофлоры составляют бореальные и неморально-бореальные виды из долинных ЭЦГ, в то время как

под пологом насаждений *Betula pubescens* в подгольцовом поясе произрастает много видов растений, входящих в состав северных широтных групп и горных ЭЦГ. Из табл. 6 видно, что ценофлора березовых редколесий, в силу упомянутых особенностей, характеризуется наибольшей обособленностью в ряду ценофлор лесных формаций, представленных репрезентативными выборками описаний. Различия флористических комплексов внутри групп формаций темнохвойных и лиственных лесов незначительны (величина коэффициента Стургена-Радулеску не превышает +0.14). Это, также как и данные о ценотической роли отдельных видов (табл. 5), свидетельствует о наличии под пологом исследованных лесных сообществ устойчивого «ядра» видов сосудистых растений.

Как показал анализ массива геоботанических описаний, в лесных сообществах исследованной части Печоро-Илычского биосферного заповедника (среднее и верхнее течение р. Илыч) встречается 297 видов сосудистых растений, принадлежащих к 165 родам и 60 семействам. С фитогеографической точки зрения объединенную флору изученных лесных сообществ можно охарактеризовать как бореальную (204 вида, или 69.9 %) с преобладанием таксонов с евразийскими и голарктическими ареалами (39 и 36.6 % соответственно). Абсолютное большинство растений, характерных для лесов заповедника (236 видов, или 80.8 %), относится к жизненной форме трав. Анализ отношения видов, произрастающих в лесах, к фактору общего богатства почв показывает, что наибольшее их число (130, или 44.8 %) является мезотрофами. По отношению к фактору увлажнения преобладают мезофиты (148 видов, или 50.7 %). Максимальным разнообразием отличаются представители долинных эколого-ценотических групп (110 видов, или 39.7 %), предпочитающие наиболее благоприятные с точки зрения факторов увлажнения и богатства почвы экотопы.

В лиственных лесах зафиксировано большее число видов и родов, чем под пологом темнохвойных насаждений. Эти данные согласуются с полученными ранее сведениями (Дёгтева, 1998; Флора ..., 2007) и объясняются различным влиянием на среду видов-эдикаторов, формирующих специфические биотопы.

Для ценофлор темнохвойных лесов исследованной территории по сравнению с общим списком видов, зарегистрированных в лесных формациях, отмечено увеличение доли бореальных таксонов (до 73.4 %), снижение значения представителей северных широтных групп (до 17.4 %), сохранение распределения долготных элементов флоры и явное доминирование таежно-лесных видов (21.4 %). Для предгорных лиственных лесов северной части резервата характерно увеличение участия неморальных и неморально-бореальных рас-

тений на фоне снижения роли бореальных видов. В спектрах ЭЦГ снижается доля таежных видов, усиливается роль представителей групп, обычных для долинных экотопов. Березовые редколесья и криволесья представляют собой обособленную субформацию, которая характеризуется специфическими особенностями флористического состава, сближающими ее с растительностью, типичной для более высоких широт.

ГЛАВА 5

КЛАССИФИКАЦИЯ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВЕРХНЕГО И СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ Р. ИЛЫЧ

Леса являются доминирующим типом растительности европейского Северо-Востока и занимают в пределах Республики Коми 28.7 млн га (Князева, 1996; Леса Республики Коми, 1999). Лесные сообщества определяют облик ландшафтов Печоро-Ильчского заповедника. Они относятся к двум классам формаций: хвойные леса и летнезеленые лиственные леса. Класс формаций хвойных лесов включает две группы формаций: светлохвойные леса и темнохвойные леса (Корчагин, 1940). Для указанных классов формаций в северной части резервата выделены пять основных типов леса (лишайниковый, зеленомошный, долгомошный, травяной и сфагновый).

Светлохвойные леса состоят из двух формаций — сосновой и лиственничной. Насаждения сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) наиболее распространены в ландшафтах Печорской низменности (Якшинский участок), где они приурочены к борovým террасам и заболоченным участкам водораздельных пространств (Корчагин, 1940; Взаимосвязи компонентов ..., 1980; Флора и растительность ..., 1997; Земля девственных лесов, 2000). На территории северной части заповедника сосна обыкновенная приурочена в основном к заболоченным местообитаниям и не образует больших по площади массивов насаждений (Житенёв, Серебряный, 1988). В горах Северного Урала (хребты Щука-Ёльиз, Кычильиз) встречаются небольшие по площади участки лиственничных редколесий, в которых роль вида-эдификатора выполняет *Larix sibirica* (Говорухин, 1929а;

Дубровский, 2009; Жангуров, Дымов, Дубровский, 2012а). Мы классифицируем их в качестве субформации лиственничных лесов.

Облик ландшафтов таежной зоны республики, в том числе предгорной и горной ландшафтной зон Печоро-Ильчского заповедника, определяют темнохвойные леса, которые представлены тремя формациями, выделяемыми по основным лесообразующим видам деревьев: ельникам, пихтарникам и кедровникам. Видом-эдификатором ельников на исследованной территории является *Picea obovata*, доминирующей породой пихтовых насаждений — *Abies sibirica*, кедровых лесов — *Pinus sibirica*. Обычны насаждения смешанного состава, образованные перечисленными видами в различных пропорциях. Кроме того, для древостоев темнохвойных лесов резервата характерна постоянная примесь *Betula pubescens*, *Populus tremula*, *Larix sibirica* и *Pinus sylvestris*. При классификации леса смешанного состава относили к той или иной формации с учетом преобладающей доли (не менее 6 единиц по составу) того или иного вида в основном пологе древесного яруса.

Вопросами выявления видового и ценотического разнообразия, классификации темнохвойных лесов территории Печоро-Ильчского заповедника в разное время занимались В. С. Говорухин (1929а, 1929б), А. А. Корчагин (1940), А. М. Леонтьев (1963), Л. Б. Ланина (1963), Н. И. Непомилуева (1974, 1992), С. В. Дёгтева (Дёгтева, 1992, 2005б; Флора и растительность ..., 1997), специалисты Центра по экологии и продуктивности лесов РАН (Сукцессионный статус ..., 2006; Биоразнообразие ..., 2007; Абатуров и др., 2010; Смирнов, Браславская, 2010, и др.). Все данные, имеющиеся в доступной литературе, учтены нами при составлении продромуса темнохвойных лесов бассейна р. Ильч в границах резервата.

Среди лиственных лесов наибольшие площади на территории заповедника заняты насаждениями с доминированием *Betula pubescens*. Стоит отметить, что березняки на исследованной территории имеют как вторичное, так и первичное происхождение (Корчагин, 1940; Дёгтева, 1992; Флора и растительность ..., 1997; Дёгтева и др., 2009; Дёгтева, Дубровский, 2012). Березовые редколесья и криволесья, распространенные в подгольцовом поясе горной ландшафтной зоны, мы рассматриваем в ранге субформации, поскольку они образованы особой экологической формой *Betula pubescens*, для которой характерны низкие искривленные стволы. А. А. Корчагин (1940) классифицировал данные сообщества как группировки *Betula tortuosa* — ***Tortuoso-Betuleta***. В результате последующих углубленных флористических исследований (Лавренко и др., 1995) установлено, что данный вид березы на территории заповедника не встречается. В древостоях осинников, приуроченных к местообитаниям с более богатыми почвами, доминирует *Populus tremula*. Лиственные леса резервата,

сформировавшиеся на участках гарей и ветровалов преимущественно в течение последних 60—90 лет, в типологическом отношении менее изучены, чем хвойные (Корчагин, 1940; Ценогическая и флористическая ..., 2001). Так, на момент начала наших исследований характеристика формации осиновых лесов в опубликованных источниках была крайне скудной. Это справедливо и в отношении горных редколесий из *Betula pubescens*. В сводке А. А. Корчагина (1940) их характеристика базируется на основании одного и 12 геоботанических описаний соответственно.

Перейдем к рассмотрению результатов классификации изученных нами лесных сообществ.

ПРОДРОМУС ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Тип растительности — **SILVAE**

Класс формаций — **Aciculari-Silvae**

Группа формаций — **Lucudiaciculari-Silvae**

Формация **Pineta sylvestris**

Тип насаждения **Pineta sphagnosa**

Асс. *Pinetum vaginati eriophoroso-sphagnosum*

Асс. *Pinetum rostratae caricoso-sphagnosum**

Асс. *Pinetum globulari caricoso-sphagnosum*

Формация **Lariceta sibiricae**

Субформация **Montano-Lariceta**

Тип насаждения **Montano-Lariceta hylocomiosa**

Асс. *Montano-Laricetum empetroso-myrtilloso-hylocomiosum**

Субасс. *typicum*

Субасс. *myrtillosum*

Тип насаждения **Montano-Lariceta herbosa**

Асс. *Montano-Laricetum avenellosum**

Субасс. *typicum*

Субасс. *myrtilloso-avenellosum*

Группа формаций — **Atriaciculari-Silvae**

Формация **Piceeta obovatae**

Тип насаждения **Piceeta hylocomiosa**

Асс. *Piceetum myrtilloso-hylocomiosum*

Субасс. *typicum*

Субасс. *avenelloso-myrtillosum*

* — ассоциация, выделенная впервые для территории Печоро-Илычского заповедника.

- Субасс. *oxalidoso-myrtillosum*
 Асс. *Piceetum fruticulosо-hylocomiosum*
 Субасс. *vaccinosum*
 Субасс. *vaccinoso-myrtillosum*
 Субасс. *uliginosi vaccinoso-myrtillosum*
 Асс. *Piceetum equisetoso-caricoso-myrtilloso-hylocomiosum*
 Субасс. *typicum*
 Субасс. *globulari caricoso-myrtillosum*
 Асс. *Piceetum myrtilloso-gymnocarpioso-hylocomiosum*
 Субасс. *typicum*
 Субасс. *gymnocarpiosum*
 Асс. *Piceetum saxatili ruboso-hylocomiosum**
 Субасс. *typicum*
 Субасс. *myrtilloso-saxatili rubosum*
 Асс. *Piceetum oxalidoso-hylocomiosum*
 Асс. *Piceetum pratensi equisetoso-hylocomiosum**
 Асс. *Piceetum sylvatici equisetoso-hylocomiosum**
 Асс. *Piceetum expansae dryopteridoso-hylocomiosum*
- Тип насаждения **Piceeta polytrichosa**
 Асс. *Piceetum myrtilloso-polytrichosum*
 Асс. *Piceetum myrtilloso-globulari caricoso-chamaemorosum*
 (Корчагин, 1940)
 Тип сообщества *Piceetum gymnocarpioso-polytrichosum*
 Тип сообщества *Piceetum avenelloso-polytrichosum*
- Тип насаждения **Piceeta herbosa**
 Асс. *Piceetum aconitosum*
 Асс. *Piceetum expansae dryopteridosum*
 Асс. *Piceetum sibirici diplaziosum*
 Асс. *Piceetum purpureae calamagrostidosum*
 Асс. *Piceetum filipendulosum*
 Субасс. *purpureae calamagrostidoso- filipendulosum*
 Асс. *Piceetum oxalidoso-gymnocarpiosum*
 Субасс. *typicum*
 Субасс. *sylvatici equisetosum*
 Асс. *Piceetum sylvatici equisetosum**
 Асс. *Piceetum mixto-magnoherbosum*
 Асс. *Piceetum obtusato-calamagrostosum* (Корчагин, 1940)
 Асс. *Betuleto-Piceetum geranioso-calamagrostosum*
 (Корчагин, 1940)
 Асс. *Piceetum aconitoso-calamagrostosum* (Корчагин, 1940)
- Тип насаждения **Piceeta sphagnosa**
 Асс. *Piceetum gymnocarpioso-myrtilloso-sphagnosum*
 Асс. *Piceetum globulari caricoso-myrtilloso-sphagnosum*

- Асс. *Piceetum globulari caricoso-sylvatici equisetoso-sphagnosum*
 Субасс. *chamaemori rubosum*
 Асс. *Piceetum purpureae calamagrostidoso-sylvatici equisetoso-sphagnosum**
 Тип сообщества *Piceetum pratensi equisetoso-sphagnosum*
 Формация — **Abieteta sibiricae**
 Тип насаждения **Abieteta hylocomiosa**
 Асс. *Abietetum myrtilloso-hylocomiosum*
 Субасс. *typicum*
 Субасс. *avenelloso-myrtillosum*
 Асс. *Abietetum myrtilloso-gymnocarpioso-hylocomiosum*
 Субасс. *typicum*
 Субасс. *gymnocarpiosum*
 Асс. *Abietetum oxalidoso-hylocomiosum*
 Асс. *Abietetum oxalidoso-Linnaeani-dilitato-dryopteridosum*
 (Корчагин, 1940)
 Асс. *Abietetum saxatili ruboso-hylocomiosum**
 Тип насаждения **Abieteta herbosa**
 Асс. *Abietetum phegopteridoso-expansae dryopteridosum*
 Субасс. *typicum*
 Субасс. *expansae dryopteridosum*
 Асс. *Abietetum sibirici diplaziosum*
 Тип сообщества *Abietetum distentifolii athyriosum*
 Асс. *Abietetum gymnocarpiosum**
 Асс. *Abietetum aconitosum*
 Тип насаждения **Abieteta sphagnosa**
 Тип сообщества *Abietetum expansae dryopteridoso-sphagnosum*
 Формация — **Cembreta (Pineta sibiricae)**
 Тип насаждения **Cembreta (Pineta sibiricae) cladinoso-hylocomiosa**
 Тип сообщества *Cembretum (Pinetum sibiricae) vaccinoso-cladinoso-hylocomiosum*
 Тип насаждения **Cembreta (Pineta sibiricae) hylocomiosa**
 Асс. *Cembretum (Pinetum sibiricae) myrtilloso-hylocomiosum*
 Тип насаждения **Cembreta (Pineta sibiricae) polytrichosa**
 (Корчагин, 1940)
 Асс. *Cembretum myrtilloso-globulari-caricosum*
 (Корчагин, 1940)
 Тип насаждения **Cembreta (Pineta sibiricae) herboso-sphagnosa**
 (Корчагин, 1940)
 Асс. *Cembretum caricoso-calamagrostosum* (Корчагин, 1940)
 Класс формаций — **Aestivali-Silvae**
 Формация — **Betuleta pubescentis**

- Тип насаждения — **Betuleta hylocomiosa**
 Асс. *Betuletum vaccinioso-saxatili ruboso-hylocomiosum*
 Субасс. *typicum*
 Субасс. *saxatili rubosum*
 Асс. *Betuletum avenelloso-myrtilloso-hylocomiosum*
 Субасс. *typicum*
 Субасс. *myrtillosum*
 Субасс. *avenellosum*
 Асс. *Betuletum myrtilloso-gymnocarpioso-hylocomiosum*
 Субасс. *typicum*
 Субасс. *gymnocarpiosum*
- Тип насаждения **Betuleta polytrichosa**
 Асс. *Betuletum myrtilloso-polytrichosum*
 Субасс. *typicum*
 Субасс. *avenellosum*
 Асс. *Betuletum avenelloso-polytrichosum*
 Асс. *Betuletum globulari caricoso-polytrichosum*
 Асс. *Betuletum uliginosi vaccinioso-polytrichosum**
- Тип насаждения **Betuleta herbosa**
 Асс. *Betuletum avenelloso-juniperosum*
 Субасс. *avenellosum*
 Асс. *Betuletum saxatili ruboso-calamagrostidosum*
 Субасс. *typicum*
 Субасс. *saxatili rubosum*
 Асс. *Betuletum gymnocarpiosum**
 Асс. *Betuletum purpureae calamagrostidosum*
 Асс. *Betuletum aconitosum**
 Асс. *Betuletum mixto-herbosum*
- Тип насаждения **Betuleta sphagnosa**
 Асс. *Betuletum globulari caricoso-sylvatici equisetoso-sphagnosum**
 Субасс. *globulari caricosum*
 Субасс. *sylvatici equisetosum*
 Асс. *Betuletum purpureae calamagrostidoso-sphagnosum**
- Субформация — **Montano-Betuleta**
- Тип насаждения **Montano-Betuleta cladiosa**
 Тип сообщества *Montano-Betuletum avenelloso-myrtilloso-cetrariosum*
 Асс. *Tortuoso-Betuletum uliginosi-vaccinosum* (Корчагин, 1940)
 Асс. *Tortuoso-Betuletum myrtillosum* (Корчагин, 1940)
- Тип насаждения **Montano-Betuleta hylocomiosa**
 Асс. *Montano-Betuletum avenelloso-myrtilloso-hylocomiosum*

- Субасс. *typicum*
 Субасс. *avenellosum*
 Субасс. *myrtillosum*
 Асс. *Montano-Betuletum fruticoso-hylocomiosum**
 Субасс. *uliginosi vaccinosum*
 Субасс. *empetrosum*
 Асс. *Montano-Betuletum gymnocarpioso-myrtilloso-hylocomiosum**
 Асс. *Montano-Betuletum globulari caricoso-myrtilloso-hylocomiosum**
- Тип насаждения **Montano-Betuleta polytrichosa**
 Асс. *Montano-Betuletum avenelloso-myrtilloso-polytrichosum**
 Субасс. *typicum*
 Субасс. *avenellosum*
 Асс. *Montano-Betuletum nardo-polytrichosum**
 Тип сообщества *Montano-Betuletum purpureae calamagrostidoso-polytrichosum*
- Тип насаждения **Montano-Betuleta herbosa**
 Асс. *Montano-Betuletum avenellosum**
 Асс. *Montano-Betuletum calamagrostidosum*
 Асс. *Montano-Betuletum albiflori geranosum**
 Асс. *Montano-Betuletum mixto-herbosum*
 Асс. *Montano-Betuletum athyriosum*
- Тип насаждения **Montano-Betuleta sphagnosa**
 Асс. *Montano-Betuletum calamagrostidoso-sphagnosum**
 Субасс. *typicum*
 Субасс. *calamagrostidoso-veratrosum*
 Асс. *Montano-Betuletum juncoso-caricoso-sphagnosum**
 Субасс. *typicum*
 Субасс. *juncosum*
 Асс. *Montano-Betuletum rostratae caricoso-sphagnosum**
- Формация — **Populeta tremulae**
- Тип насаждения **Populeta tremulae hylocomiosa**
 Асс. *Populetum tremulae myrtilloso-hylocomiosum*
 Асс. *Populetum tremulae gymnocarpioso-hylocomiosum*
 Тип сообщества *Populetum tremulae saxatili ruboso-hylocomiosum*
 Асс. *Populetum tremulae vaccinoso-hylocomiosum**
- Тип насаждения **Populeta tremulae herbosa**
 Асс. *Populetum tremulae gymnocarpiosum*
 Асс. *Populetum tremulae saxatili ruboso-calamagrostidosum*
 Субасс. *saxatili rubosum*
 Асс. *Populetum tremulae mixto-herboso-aconitosum*

Сосняки (*Pineta sylvestris*)

Сосновые леса в предгорных и горных ландшафтах бассейна р. Илыч в верхнем и среднем течении приурочены к заболоченным местообитаниям и представлены одним типом насаждений — сосняк сфагновый (***Pineta sphagnosa***). Общая сомкнутость крон древесного яруса варьирует от 0.4 до 0.7. Высота и сомкнутость I полога варьируют в широких пределах — от 6 до 18 м и от 0.2—0.4 до 0.6 соответственно. Диаметр стволов — 10—35 см. Доминирует *Pinus sylvestris* (6—10 единиц по составу), изредка отмечаются *Betula pubescens* (до 3 единиц) и *Picea obovata* (до 1 единицы). В составе второго полога древостоя могут преобладать *Pinus sylvestris* (2—10 единиц) или *Picea obovata* (до 8 единиц) либо *Betula pubescens* (до 10 единиц). Иногда отмечается примесь *Pinus sibirica* (единично). Высота деревьев достигает 4—10 м, диаметр стволов составляет 4—20 см, сомкнутость крон — 0.1—0.4. Подрост угнетенный, представлен единичными деревцами *Betula pubescens*, *Picea obovata*, *Pinus sibirica* и *P. sylvestris* высотой до 3 м. В составе подлеска преобладает *Betula nana*, единично встречается *Sorbus sibirica*.

Общее проективное покрытие (ОПП) травяно-кустарничкового яруса составляет 40—85 %. Наиболее ценотически значимыми видами сообществ данного типа насаждений являются представители болотной эколого-ценотической группы: *Eriophorum vaginatum* коэффициент участия (КУ) — 0.57, *Carex rostrata* (0.24), *Oxycoccus palustris* (0.24), *Ledum palustre* (0.23), *Rubus chamaemorus* (0.21). Поверхность почвы покрыта сплошным ковром сфагновых мхов (в основном *Sphagnum girgensohnii* и *S. angustifolium*). Наблюдаются процессы образования торфа.

Всего в составе сосновых лесов сфагновых отмечено 34 вида сосудистых растений. Видовая насыщенность конкретных фитоценозов невелика — отмечено от 11 до 20 таксонов сосудистых растений. Средняя величина показателя α -разнообразия сосудистых растений составила 16 видов на 400 м². Зарегистрировано 20 видов мхов, из которых наибольшим обилием характеризуются *Sphagnum girgensohnii* и *S. angustifolium*, и 4 вида лишайников. Ценотическое разнообразие сосняков сфагнового типа насаждений представлено тремя ассоциациями (табл. 7).

Сообщества ассоциации ***Pinetum vaginati eriophoroso-sphagnosum*** характеризуются доминированием в травяно-кустарничковом ярусе *Eriophorum vaginatum*. Общее проективное покрытие трав и кустарничков — 50—60 %. Помимо пушицы заметного удельного обилия (до 3—4 баллов) достигают *Rubus chamaemorus*, *Ledum palustre*, *Oxycoccus palustris*, *Chamaedaphne calyculata* и *Andromeda*

Т а б л и ц а 7

Синоптическая таблица светлохвойных лесов

Формация (субформация)	Montano-Lariceta				Pineta sylvestris		
	Hylocomiosa		Herbosa		Sphagnosa		
Тип насаждения	1		2		3	4	5
Ассоциация	1		2		3	4	5
Субассоциация	А	Б	А	Б			
Число описаний	7	3	3	2	2	3	2
Древостой							
<i>Betula pubescens</i>	V	3	3	2	2	3	2
<i>Larix sibirica</i>	V	3	3	2	.	.	.
<i>Picea obovata</i>	III	.	2	.	2	3	2
<i>Pinus sibirica</i>	II	1	2	.	1	.	1
<i>Abies sibirica</i>	IV	2	.	1	.	.	.
<i>Pinus sylvestris</i>	2	3	2
Подлесок							
<i>Juniperus sibirica</i>	II	3	2	2	.	.	.
<i>Sorbus aucuparia</i>	V	3	3	2	.	.	1
<i>Betula nana</i>	I	.	.	.	2	2	.
Травяно-кустарничковый ярус							
<i>Vaccinium myrtillus</i>	V ₍₇₋₈₎	3 ₍₅₋₇₎	3 ₍₅₋₇₎	2 ₍₃₋₄₎	1 ₍₂₎	2 ₍₁₎	2 ₍₃₎
<i>Melampyrum pratense</i>	IV ₍₁₋₂₎	2 ₍₁₋₂₎	2 ₍₁₎	1 ₍₁₎	2 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎
<i>Solidago virgaurea</i>	IV ₍₁₋₂₎	3 ₍₁₎	3 ₍₁₎	2 ₍₁₎	.	.	.
<i>Trientalis europaea</i>	V ₍₁₋₂₎	3 ₍₁₋₂₎	3 ₍₁₋₂₎	2 ₍₁₋₂₎	.	.	1 ₍₁₎
<i>Veratrum lobelianum</i>	III ₍₁₋₂₎	2 ₍₁₎	3 ₍₁₎	2 ₍₁₋₃₎	.	.	.
<i>Anemonastrum biarmiense</i>	I ₍₁₎	1 ₍₁₎	3 ₍₁₎	2 ₍₁₎	.	.	.
<i>Rubus arcticus</i>	I ₍₁₎	.	1 ₍₁₎	2 ₍₁₎	.	.	1 ₍₁₎
<i>Antennaria alpina</i>	II ₍₁₎	.	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	.	.	.
<i>Athyrium distentifolium</i>	IV ₍₁₋₃₎	.	3 ₍₁₋₄₎
<i>Calamagrostis purpurea</i>	II ₍₁₎	.	1 ₍₁₎	1 ₍₅₎	.	.	1 ₍₁₎
<i>Carex brunnescens</i>	I ₍₁₎	1 ₍₁₎	2 ₍₁₋₂₎	1 ₍₁₎	.	.	.
<i>Diphasiastrum alpinum</i>	II ₍₁₋₂₎	.	1 ₍₂₎
<i>Luzula pilosa</i>	II ₍₁₎
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	V ₍₁₋₄₎	3 ₍₅₋₇₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	.	.
<i>Dryopteris expansa</i>	IV ₍₁₋₂₎	1 ₍₁₎
<i>Avenella flexuosa</i>	V ₍₁₋₄₎	3 ₍₂₋₃₎	3 ₍₅₋₇₎	2 ₍₆₎	.	.	.
<i>Bistorta major</i>	V ₍₁₋₂₎	2 ₍₁₎	3 ₍₂₎	2 ₍₄₋₅₎	.	.	.

Т а б л и ц а 7 (продолжение)

Формация (субформация)	Montano-Lariceta				Pineta sylvestris		
	Hylocomiosa		Herbosa		Sphagnosa		
Тип насаждения	1		2		3	4	5
Ассоциация	1		2		3	4	5
Субассоциация	А	Б	А	Б			
Число описаний	7	3	3	2	2	3	2
<i>Anthoxantum alpinum</i>	.	.	2 ₍₁₎	1 ₍₁₎	.	.	.
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	I ₍₁₎	1 ₍₁₎	3 ₍₁₋₄₎
<i>Luzula multiflora</i>	.	.	2 ₍₁₎
<i>Carex vaginata</i>	.	.	1 ₍₂₎
<i>Phegopteris connectilis</i>	I ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₂₎	1 ₍₄₎	.	.	.
<i>Festuca ovina</i>	.	.	.	1 ₍₃₎	.	.	.
<i>Oxycoccus palustris</i>	2 ₍₃₎	3 ₍₂₋₄₎	1 ₍₂₎
<i>Rubus chamaemorus</i>	2 ₍₃₋₄₎	2 ₍₁₎	2 ₍₁₋₄₎
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	1 ₍₁₎	2 ₍₁₎	2 ₍₁₋₂₎
<i>Eriophorum vaginatum</i>	2 ₍₆₋₇₎	3 ₍₄₋₅₎	2 ₍₁₋₄₎
<i>Andromeda polifolia</i>	2 ₍₁₋₃₎	3 ₍₁₋₃₎	.
<i>Carex lasiocarpa</i>	1 ₍₄₎	1 ₍₄₎	.
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	2 ₍₁₋₃₎	3 ₍₁₋₃₎	1 ₍₂₎
<i>Ledum palustre</i>	2 ₍₁₋₄₎	3 ₍₂₋₃₎	1 ₍₂₎
<i>Carex rostrata</i>	3 ₍₆₋₈₎	1 ₍₃₎
<i>C. globularis</i>	II ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	.	1 ₍₃₎	1 ₍₁₎	2 ₍₅₋₆₎
<i>Equisetum sylvaticum</i>	1 ₍₆₎
<i>Menyanthes trifoliata</i>	2 ₍₁₋₂₎	1 ₍₄₎

Мохово-лишайниковый ярус

<i>Cladonia rangiferina</i>	I ₍₁₎	2 ₍₁₎	.	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎
<i>Ptilidium species</i>	.	1 ₍₁₎	.	.	1 ₍₂₎	.	.
<i>Pleurozium schreberi</i>	V ₍₃₋₇₎	3 ₍₂₋₅₎	2 ₍₅₎	1 ₍₄₎	1 ₍₂₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎
<i>Polytrichum juniperinum</i>	II ₍₁₎	1 ₍₁₎	2 ₍₃₋₇₎	1 ₍₇₎	.	1 ₍₁₎	.
<i>P. strictum</i>	III ₍₁₋₃₎	2 ₍₁₎	1 ₍₆₎	1 ₍₅₎	1 ₍₂₎	1 ₍₁₎	.
<i>Racomitrium species</i>	.	.	.	1 ₍₃₎	.	.	.
<i>Dicranum fuscescens</i>	V ₍₃₋₈₎	3 ₍₆₋₈₎	3 ₍₃₋₇₎	1 ₍₃₎	.	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎
<i>Cetraria islandica</i>	V ₍₁₋₄₎	3 ₍₃₋₄₎	.	1 ₍₄₎	.	.	.
<i>Cladonia arbuscula</i>	III ₍₁₋₃₎	3 ₍₁₋₂₎	.	1 ₍₂₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	.
<i>C. bellidiflora</i>	IV ₍₁₎	3 ₍₁₋₃₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	.	.	.
<i>C. ectocyna</i>	III ₍₁₎	1 ₍₁₎	.	1 ₍₁₎	.	.	.

Таблица 7 (продолжение)

Формация (субформация)	Montano-Lariceta				Pineta sylvestris		
	Hylacomiosa		Herbosa		Sphagnosa		
Тип насаждения	1		2		3	4	5
Ассоциация	1		2		3	4	5
Субассоциация	А	Б	А	Б			
Число описаний	7	3	3	2	2	3	2
<i>C. sulphurina</i>	III ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	.	.	.
<i>C. uncialis</i>	III ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁻²⁾	.	1 ⁽¹⁾	.	.	.
<i>Dicranum polysetum</i>	II ⁽¹⁻⁸⁾	1 ⁽⁸⁾
<i>D. scoparium</i>	II ⁽⁶⁻⁸⁾
<i>Stereocaulon paschale</i>	II ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽¹⁾	.	1 ⁽¹⁾	.	.	.
<i>Trapeliopsis granulosa</i>	III ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	.	.	.
<i>Hylacomium splendens</i>	1 ⁽²⁾	.	.
<i>Polytrichum commune</i>	.	.	.	2 ⁽¹⁻⁷⁾	2 ⁽³⁾	1 ⁽³⁾	2 ⁽²⁻⁴⁾
<i>Sphagnum angustifolium</i>	2 ⁽⁵⁻⁷⁾	3 ⁽⁴⁻⁸⁾	2 ⁽⁴⁾
<i>S. cuspidatum</i>	1 ⁽²⁾	1 ⁽¹⁾	.
<i>S. fuscum</i>	1 ⁽¹⁾	1 ⁽²⁾
<i>S. girgensohnii</i>	.	.	.	1 ⁽⁵⁾	2 ⁽⁵⁻⁷⁾	3 ⁽⁴⁻⁸⁾	2 ⁽⁸⁾
<i>S. riparium</i>	1 ⁽³⁾

Примечание. Ассоциации: 1 — асс. *Montano-Laricetum empetroso-myrtilloso-hylacomiosum* (субасс.: а — *typicum*, б — *myrtillosum*); 2 — асс. *M.-L. avenellosum* (субасс.: а — *myrtilloso-avenellosum*; б — *typicum*) 3 — асс. *Pinetum vaginati eriophoroso-sphagnosum*; 4 — асс. *P. rostratae caricoso-sphagnosum*; 5 — асс. *P. globulari caricoso-sphagnosum*. Виды, встреченные редко и с малым обилием (ранг 1): травяно-кустарничковый ярус: *Arctous alpina* — 1а; *Carex pauciflora* — 3, 4; *C. paupercula* — 4; *Chamaenerion angustifolium* — 5; *Dactylorhiza hebridensis* — 3, 5; *D. maculata* — 3, 4; *Eriophorum polystachyon* — 5; *Gymnocarpium robertianum* — 2б; *Hieracium alpinum* — 1а, 1б; *Juncus trifidus* — 1а, 2б, 4; *Linnaea borealis* — 5; *Luzula frigida* — 2а, 2б; *Maianthemum bifolium* — 1а; *Orthilia secunda* — 5; *Rubus saxatilis* — 1а, 2б; Мохово-лишайниковый ярус: *Aulacomnium palustre* — 3, 4; *Calliergon* sp. — 5; *Cetraria ericetorum* — 1а; *Cladonia amaurocraea* — 1б; *C. deformis* — 1а, 1б, 2а, 2б; *C. stellaris* — 1а, 1б, 5; *Dicranum* sp. — 4; *Ptilium crista-castrensis* — 3; *Rhizidium rugosum* — 4; *Sphagnum centrale* — 3, 4; *S. flexicaule* — 3; *S. magellanicum* — 5; *S. warnstorfi* — 3, 4

polifolia. В напочвенном покрове содоминируют *Sphagnum girgensohnii* и *S. angustifolium*. Всего в составе ассоциации отмечен 21 вид сосудистых растений, в конкретных сообществах фиксировали от 15 до 17 видов. Списки мхов и лишайников насчитывают 13 видов и два вида соответственно. Близкая по составу нижних ярусов ассоциация *Pineto-angustifolii-sphagnetum eriophoroso-lyoniosum*

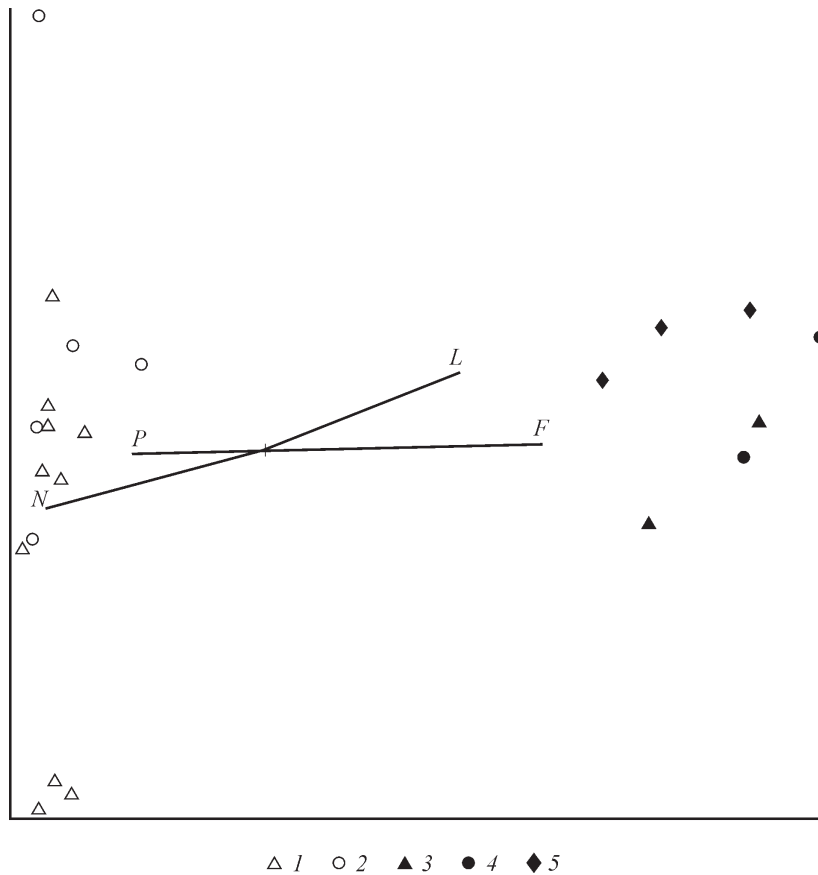


Рис. 5. Положение геоботанических описаний светлохвойных лесов в осях DCA с векторами экологических факторов.

1 – *Montano-Laricetum empetroso-myrtilloso-hylocomiosum*, 2 – *M.-L. avenellosum*, 3 – *Pinetum vaginati eriophorosum-sphagnosum*, 4 – *P. rostratae caricoso-sphagnosum*, 5 – *P. globulari caricoso-sphagnosum*. Оси факторов: F – увлажнение, N – богатство почв, R – кислотность, L – освещенность. Прозрачным выделены лиственничные редколесья, черным – сосняки.

охарактеризована А. А. Корчагиным (1940) при описании лесоболот как одна из наиболее распространенных в Печоро-Илычском заповеднике. А. Н. Лашенкова (1954б) и В. А. Мартыненко для территории Республики Коми (Леса Республики Коми, 1999) описывают сообщества, аналогичные выявленным нами, в ранге ассоциации **сосняк пушицево-сфагновый**, указывая, что они встречаются во всех подзонах тайги.

Т а б л и ц а 8

Коэффициенты корреляции Пирсона и Кэндалла с осями ординации,
светлохвойные леса, N=22

Фактор	Ось 1			Ось 2		
	r	r-sq	tau	r	r-sq	tau
F	0.838	0.702	0.501	0.099	0.010	0.167
N	-0.757	0.573	-0.461	-0.387	0.150	-0.275
R	-0.585	0.342	-0.351	-0.124	0.015	-0.090
L	0.699	0.488	0.461	0.441	0.195	0.382

Примечание: Здесь и далее в таблицах 10, 12, 15, 17, 19, 22, 24 и 25 отражены экологические факторы по Г. Эллэнбергу: F — увлажнение, N — богатство почв, R — кислотность, L — освещенность.

В сообществах ассоциации *Pinetum rostratae caricoso-sphagnosum Eriophorum vaginatum* сохраняет свое участие в травяно-кустарничковом ярусе, однако уступает роль доминанта *Carex rostrata*. Характерной чертой фитоценозов данного синтаксона является снижение удельного покрытия *Rubus chamaemorus*. Среди видов, отличающихся заметным обилием, можно отметить *Oxycoccus palustris*, *Ledum palustre*, *Carex lasiocarpa* и *Chamaedaphne calyculata*. В мохово-лишайниковом ярусе господствуют сфагновые мхи (*Sphagnum girgensohnii*, *S. angustifolium*), отмечены подушки *Polytrichum commune*. Список сосудистых растений ассоциации состоит из 22 видов, показатель α -разнообразия конкретных сообществ — 11—20 видов на 400 м² (средняя величина — 15). Зарегистрировано 2 вида лишайников и 14 видов мхов. Ранее данная ассоциация заболоченных соновых лесов для территории заповедника не отмечена.

Фитоценозы ассоциации *Pinetum globulari caricoso-sphagnosum* формируются в менее обводненных экотопах (рис. 5, табл. 8) и отличаются господством в нижних ярусах лесных видов, среди которых наибольшим обилием характеризуется *Carex globularis*. Кроме осоки шарообразной ранга согосподствующего вида может достигать *Equisetum sylvaticum*. Сохраняется заметное участие видов болотной ЭЦГ: *Eriophorum vaginatum*, *Rubus chamaemorus*, *Menyanthes trifoliata* и др. Еще одной специфичной чертой данного синтаксона является наличие комплекса типичных таежно-лесных видов, которые встречаются на более сухих участках микрорельефа: *Linnaea borealis*, *Orthilia secunda*, *Rubus arcticus*, *Trientalis europaea* и др. Напочвенный покров сплошной, в нем доминирует *Sphagnum girgensohnii*. В синтаксоне зарегистрировано 26 видов сосудистых растений, на пробных площадях отмечали от 16 до 18 таксонов. Зафиксировано 11 видов мхов и ли-

шайников. Ранее ассоциация *Pinetum globulari caricoso-sphagnosum* была описана на территории резервата А. А. Корчагиным (1940). Указывается для Печорской низменности и реже — предгорного увалистого района. Аналогичные сообщества заболоченных сосновых лесов при характеристике сосняков осоково-сфагновых Республики Коми упоминает А. Н. Лащенко (1954б).

Лиственничные редколесья (Montano-Lariceta)

Леса, образованные *Larix sibirica*, занимают не более 1 % территории Республики Коми (Леса Республики Коми, 1999). Они приурочены преимущественно к возвышенностям Тиманского края и западному макросклону гор Урала. В горных районах насаждения с господством лиственницы и смешанные елово-лиственничные леса обычны севернее 64° с. ш. На территории Печоро-Ильчского заповедника сообщества данной формации встречаются очень редко. Они сосредоточены в горной ландшафтной зоне, где наряду с горными березовыми редколесьями и криволесьями входят в состав растительного покрова подгольцового пояса Северного Урала (Говорухин, 1929а, 1929б; Корчагин, 1940). По опросным данным, полученным В. С. Говорухиным (1929а), лиственничные редколесья встречаются по ручьям Щука-Ёль, Парус-ёль, на г. Тумбал-из, у подножия г. Кычилиз. Исследователь, побывавший на хребте Кычилиз, в работе, опубликованной по итогам экспедиции, не приводит характеристику лиственничных редколесий и ограничивается описанием границы леса, образуемой группами деревьев *Larix sibirica* (высота до 12 м), а также редкими деревьями *Abies sibirica* (высота около 9 м) и *Betula pubescens* (высота 5—6 м). В густом и разнообразном по видовому составу травяном покрове наиболее обильны *Avenella flexuosa*, *Anthoxanthum alpinum* и *Athyrium distentifolium*. Заметную ценотическую роль играют также *Anemonastrum biarmiense*, *Bistorta major*, *Chamaenerion angustifolium*, *Dryopteris expansa*, *Solidago virgaurea* и *Vaccinium myrtillus*. Мхов почти нет.

Нами описаны массивы лиственничных редколесий, располагающиеся в долине ручья Ичет-парус-ёль на хребте Щука-Ёльиз, а также на склонах хребта Кычилиз. На основании особенностей строения основных ярусов растительных сообществ и их экологической приуроченности изученные фитоценозы с доминированием *Larix sibirica* в древостое отнесены нами к субформации **Montano-Lariceta** (лиственничные редколесья) формации **Lariceta sibiricae**.

В составе субформации выделено два типа насаждений: зеленомошный и травяной (табл. 7).

Лиственничные редколесья зеленомошные (Montano-Lariceta hylocomiosa)

Сообщества зеленомошного типа насаждений сосредоточены на хребте Щука-Ёльиз на высотах 470—620 м над ур. м. и занимают пологие склоны в долинах горных ручьев. Общая сомкнутость крон древостоев низкая (0.1—0.4). В их составе выделяются два вертикальных полога. Верхний, высотой 5—12 м, сложен деревьями *Larix sibirica* (6—10 единиц по составу), *Betula pubescens* (1—3 единицы), *Picea obovata* (до 1 единицы). Сомкнутость крон не превышает 0.3. Диаметр стволов *Larix sibirica* достигает 16—32 см. Высота II полога — 3—8 м. Его сомкнутость составляет 0.1—0.4, диаметр стволов березы и лиственницы — 6—24 см. Доминирует *Betula pubescens* (4—10 единиц). Деревья березы угнетенные, имеют сильно искривленные стволы и ветви. В состав данного полога также входят *Larix sibirica* (1—5 единиц по составу) и *Abies sibirica* (1—5 единиц). Подрост представлен в основном *Betula pubescens* и *Abies sibirica*. Отмечено также возобновление *Larix sibirica*, *Picea obovata* и *Pinus sibirica*. Высота подроста составляет преимущественно 1.5—3 м. Компоненты разреженного подлеска: *Betula nana*, *Juniperus sibirica* и *Sorbus sibirica*.

Травяно-кустарничковый ярус достаточно густой, его общее проективное покрытие — 60–90 %. Его наиболее ценотически значимым компонентом является *Vaccinium myrtillus* (КУ 0.9). Заметную роль играют такие виды, как *Empetrum hermaphroditum* (0.42), *Avenella flexuosa* (0.36), *Trientalis europaea* (0.19), *Solidago virgaurea* (0.14). Мохово-лишайниковый ярус представляет собой ковер из зеленых мхов (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum fuscescens*, *D. scoparium* и *D. polysetum*, *Polytrichum commune*) с вкраплениями лишайников (*Cetraria islandica*, *Cladonia bellidiflora* и др.).

В составе сообществ данного типа насаждений отмечено 33 вида сосудистых растений, 7 видов мхов и 13 видов лишайников. Конкретные сообщества не богаты видами (от 12 до 20 таксонов сосудистых растений), средняя величина показателя α -разнообразия составила 16 видов на 400 м².

Для исследованной территории при классификации лиственничных редколесий, принадлежащих к зеленомошному типу насаждений (табл. 7), выделена одна ассоциация — **Montano-Laricetum empetroso-myrtilloso-hylocomiosum** и две субассоциации. В составе нижних ярусов сообществ субассоциации **typicum** согосподствуют *Vaccinium myrtillus* и *Empetrum hermaphroditum*. Фитоценозы субассоциации **myrtillosum** отличаются явным доминированием *Vaccinium myrtillus* при снижении роли вороники. Сообщества редколесий из *Larix sibirica* зеленомошного типа с преобладанием черники в

травяно-кустарничковом ярусе упоминаются при характеристике растительности западного макросклона Приполярного Урала (Леса Республики Коми, 1999). На территории заповедника сообщества данного синтаксона выявлены и охарактеризованы нами впервые (Дубровский, 2007а, 2007б; Дубровский и др., 2013).

Лиственничные редколесья травяные (Montano-Lariceta herbosa)

Лиственничные редколесья, относящиеся к травяному типу насаждений, описаны нами на хребтах Щука-Ёльиз и Кычильиз. Они располагаются на высотах 560—640 м над ур. м. ДревоСТОИ разреженные, общая сомкнутость крон лишь в редких случаях достигает 0.3—0.4. Обычно в насаждениях выражены два вертикальных полога. В составе первого, высотой от 6 до 12 м, доминирует *Larix sibirica* (8—10 единиц по составу), до двух единиц по составу может приходиться на долю *Betula pubescens*. Диаметр стволов — 18—52 см. II полог по большей части сложен *Betula pubescens* (до 10 единиц по составу), присутствуют *Larix sibirica* (до 2 единиц) и *Picea obovata* (до 1 единицы). Высота подроста 1—3 м. Наиболее активно возобновляется *Betula pubescens*, отмечен подрост *Larix sibirica*, а также видов деревьев, не выходящих в верхний полог древостоя, — *Abies sibirica* и *Pinus sibirica*. Кустарниковый ярус (высота до 1.5 м, сомкнутость крон до 0.1) состоит из *Juniperus sibirica* и *Sorbus sibirica*.

Травостой хорошо развит, его общее прективное покрытие достигает 80—90 %. Список наиболее значимых с ценотических позиций видов возглавляет *Avenella flexuosa* (КУ 0.75), далее следуют *Vaccinium myrtillus* (0.62), *Bistorta major* (0.38), *Trientalis europaea* (0.18), *Veratrum lobelianum* (0.18). Мохово-лишайниковый ярус развит слабо (ОПП 25—30 %) и представлен *Dicranum fuscescens*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *P. juniperinum* и *P. strictum*.

Список сосудистых растений лиственничных редколесий травяных содержит 33 таксона. Отмечено 7 видов мхов и 10 видов лишайников. В среднем на пробной площади фиксировали по 16 видов сосудистых растений (видовая насыщенность варьирует от 13 до 22 видов на 400 м²).

Данный тип насаждений представлен одной ассоциацией — **Montano-Laricetum avenellosum**, в пределах которой выделено две субассоциации: **typicum** (характерно явное доминирование *Avenella flexuosa*) и **myrtilloso-avenellosum** (типично согосподство *Avenella flexuosa* и *Vaccinium myrtillus*). Среди видов травяно-кустарничкового яруса, не отличающихся заметным обилием, но характеризую-

щихся высоким постоянством (V класс), можно отметить *Trientalis europaea*, *Veratrum lobelianum*, *Solidago virgaurea* и *Anemonastrum biarmense*. Ю. П. Юдин (1954а) относил горные лиственничники с преобладанием луговика, черники и разнотравья к ассоциации **лиственничник травянистый альпийский**. Позже аналогичные сообщества были описаны для растительности подгольцового пояса Урала (Леса Республики Коми, 1999) в ранге ассоциации **лиственничник луговиково-черничный**. Для Печоро-Ильчского заповедника синтаксон является новым.

Ельники (*Piceeta obovatae*)

Ельники являются основной формацией темнохвойных лесов северной части Печоро-Ильчского заповедника (Говорухин, 1929а, 1929б; Корчагин, 1940; Леонтьев, 1963; Непомилуева, 1992; Флора и растительность ..., 1997; Земля девственных лесов, 2000; Дёгтева, 2005а, 2005б). Они характеризуются широкой экотопической приуроченностью и занимают водораздельные пространства, долины рек и ручьев, склоны парм (чугр) увалистой полосы, входят в состав растительности нижней части горно-лесного пояса западного макросклона Уральского хребта.

Мы располагаем 170 геоботаническими описаниями, выполненными в ельниках обследованной части резервата, каждое из которых в процессе классификации отнесено к одному из четырех типов насаждений формации ***Piceeta obovatae***: зеленомошному, долгомошному, травяному или сфагновому.

В составе древесного яруса фитоценозов данной формации отмечено 11 видов деревьев. Обычно в насаждениях с преобладающей общей сомкнутостью крон 0.4—0.7 отчетливо выражена вертикальная структура (2—3, реже 4 полога). В основном пологе доминирует *Picea obovata* (6—10 единиц по составу), постоянно присутствует *Betula pubescens* (до 4 единиц), иногда отмечаются *Abies sibirica*, *Pinus sibirica* и *Populus tremula* (1—2 единицы). Второй полог сложен в основном *Picea obovata* и *Abies sibirica*, причем пихта нередко преобладает по составу (до 8 единиц). Присутствуют деревья *Betula pubescens* и *Pinus sibirica*. Часто выражен слабо сомкнутый III полог древостоя, в котором доминируют темнохвойные деревья. Такие показатели древесного яруса еловых лесов, как высота и диаметр стволов, зависят от возраста древостоев и условий их произрастания. В среднем для пологов насаждений VIII—IX классов возраста характерны следующие параметры: I полог — высота деревьев 18—22 м, диаметр стволов 20—40 (70) см, II полог — высота 14—16 м, диаметр 15—25 (40) см, III полог — высота 6—12 м, диаметр 6—18 см. Отмечен подрост восьми видов

деревьев. Возобновление основных лесообразующих пород под пологом еловых лесов идет успешно. Как отмечали С. А. Дыренков (1984) и Н. И. Непомилуева (1992), еловые насаждения Печоро-Ильчского заповедника характеризуются абсолютной или онтогенетической разновозрастностью, для них характерен непрерывный процесс отпада— восстановления. Подлесок в ельниках резервата выражен всегда, в его состав входит 23 вида кустарников. Сомкнутость данного яруса, наиболее обычными компонентами которого являются *Rosa acicularis* и *Sorbus sibirica*, изменяется в пределах от менее 0.1 до 0.4.

Ельники зеленомошные (*Piceeta hylacomiosa*)

Ельники зеленомошные на европейском северо-востоке России являются зональным типом насаждений (Леса Республики Коми, 1999). В заповеднике сообщества данного типа насаждений развиваются на высотах от 150 до 390 м над ур. м., занимают водораздельные пространства, склоны чугр различной экспозиции, входят в состав нижней части горно-лесного пояса Урала, встречаются в составе растительных комплексов речных долин. В массиве собранных нами данных геоботанические описания, выполненные в ельниках зеленомошных, являются наиболее многочисленными (97 описаний).

Значения показателя общей сомкнутости крон древостоев варьируют в довольно широких пределах и зависят от возраста насаждений и их экотопической приуроченности. В типичных водораздельных сообществах еловых насаждений зеленомошного типа VIII—IX классов возраста общая сомкнутость крон древесного яруса составляет 0.4—0.7. Сомкнутость I полога не превышает 0.2—0.4, средняя высота стволов — 18—22 м, диаметр — 18—32 см. Состав полога сложный. Преобладает *Picea obovata* (3—10 единиц по составу). Помимо ели отмечено пять видов деревьев: *Abies sibirica* (1—3 единицы), *Betula pubescens* (1—5 единиц), *Pinus sibirica* (1—4 единицы, чаще единично), *Populus tremula* (1—3 единицы) и *Pinus sylvestris* (до 3 единиц). Наиболее обычна примесь *Betula pubescens*. Во втором вертикальном пологе доминирование *Picea obovata* сохраняется, однако в некоторых случаях на ведущие позиции может выходить либо *Abies sibirica* (до 8 единиц), либо *Betula pubescens* (до 6 единиц). Сомкнутость крон составляет 0.2—0.4, высота деревьев — 14—16 м, диаметр стволов — 14—26 см. Почти всегда присутствует III полог высотой до 12 м. Он чаще разреженный, но иногда сомкнутостью до 0.2—0.3, сложен в основном видами хвойных и реже *Betula pubescens*. В случае формирования насаждений *Picea obovata* зеленомошного типа на крутых (15—25°) склонах чугр и в экотопах горно-лесного пояса

Таблица 9

Парциальная синоптическая таблица ельников зеленомошных

Ассоциация	1		2		3			4		5		6	7	8	9	
	а	б	в	а	б	а	б	а	б							
Число описаний	1	3	3	6	7	18	5	2	2	18	8	4	9	2	4	5
<i>Древесный ярус</i>																
<i>Abies sibirica</i>	1	2	3	V	V	V	V	2	2	V	V	2	V	2	4	V
<i>Betula pubescens</i>	1	3	3	V	V	V	V	2	2	V	V	2	V	2	4	V
<i>Picea obovata</i>	1	3	3	V	V	V	V	2	2	V	V	2	V	2	4	V
<i>Pinus sibirica</i>	1	3	3	V	V	V	V	2	2	V	V	2	V	1	3	V
<i>Populus tremula</i>	1	1			1	II	III	2		II	II			I		
<i>Pinus sylvestris</i>	1		1	I		I								II		
<i>Подлесок</i>																
<i>Rosa acicularis</i>	1	2		I	III		IV	2	1	IV	V	4	V	2	3	V
<i>Sorbus sibirica</i>	1	1	3	V	V	3	II	2	2	IV	IV	1	II		3	III
<i>Juniperus communis</i>	1	2	3	I	I	3	III			II	II	3	IV	2	1	III
<i>Lonicera pallasi</i>		1			I		II			II	II	3	IV	2	4	IV
<i>Rubus idaeus</i>		1			I		I		1	III	V	1	III		2	III
<i>Rubus avium</i>							I			I	I	1	II		3	

<i>Ribes hispidulum</i>							I	II	1	3	I
<i>Spiraea media</i>	1							II	1	1	III
<i>Salix jenssensis</i>								II	2	2	I
<i>Daphne mezereum</i>							I	II			II
<i>Salix hastata</i>								I			
<i>Salix reticulata</i>								2			

Травяно-кустарничковый ярус

<i>Rubus arcticus</i>	1 ₍₁₎	2 ₍₁₋₂₎	3 ₍₂₋₃₎	III ₍₁₎	IV ₍₁₋₂₎	I ₍₁₎	IV ₍₁₋₃₎	I ₍₁₎	1 ₍₁₎	IV ₍₁₋₂₎	IV ₍₁₋₃₎	1 ₍₁₎	III ₍₁₋₂₎	4 ₍₁₎	V ₍₁₎
<i>Melampyrum pratense</i>	1 ₍₁₎	2 ₍₁₎	1 ₍₁₎	I ₍₁₎	IV ₍₁₋₂₎	III ₍₁₋₂₎	IV ₍₁₋₃₎	I ₍₁₎	2 ₍₁₎	II ₍₁₎	III ₍₁₎	2 ₍₁₎	I ₍₁₎	2 ₍₁₎	I ₍₁₎
<i>Solidago virgaurea</i>	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	II ₍₁₎	II ₍₁₎	II ₍₁₎	IV ₍₁₎	IV ₍₁₋₂₎	2 ₍₁₎	III ₍₁₎	IV ₍₁₋₃₎	1 ₍₁₎	IV ₍₁₎	2 ₍₁₎	IV ₍₁₎
<i>Luzula pilosa</i>	1 ₍₂₎	2 ₍₁₎	1 ₍₁₎	III ₍₁₋₂₎	I ₍₁₎	III ₍₁₋₃₎	II ₍₁₋₂₎	II ₍₁₋₂₎	2 ₍₁₋₄₎	V ₍₁₋₄₎	IV ₍₁₋₂₎	2 ₍₁₎	III ₍₁₋₃₎	3 ₍₁₎	III ₍₁₎
<i>Maianthemum bifolium</i>	1 ₍₂₎	3 ₍₁₎	1 ₍₁₎	V ₍₁₋₂₎	V ₍₁₋₄₎	V ₍₁₋₄₎	IV ₍₁₋₄₎	IV ₍₁₋₄₎	2 ₍₃₎	V ₍₂₋₄₎	V ₍₁₋₄₎	3 ₍₁₋₄₎	V ₍₁₋₄₎	3 ₍₁₋₃₎	V ₍₁₋₂₎
<i>Linnaea borealis</i>	1 ₍₁₎	1 ₍₄₎		V ₍₁₋₂₎	IV ₍₁₋₃₎	III ₍₁₋₂₎	II ₍₁₎	II ₍₁₎	2 ₍₁₎	IV ₍₁₋₃₎	IV ₍₁₋₃₎	1 ₍₂₎	II ₍₁₎		II ₍₁₎
<i>Lycopodium annotinum</i>	1 ₍₃₎	3 ₍₁₎	1 ₍₁₎	V ₍₁₋₂₎	V ₍₁₋₂₎	IV ₍₁₋₄₎	V ₍₁₋₃₎	V ₍₁₋₃₎	2 ₍₃₋₄₎	V ₍₁₋₂₎	V ₍₁₋₃₎	2 ₍₁₋₃₎	IV ₍₁₋₂₎	4 ₍₁₎	V ₍₁₎
<i>Trientalis europaea</i>		1 ₍₁₎	V ₍₁₎	V ₍₁₎	III ₍₁₋₂₎	II ₍₁₎	II ₍₁₎			IV ₍₁₋₂₎	IV ₍₁₋₂₎	1 ₍₁₎	IV ₍₁₎	2 ₍₁₎	V ₍₁₋₂₎
<i>Orthilia secunda</i>	1 ₍₁₎		III ₍₁₎	III ₍₁₎	I	I	I ₍₁₎			II ₍₁₋₂₎	II ₍₁₋₂₎		II ₍₁₎	3 ₍₁₎	II ₍₁₎

<i>Parnassia palustris</i>										2 ₍₁₋₂₎			
<i>Anemonastrum biarmiense</i>	2 ⁽³⁾			I ₍₁₎	I ₍₁₎					I ₍₃₎	I ₍₂₎		
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>		V ₍₁₋₃₎	III ₍₁₋₄₎	II ₍₁₋₃₎	III ₍₁₋₃₎	I ₍₄₎		I ₍₁₎	I ₍₄₎	V ₍₅₋₈₎	IV ₍₁₋₄₎	4 ₍₂₋₆₎	V ₍₁₋₄₎
<i>Rubus saxatilis</i>	1 ⁽⁴⁾			I ₍₁₎	I ₍₄₎							1 ₍₂₎	II ₍₂₋₄₎
<i>Phegopteris connectilis</i>				I ₍₁₎						III ₍₁₋₂₎	V ₍₅₋₇₎ I ₍₄₎	2 ₍₃₋₄₎	I ₍₁₎
<i>Geranium albiglorum</i>	1 ⁽¹⁾			I ₍₁₎	I ₍₁₎					III ₍₁₋₂₎	IV ₍₁₋₂₎	3 ₍₃₎	V ₍₁₋₃₎
<i>Actaea erythrocarpa</i>													
<i>Diplasium sibiricum</i>													
<i>Campanula rotundifolia</i>										2 ₍₁₎	II ₍₁₎		
<i>Hieracium species</i>										3 ₍₁₎	II ₍₁₋₂₎		
<i>Cypripedium guttatum</i>										1 ⁽⁴⁾	II ₍₂₋₃₎		
<i>Antennaria dioica</i>										1 ₍₁₎	II ₍₁₋₆₎		
<i>Carex digitata</i>											III ₍₁₋₂₎		
<i>Viola mirabilis</i>											II ₍₁₋₂₎		
<i>Cystopteris fragilis</i>											II ₍₁₎		

Таблица 9 (продолжение)

Ассоциация	1		2		3		4		5		6	7	8	9
	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б				
Субассоциация														
Число описаний	1	3	3	6	7	18	5	2	18	8	4	2	4	5
<i>Epiractis atrorubens</i>														
<i>Thymus talijevii</i>														
<i>Oxalis acetosella</i>	$I_{(2)}$	$IV_{(1;2)}$		$V_{(1;4)}$		$III_{(1;3)}$		$V_{(1;4)}$		$V_{(1;4)}$		$2_{(5;8)}$	$4_{(1;5)}$	$V_{(1;2)}$
<i>Thalictrum simplex</i>	$2_{(3;4)}$					$III_{(1)}$	$2_{(6)}$						$1_{(1)}$	
<i>Cortusa matthioli</i>	$1_{(1)}$												$2_{(1)}$	
<i>Delphinium elatum</i>													$3_{(1)}$	$II_{(1)}$
<i>Equisetum pratense</i>						$I_{(3)}$	$I_{(1)}$			$IV_{(1;3)}$		$1_{(1)}$	$4_{(5;7)}$	$V_{(1;4)}$
<i>Filipendula ulmaria</i>	$2_{(1)}$							$II_{(1)}$						$V_{(1;3)}$
<i>Vicia sepium</i>														$IV_{(1)}$
<i>Cacalia hastata</i>														$3_{(1)}$
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>														$3_{(1)}$
<i>Geum rivale</i>														$2_{(1;3)}$
<i>Angelica archangelica</i>														$2_{(1;2)}$
														$2_{(1;2)}$

<i>Trollius europaeus</i>														II ⁽¹⁾
<i>Viola epipsila</i>														I ⁽²⁾
<i>Saxifraga aestivalis</i>														II ⁽¹⁻²⁾
<i>Carex cespitosa</i>														II ⁽¹⁾
<i>Chrysosplenium tetrandrum</i>														I ⁽¹⁾
<i>Ranunculus repens</i>														I ⁽³⁾
<i>Cirsium oleraceum</i>														I ⁽¹⁾
<i>Dryopteris expansa</i>					III ⁽¹⁻⁴⁾	IV ⁽¹⁻⁴⁾								I ⁽⁶⁾
<i>Calamagrostis purpurea</i>					IV ⁽¹⁻³⁾	V ⁽¹⁻⁴⁾	3 ⁽¹⁾							4 ⁽¹⁻²⁾
<i>Equisetum palustre</i>														4 ⁽¹⁻²⁾
<i>Carex loliacea</i>														V ⁽¹⁻⁶⁾
<i>Ranunculus propinquus</i>														III ⁽¹⁾
<i>Paris quadrifolia</i>														II ⁽¹⁾
<i>Viola biflora</i>														
<i>Crepis paludosa</i>														
<i>Bistorta major</i>														
<i>Atragene sibirica</i>														
					II ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾		II ⁽¹⁾						2 ⁽³⁾
					III ⁽¹⁻²⁾	I ⁽¹⁾								I ⁽¹⁾
														3 ⁽¹⁻³⁾
														2 ⁽¹⁻⁴⁾
														I ⁽¹⁾
														II ⁽¹⁾
					II ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾	IV ⁽¹⁻³⁾	I ⁽³⁾					I ⁽¹⁾

Таблица 9 (продолжение)

Ассоциация	1		2		3		4		5		6	7	8	9		
	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б						
Субассоциация																
Число описаний	1	3	6	7	18	5	2	2	18	8	4	9	2	4	5	
<i>Thalictrum minus</i>		I ⁽¹⁾				I ⁽¹⁾			I ⁽¹⁾		I ⁽¹⁾	IV ⁽¹⁺²⁾	I ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾	I ⁽²⁾	
<i>Galium boreale</i>									I ⁽¹⁾		4 ⁽¹⁾	III ⁽¹⁺²⁾	I ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽²⁾	II ⁽¹⁺²⁾
<i>Rubus humilifolius</i>										I ⁽¹⁾			I ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	III ⁽¹⁾
<i>Alchemilla species</i>									I ⁽¹⁾				I ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾
<i>Equisetum scirpoides</i>									I ⁽¹⁾			II ⁽¹⁺³⁾	I ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾
<i>Carex rhizina</i>									I ⁽¹⁾			II ⁽¹⁺²⁾	I ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾
<i>Stellaria bungeana</i>		I ⁽¹⁾							I ⁽¹⁾			II ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁺²⁾	I ⁽⁴⁾
<i>Saussurea alpina</i>									I ⁽¹⁾			II ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁺²⁾	I ⁽⁴⁾
<i>Aconitum septentrionale</i>		2 ⁽¹⁾							II ⁽¹⁻²⁾			IV ⁽¹⁺⁴⁾	2 ⁽¹⁺⁴⁾	4 ⁽¹⁺³⁾	V ⁽¹⁺³⁾	I ⁽¹⁾
<i>Milium effusum</i>		I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾		I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾			II ⁽¹⁾			II ⁽¹⁾	2 ⁽²⁺³⁾	3 ⁽¹⁺⁴⁾	III ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾
<i>Calamagrostis obtusata</i>	I ⁽¹⁾		I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾				I ⁽¹⁾			II ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁺²⁾	II ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾
<i>Goodyera repens</i>		I ⁽¹⁾	IV ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾				II ⁽¹⁾			III ⁽¹⁻⁴⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾
<i>Pyrola minor</i>		2 ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾			II ⁽¹⁾			III ⁽¹⁾	III ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	IV ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾

Таблица 9 (продолжение)

Ассоциация	1		2		3		4		5		6	7	8	9
	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б				
Субассоциация														
Число описаний	1	3	3	7	18	5	2	18	8	4	9	2	4	5
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>		I ⁽¹⁾		II ⁽¹⁾				I ⁽¹⁾			II ⁽¹⁺²⁾		I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾
<i>Vicia sylvatica</i>														
<i>Anthoxanthum alpinum</i>				I ⁽²⁾				II ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾				I ⁽¹⁾	
<i>Hieracium rupestris</i>					I ⁽¹⁾									
<i>Hieracium alpinum</i>					I ⁽¹⁾									
<i>Hieracium alpinum</i>					I ⁽¹⁾									
<i>Hieracium hypoglaucum</i>					I ⁽¹⁾									
<i>Мохово-лишайниковый ярус</i>														
<i>Pleurozium schreberi</i>	I ⁽³⁾	3 ⁽⁵⁻⁶⁾	3 ⁽⁶⁻⁸⁾	V ⁽⁶⁾	V ⁽²⁻⁸⁾	V ⁽⁴⁻⁸⁾	2 ⁽⁵⁻⁸⁾	V ⁽³⁻⁸⁾	V ⁽³⁻⁷⁾	4 ⁽⁶⁻⁷⁾	V ⁽¹⁻⁸⁾	2 ⁽⁴⁺⁸⁾	3 ⁽²⁻⁵⁾	V ⁽³⁻⁴⁾
<i>Hylacomium splendens</i>	I ⁽⁸⁾	3 ⁽⁵⁻⁷⁾	I ⁽⁴⁾	V ⁽³⁻⁴⁾	V ⁽¹⁻⁸⁾	V ⁽³⁻⁶⁾	2 ⁽⁴⁻⁷⁾	V ⁽²⁻⁸⁾	V ⁽⁴⁺⁸⁾	3 ⁽⁴⁾	V ⁽¹⁻⁷⁾	2 ⁽¹⁻⁷⁾	4 ⁽⁴⁻⁸⁾	V ⁽²⁻⁶⁾
<i>Dicranum fuscescens</i>	I ⁽²⁾	3 ⁽¹⁻²⁾	3 ⁽²⁾	V ⁽¹⁻³⁾	IV ⁽¹⁻³⁾	V ⁽¹⁻²⁾	I ⁽³⁾	IV ⁽¹⁻³⁾	IV ⁽¹⁻³⁾	I ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	I ⁽³⁾	3 ⁽¹⁾	IV ⁽¹⁻²⁾
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	I ⁽¹⁾	III ⁽¹⁻⁴⁾		II ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁻³⁾	IV ⁽¹⁻⁴⁾	2 ⁽¹⁾	4 ⁽¹⁾	IV ⁽¹⁾
<i>Dicranum scoparium</i>	I ⁽¹⁾	2 ⁽³⁾	2 ⁽³⁾	III ⁽¹⁾	II ⁽¹⁻³⁾	IV ⁽¹⁻⁴⁾	I ⁽³⁾	II ⁽¹⁻⁴⁾	II ⁽¹⁾		I ⁽²⁾	I ⁽²⁾		II ⁽¹⁾
<i>Brachythecium species</i>	I ⁽¹⁾			I ⁽³⁾	I ⁽³⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽⁴⁾	I ⁽³⁾	III ⁽³⁾				2 ⁽³⁻⁴⁾	I ⁽²⁾
<i>Ptilidium ciliare</i>				I ⁽²⁾	I ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾		I ⁽¹⁻²⁾	II ⁽¹⁻²⁾				I ⁽¹⁾	

<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	I ₍₃₎	I ₍₃₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	II ₍₂₋₅₎	2 ₍₁₋₂₎	II ₍₁₋₅₎	III ₍₁₋₄₎
<i>Dicranum species</i>	I ₍₁₎	I ₍₂₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₃₎	2 ₍₁₋₅₎
<i>Rhytidiadelphus subpinnatus</i>	I ₍₃₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₃₎	II ₍₁₋₂₎
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	I ₍₃₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₃₎	II ₍₁₋₂₎
<i>Brachythecium salebrozum</i>	I ₍₃₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₃₎	II ₍₁₋₂₎
<i>Dicranum polysetum</i>	I ₍₃₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₃₎	I ₍₁₋₂₎
<i>Climacium dendroides</i>	I ₍₃₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₃₎	I ₍₁₋₂₎
<i>Ptilidium species</i>	I ₍₃₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₃₎	I ₍₄₎
<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i>	I ₍₃₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₃₎	I ₍₄₎
<i>Plagiomnium species</i>	I ₍₃₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₃₎	I ₍₄₎
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	I ₍₃₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₃₎	I ₍₄₎
<i>Sanionia uncinata</i>	I ₍₃₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₃₎	I ₍₄₎
<i>Lophozia species</i>	I ₍₃₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₃₎	I ₍₄₎
<i>Polytrichum commune</i>	I ₍₃₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₃₎	I ₍₄₎
<i>Polytrichum strictum</i>	I ₍₃₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₃₎	I ₍₄₎

Таблица 9 (продолжение)

Ассоциация	1			2			3			4		5		6	7	8	9
	а	б	в	а	б	в	а	б	в	а	б	а	б				
Субассоциация	1	3	3	6	7	7	18	5	2	2	18	8	4	9	2	4	5
Число описаний																	
<i>Sphagnum species</i>	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	II ₍₄₎	III ₍₂₋₄₎	II ₍₁₋₄₎	II ₍₁₋₄₎				I ₍₄₊₆₎	I ₍₄₎	I ₍₄₎				II ₍₁₋₃₎
<i>Sphagnum girgensohnii</i>				IV ₍₂₋₄₎	III ₍₂₋₄₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎				I ₍₁₎						II ₍₄₎
<i>Sphagnum angustifolium</i>							I ₍₁₎										III ₍₄₎
<i>Sphagnum warnstorffii</i>					I ₍₁₎												II ₍₁₋₃₎
<i>Sphagnum riparium</i>																	II ₍₁₋₄₎
<i>Sphagnum cuspidatum</i>				I ₍₄₎													
<i>Plagiomnium ellipticum</i>											I ₍₂₎						IV ₍₁₋₆₎
<i>Plagiomnium medium</i>																	3 ₍₁₋₄₎
<i>Calliargon cordifolium</i>																	I ₍₄₎
<i>Calliargon giganteum</i>																	I ₍₁₎
<i>Cladonia rangiferina</i>			2 ₍₁₋₃₎	I ₍₁₎			I ₍₁₋₂₎										2 ₍₂₋₄₎
<i>Cladonia stellaris</i>			1 ₍₂₎	I ₍₁₎			I ₍₁₋₂₎										II ₍₁₎
																	II ₍₁₎
																	3 ₍₂₋₅₎

таксационные показатели древостоев ухудшаются. Сомкнутость крон снижается до 0.1—0.5. В древостоях обычно выражены только два полога: верхний основной, сложенный *Picea obovata* и *Pinus sibirica* (высота стволов 14—16 м, диаметр 14—20 см) и нижний разреженный (сомкнутость до 0.2, высота деревьев 6—10 м, диаметр 6—12 см), из *Picea obovata* и *Betula pubescens*. Ключевые виды деревьев возобновляются. В составе подроста и тонкомера высотой до 4 м наиболее многочисленны *Picea obovata*, *Abies sibirica* и *Betula pubescens*. Подлесок представлен 16 видами кустарников, из которых высоким постоянством отличаются *Sorbus sibirica*, *Rosa acicularis*, *Juniperus communis*, *Lonicera pallasii* и *Rubus idaeus*. Кустарниковый ярус часто разреженный, но в отдельных случаях его сомкнутость может достигать 0.4—0.5.

Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса ельников зеленомошных варьирует в пределах от 15 до 90 %. С ценологических позиций наиболее значимыми являются типичные для таежных лесов растения, которые А. А. Ниценко (1969а, 1969б, 1972) называл видами «свиты» ели, а С. В. Дёгтева и А. Б. Новаковский (2009, 2012) классифицировали как таежно-лесную ЭЦГ: *Vaccinium myrtillus* (КУ 0.59), *Linnaea borealis* (0.23), *Gymnocarpium dryopteris* (0.22), *Oxalis acetosella* (0.19), *Vaccinium vitis-idaea* (0.17), *Trientalis europaea* (0.13). Главной особенностью ельников зеленомошных является наличие в них хорошо развитого (ОПП 60—98 %) напочвенного покрова из зеленых мхов (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis* и др.).

Всего в составе лесных фитоценозов данного типа насаждений отмечено 192 вида сосудистых растений. Видовая насыщенность конкретных сообществ меняется в широких пределах; минимальное число видов (9) было обнаружено в обедненных типичных чернично-зеленомошных сообществах, а максимальное (77) — зафиксировано в ельнике хвощево-зеленомошном. Средняя величина α -разнообразия сосудистых растений составила 28 видов на 400 м². В напочвенном покрове отмечено 43 вида мхов и 9 видов лишайников.

При классификации ельников зеленомошных выделено 9 ассоциаций (табл. 9, см. стр. 74). Центральным и основным зональным синтаксоном данного ранга в рассматриваемом типе насаждений является асс. *Piceetum myrtilloso-hylocomiosum*, описанная многими исследователями как для территории Печоро-Ильчского заповедника, так и за ее пределами (Говорухин, 1929; Самбук, 1932; Корчагин, 1940; Шенников, 1940; Смирнова, 1951; Сочава, 1956; Игошина, 1964; Лысенко, 1968; Рысин, 1979; Василевич, 1983, 2004; Непомилуева, 1992; Флора и растительность ..., 1997; Леса Республики Коми, 1999; Рысин, Савельева, 2002; Дёгтева, 2005а, 2005б; Сукцессионный ста-

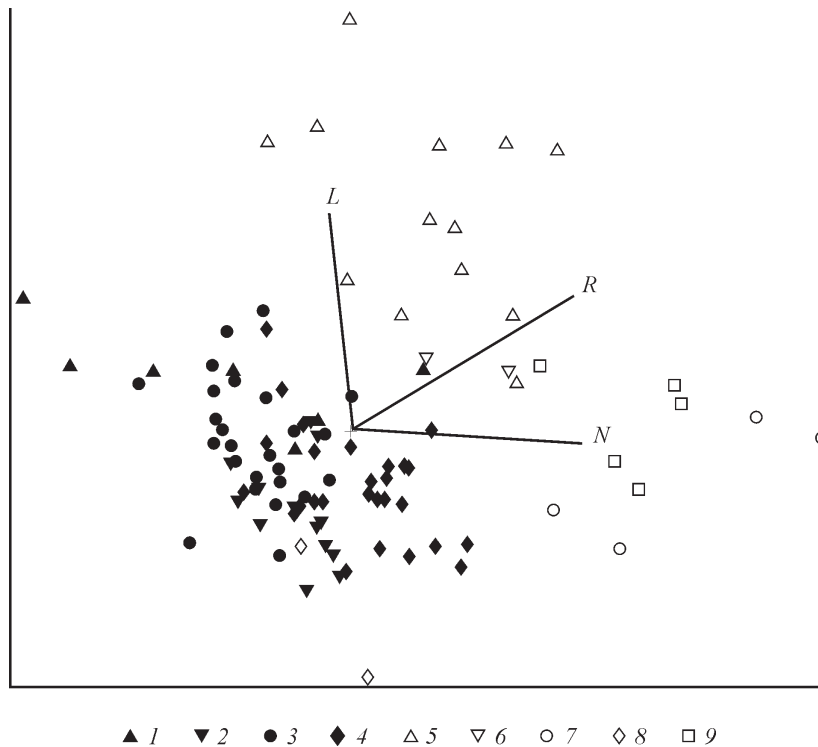


Рис. 6. Положение геоботанических описаний еловых лесов зеленомошных в осях DCA с векторами экологических факторов.

1 — *Piceetum fruticoso-hylocomiosum*, 2 — *P. equisetoso-caricoso-myrtilloso-hylocomiosum*, 3 — *P. myrtilloso-hylocomiosum*, 4 — *P. myrtilloso-gymnocarpioso-hylocomiosum*, 5 — *P. saxatili ruboso-hylocomiosum*, 6 — *P. oxalidoso-hylocomiosum*, 7 — *P. pratensi equisetoso-hylocomiosum*, 8 — *P. expansae dryopteridoso-hylocomiosum*, 9 — *P. sylvatici equisetoso-hylocomiosum*. N — богатство почв, R — кислотность, L — освещенность.

тус ..., 2006; Смирнов, Браславская, 2010). Сообщества данного синтаксона встречаются на всей территории бассейна р. Ильч в верхнем и среднем течении, отмечены на водораздельных пространствах, склонах чугр, в долинах рек (Корчагин, 1940; Непомилуева, 1992; Флора и растительность ..., 1997; Дёгтева, 2005а, 2005б; Дубровский, 2007, 2009, 2010а; Дубровский, Дёгтева, 2008, 2010а, 2010б). Экотопы характеризуются небогатыми кислыми подзолистыми почвами (рис. 6, табл. 10). Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 60—70 %. Его облик определяет небольшое число таежно-лесных видов, среди которых доминирует *Vaccinium myrtillus*

Таблица 10

Коэффициенты корреляции Пирсона и Кэндалла с осями ординации, N=98

Фактор	Ось 1			Ось 2		
	r	r-sq	tau	r	r-sq	tau
F	-0.079	0.006	-0.206	-0.351	0.123	-0.163
N	0.759	0.576	0.592	-0.194	0.038	-0.165
R	0.751	0.564	0.593	0.583	0.339	0.263
L	-0.233	0.054	-0.225	0.736	0.542	0.574

(субассоциация *typicum*). Также заметную ценоотическую роль (до статуса господствующего вида) может играть *Avenella flexuosa*, и в этом случае мы классифицируем сообщества в ранге субассоциации *avenelloso-myrttilosum*. Фитоценозы данной субассоциации отличаются несколько меньшей сомкнутостью древостоя и большей освещенностью под его пологом. Такие параметры экотопа как богатство и увлажнение почв остаются неизменными. В предгорной ландшафтной зоне они встречаются на плоских вершинах чугр, по склонам V-образных долин ручьев. В горной ландшафтной зоне эти ельники распространены более широко, обычны как в горно-лесном, так и подгольцовом высотном поясах. А. А. Корчагин (1940) классифицировал ельники зеленомошные с преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе *Vaccinium myrtillus* и *Avenella flexuosa* как ассоциацию *Piceetum deschampsioso-myrttilosum*.

При увеличении уровня богатства почвы в травяно-кустарничковом ярусе еловых насаждений зеленомошного типа, наряду с черникой, может согосподствовать *Oxalis acetosella*, увеличивается значимость *Rubus saxatilis* и *Calamagrostis obtusata*. Такие фитоценозы отнесены к субассоциации *oxalidoso-myrttilosum*. Менее обильными, но постоянно встречающимися в сообществах ассоциации *Piceetum myrttiloso-hylocomiosum* видами являются *Linnaea borealis*, *Vaccinium vitis-idaea* и *Trientalis europaea*. В целом сообщества характеризуются невысоким видовым богатством (71 вид сосудистых растений) при сильно варьирующем показателе видовой насыщенности (от 9 до 35 таксонов на 400 м²). Среднее значение показателя α -разнообразия сосудистых растений для данного синтаксона составило 19 видов на 400 м². Мохово-лишайниковый ярус сомкнутый (ОПП до 95 %), с доминированием/содоминированием *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*. Обычен *Polytrichum commune*. В сообществах ассоциации отмечено 43 вида эпигейных мхов и 9 видов лишайников.

Кроме *Vaccinium myrtillus* под пологом ельников зеленомошных, могут преобладать и другие кустарнички. При этом роль черники как одного из содоминантов и даже доминанта обычно сохраняется. Такие сообщества при классификации отнесены к ассоциации *Piceetum fruticoso-hylocomiosum*. На сухих, хорошо дренированных почвах склонов и надпойменных террас под пологом еловых лесов кустарничково-зеленомошных высоких показателей удельного обилия достигает *Vaccinium vitis-idaea*. Характерной чертой травяно-кустарничкового яруса сообществ, принадлежащих к субассоциации *vaccinoso-myrtillosum*, является содоминирование *Vaccinium myrtillus* и *Vaccinium vitis-idaea*. Ранее они были описаны А. А. Корчагиным (1940) в ранге ассоциации *Piceetum vaccinoso-myrtillosum*. В экотопах с наиболее сухими и бедными почвами формируются фитоценозы субассоциации *vaccinosum*, в которых *Vaccinium vitis-idaea* становится господствующим видом. Мы располагаем лишь одним геоботаническим описанием, которое может быть отнесено к данной субассоциации. Это подтверждает данные А. А. Корчагина (1940) о том, что ельники бруснично-зеленомошные встречаются на территории заповедника крайне редко. Тем не менее при типологических построениях исследователь рассматривал их в ранге ассоциации. Данный синтаксон был выделен для бассейна Печоры (Самбук, 1932) и других регионов Республики Коми (Юдин, 1954в; Леса Республики Коми, 1999). В. И. Василевич (2004) указывает, что он встречается по всему ареалу распространения ельников в европейской части России, но нигде не занимает больших площадей и не играет заметной роли в растительном покрове.

В горно-лесном поясе хребта Щука-Ёльиз, на высотах 300—350 м над ур. м. по пологим склонам II террасы долины ручья Ичет-Парус-ёль нами описаны сообщества субассоциации *uliginosi vaccinoso-myrtillosum*. Ее характерной чертой является то, что под пологом ельников при сохранении доминирования черники и зеленых мхов снижается видовая насыщенность травяно-кустарничкового яруса (до 6—10 видов на 400 м²) и в качестве наполнителя появляется *Vaccinium uliginosum*. С учетом того, что мы не нашли упоминания об аналогичных фитоценозах в работах других специалистов, проводивших исследования на территории заповедника, данная субассоциация, по всей видимости, не имеет в северной части резервата широкого распространения.

Всего в составе ассоциации *Piceetum fruticoso-hylocomiosum* зафиксировано 52 вида сосудистых растений, средняя величина показателя α -разнообразия — 20 видов на 400 м². На пробных площадях отмечено от 12 до 37 видов сосудистых растений. Напочвенный покров сплошной (ОПП 90—98 %), имеет состав, типичный для еловых насаждений зеленомошного типа.

В пределах европейской части России еловые фитоценозы кустарничково-зеленомошные описаны на территории Кольского п-ова (Система лесного хозяйства ..., 1983), Карелии (Казимиров, 1971; Юрковская, Паянская-Гвоздева, 1993), Ленинградской (Ниценко, 1960), Архангельской (Львов, Ипатов, 1976), Московской (Рысин, 1979) и Кировской (Смирнова, 1951) областей.

В экотопах с более влажными почвами в травяно-кустарничковом покрове ельников зеленомошных при сохранении ведущей роли *Vaccinium myrtillus* увеличиваются постоянство и обилие *Equisetum sylvaticum* и *Carex globularis*. Такие фитоценозы при классификации включены в состав ассоциации ***Piceetum equisetoso-caricoso-myrtilloso-hylocomiosum*** (табл. 9). Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса по сравнению с сообществами ранее рассмотренных ассоциаций немного снижается и составляет 50—70 %. Помимо доминирующих видов в нем с высоким постоянством встречаются *Linnaea borealis*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Oxalis acetosella* и *Orthilia secunda*.

В ассоциации выделены две субассоциации. Сообщества субассоциации ***typicum*** при преобладании *Vaccinium myrtillus* (ранг удельного обилия 6—8) характеризуются примерно равной долей *Equisetum sylvaticum* и *Carex globularis* (оба вида в ранге наполнителей), а также наличием *Listera cordata*. Ранее А. А. Корчагин (1940) для северной части Печоро-Илычского заповедника выделил и охарактеризовал ассоциацию ***Piceetum myrtilloso-equisetosum***, объединяющей фитоценозы, в которых *Vaccinium myrtillus* и *Equisetum sylvaticum* являются содоминантами, а *Carex globularis* встречается в меньшем обилии, но постоянно.

Отличительной особенностью субассоциации ***globulari caricosomyrtillosum*** является увеличение удельного обилия *Carex globularis*, в отдельных случаях до ранга согосподствующего вида (удельное обилие 5—6 баллов). При этом *Vaccinium myrtillus* сохраняет позиции содоминанта травяно-кустарничкового яруса, а ценотическая роль *Equisetum sylvaticum* становится не столь значимой. Аналогичные фитоценозы А. А. Корчагин (1940) рассматривал при классификации лесной растительности северной половины Печоро-Илычского заповедника в ранге ассоциации ***Piceetum globulari-caricosum***. С учетом того, что *Equisetum sylvaticum* и *Carex globularis* могут рассматриваться как ценотически замещающие виды, а применение экологических шкал не выявило различий основных характеристик экотопов, мы сочли целесообразным рассматривать ассоциации ***Piceetum myrtilloso-equisetosum*** и ***Piceetum globulari-caricosum***, выделенные А. А. Корчагиным, в ранге субассоциаций.

Травяно-кустарничковый ярус типичных сообществ более насыщен видами (16—26 таксонов на 400 м²), тогда как в фито-

ценозах с согосподством осоки шароплодной его видовая насыщенность снижается (до 6—19 видов на 400 м²). Всего в составе ассоциации *Piceetum equisetoso-caricoso-myrtilloso-hylocomiosum* отмечено 53 вида сосудистых растений (средняя величина показателя α -разнообразия — 22 вида, видовая насыщенность конкретных сообществ — 12—32 таксона на 400 м²). В сплошном напочвенном покрове (ОПП 90—98 %) наряду с мезофитными зелеными мхами (*Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*) заметную роль играют влаголюбивые обитатели пониженных участков микрорельефа — *Polytrichum commune* и виды рода *Sphagnum* (*S. girgensohnii* и др.).

При описании лесной растительности Республики Коми (Леса Республики Коми, 1999) В. А. Мартыненко, как и А. А. Корчагин (1940), включает аналогичные сообщества в состав двух ассоциаций: *ельник хвощево-чернично-зеленомошный* и *ельник осоково-чернично-зеленомошный*. Л. П. Рысин (Рысин, Савельева, 2002) при характеристике еловых лесов европейской части России также упоминает сообщества данных синтаксонов.

При увеличении содержания в почвах элементов минерального питания травяно-кустарничковый ярус ельников зеленомошных становится более разнообразным по видовому составу, в нем появляются растения, более требовательные к данному фактору среды. На водораздельных пространствах, в пойме Илыча и на пологих склонах приречных чугр в экотопах с более богатыми почвами и умеренным увлажнением формируются сообщества ассоциации *Piceetum myrtilloso-gymnocarpioso-hylocomiosum* (табл. 9, рис. 6). ОПП травяно-кустарничкового покрова в них составляет 50—90 %. В зависимости от соотношения обилия *Vaccinium myrtillus* и *Gymnocarpium dryopteris* в составе рассматриваемого синтаксона выделены две субассоциации: *typicum* и *gymnocarpiosum*. Для сообществ последней характерно абсолютное доминирование *Gymnocarpium dryopteris*, черника выполняет роль наполнителя. Среди менее обильных растений, характеризующихся высоким постоянством, помимо видов, типичных для еловых насаждений зеленомошного типа (*Linnaea borealis* и *Trientalis europaea*), в травяно-кустарничковом ярусе фитоценозов данной ассоциации обычны *Oxalis acetosella*, *Calamagrostis purpurea*, *Diphasiastrum complanatum* и др. (табл. 9). Напочвенный покров достаточно сомкнутый (ОПП от 70 до 90 %), типичного для ельников зеленомошных состава, с преобладанием *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*.

Список сосудистых растений рассматриваемого синтаксона насчитывает 76 видов. На пробной площади в среднем отмечено 29 видов данной группы при насыщенности конкретных сообществ от 19

до 46 видов. Ранее ассоциация *Piceetum myrtilloso-gymnocarpioso-hylocomiosum* была описана для заповедника А. А. Корчагиным (1940) и затем С. В. Дёгтевой (Флора и растительность ..., 1997). Специалисты Центра по экологии и продуктивности лесов при исследованиях в районах заповедника, относящихся к бассейну Печоры в верхнем течении, рассматривают данный синтаксон в составе группы типов леса *пихто-ельник с кедром бореально-мелкотравный* (Смирнов, Браславская, 2010). В. А. Мартыненко выделяет ассоциацию *ельник папоротничково-зеленомошный* (Леса Республики Коми, 1999), которая по нашему мнению совпадает по объему с субассоциацией *gymnocarpiosum*. Ельники зеленомошные с доминированием *Gymnocarpium dryopteris* в травяно-кустарничковом ярусе описаны также за пределами республики (Игошина, 1964; Коновалов, Куклина, 1964; Сабуров, 1972; Виликайнен, Воронова, Щербаков, 1977; Рысин, Савельева, 2002; Василевич, 2003; Василевич, Бибилова, 2004). В. И. Василевич и Т. В. Бибилова (2004) рассматривают данный синтаксон как северную ассоциацию относительно богатых ельников европейской России.

На более крутых склонах, в экотопах с хорошо дренированными обогащенными кальцием почвами, сформировавшимися на выходах коренных пород, облик травяно-кустарничкового яруса под пологом еловых насаждений зеленомошного типа определяет *Rubus saxatilis*. Такие сообщества отнесены нами к ассоциации *Piceetum saxatili ruboso-hylocomiosum* (табл. 9, рис. 6). В типичном случае (субасс. *typicum*), кроме *Rubus saxatilis*, заметную роль в сообществах играют *Aconitum septentrionale* и *Geranium albiflorum*. Постоянны, но малообильны виды «свиты» ели. В некоторых случаях значение этих таежно-лесных видов (в первую очередь *Vaccinium myrtillus*) возрастает. Подобные фитоценозы классифицированы в ранге субассоциации *myrtilloso-saxatili rubosum*. Травяно-кустарничковый ярус в сообществах ассоциации *Piceetum saxatili ruboso-hylocomiosum* менее сомкнут, чем в фитоценозах ранее рассмотренных ассоциаций ельников зеленомошных, в нем зарегистрированы такие виды-кальцефилы, как *Cypripedium calceolus*, *C. guttatum*, *Epipactis atrorubens* и др., многие из которых являются редкими в силу своей стенотопности. Специфической чертой мохово-лишайникового яруса (ОПП от 30—40 до 70—90 %) является наличие пятен кустистых лишайников (*Cladonia rangiferina*, *C. stellaris*). Доминируют зеленые мхи — *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и *Rhythidiadelphus triquetrus*.

Общее число видов сосудистых растений, зарегистрированных в сообществах ассоциации — 109, средняя величина показателя α -разнообразия — 36 видов на 400 м² (амплитуда от 25 до 47), что выше, чем в сообществах ранее охарактеризованных синтаксонов.

Это может быть связано с тем, что освещенность под пологом ее фитоценозов выше, а почвы более богатые и менее кислые (рис. 6). Ранее ассоциацию *Piceetum saxatili ruboso-hylocomiosum* для Республики Коми и Европейской части России в ранге отдельного синтаксона не выделяли. По-видимому, сообщества с доминированием костяники каменистой включали в состав насаждений травяного типа, не учитывая обилие зеленых мхов.

Piceetum oxalidoso-hylocomiosum — центральная ассоциация ельников зеленомошных в подзоне южной тайги. В подзонах средней и северной тайги ее сообщества занимают ограниченные площади, характерны для экотопов с богатыми почвами (Соколов, 1929; Алёхин, 1935; Смирнова, 1951; Гаврилов, Карпов, 1962; Булохов, 1973; Львов, Ипатов, 1976; Орлов, 1991; Юрковская, Паянская-Гвоздева, 1993; Комолова, Мирин, 1999; Леса Республики Коми, 1999; Рысин, Савельева, 2002; Василевич, 2003; Василевич, Бибикина, 2004). На территории заповедника сообщества еловых насаждений зеленомошного типа с доминированием *Oxalis acetosella* в травяно-кустарничковом ярусе встречаются редко и занимают местообитания с дренированными достаточно богатыми почвами (рис. 6). Помимо кислицы наиболее типичными компонентами травяно-кустарничкового покрова, ОПП которого составляет 60—80 %, являются *Aconitum septentrionale*, *Milium effusum*, *Melica nutans* и *Rubus saxatilis*. Использование экологических шкал показывает, что все эти виды требовательны к общему богатству почв. В отличие от сообществ субассоциации *oxalidoso-myrtillosum* ассоциации *Piceetum myrtilloso-hylocomiosum* обилие *Vaccinium myrtillus* резко снижено, либо данный вид не зарегистрирован. Общее проективное покрытие мохового яруса, сформированного *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*, *Dicranum fuscescens* и др. варьирует от 75 до 85 %. Кислично-зеленомошные сообщества отличаются достаточно высоким уровнем видового разнообразия сосудистых растений: средний уровень α -разнообразия — 39 видов на 400 м². При этом в конкретных сообществах регистрировали от 31 до 46 видов данной таксономической группы. А. А. Корчагин (1940) описал для территории резервата несколько синтаксонов ельников с доминированием *Oxalis acetosella*, в том числе в составе темнохвойных зеленомошных лесов ассоциацию *Piceetum oxalidoso-Linnaeani-dryopteridosum*. Исследователь в своей фундаментальной сводке «Растительность северной половины Печоро-Ильчского заповедника» (Корчагин, 1940) приводит лишь одно геоботаническое описание сообщества данного синтаксона. Анализ видового состава и обилия видов позволяет предположить, что оно соответствует ассоциации *Piceetum oxalidoso-hylocomiosum*.

На пологом склоне к ручью Ичет-Сотчемьель нами описано сообщество ельника зеленомошного с согосподством в травяно-кустарничковом ярусе *Oxalis acetosella* и *Avenella flexuosa*. А. А. Корчагин (1940) приводит описание ельника зеленомошного, расположенного на склоне возвышенности Сотчемьель к долине р. Сотчем-ель в верхнем течении, и классифицирует его в ранге ассоциации ***Piceetum dechampsioso-Linnaeani-dryopteridosum***. Оно отличается от выполненного нами описания лишь более значительным обилием *Gymnocarpium dryopteris*. На наш взгляд, имеющегося материала явно недостаточно для выделения синтаксона ранга ассоциации, поэтому мы считаем целесообразным отнесение данных описаний к ассоциации ***Piceetum oxalidoso-hylocomiosum***.

В местообитаниях с довольно богатыми, но несколько более влажными почвами формируются ельники хвощево-зеленомошные, сообщества которых принадлежат, в зависимости от доминирующего вида рода *Equisetum*, к двум ассоциациям: ***Piceetum pratensi equisetoso-hylocomiosum*** и ***Piceetum sylvatici equisetoso-hylocomiosum*** (рис. 6, табл. 9). Сообщества ассоциации ***Piceetum pratensi equisetoso-hylocomiosum*** отмечены в среднем течении р. Илыч и занимают пойменные экотопы. Характерной чертой фитоценозов данного синтаксона является хорошо развитый травяной покров, в котором наиболее обилён (ранг баллов удельного обилия 5—7) *Equisetum pratense*. Ключевые позиции в формировании травостоя также принадлежат *Oxalis acetosella* или *Gymnocarpium dryopteris* (удельное обилие до 4—6 баллов), а также представителям высокотравья, образующим его верхние подъярусы (*Aconitum septentrionale*, *Calamagrostis purpurea*, *Milium effusum* и *Geranium albiflorum*). Напочвенный покров развит в меньшей степени, чем под пологом плакорных сообществ (ОПП достигает 40—60 %), но в отличие от лесов травяного типа достаточно хорошо выражен. В нём доминирует *Hylocomium splendens*, менее обильны, но обычны *Pleurozium schreberi*, *Plagiomnium ellipticum*, *Calliergon giganteum* и др. Видовая насыщенность конкретных сообществ для группы сосудистых растений — 40—77 (в среднем 53) таксонов на 400 м². Ранее синтаксон ельников зеленомошных с преобладанием под пологом *Equisetum pratense* на территории резервата не отмечали. В описаниях фитоценозов рассматриваемого типа насаждений, которые приводит в своей сводке А. А. Корчагин, данный вид отсутствует или его проективное покрытие не превышает 1—2 баллов по шкале Друдэ.

Ассоциация ***Piceetum sylvatici equisetoso-hylocomiosum*** также выделена нами при классификации пойменных еловых лесов зеленомошного типа. Сообщества ельников с доминированием *Equisetum sylvaticum* в травяно-кустарничковом ярусе встречаются также в

ложбинах стока надпойменных террас. А. А. Корчагин (1940) упоминает ассоциацию с близким названием — *Piceetum hylocomioso-equisetosum* (*Piceetum hypno-equisetosum*). Однако, как уже было показано, она включает плакорные сообщества, представляющие собой одну из стадий ряда заболачивания. Мы рассматриваем ее в ранге субассоциации *typicum* ассоциации *Piceetum equisetosocaricoso-myrtilloso-hylocomiosum*. Ассоциация *Piceetum sylvatici equisetoso-hylocomiosum* для территории северной части резервата охарактеризована нами впервые.

Кроме явно преобладающего *Equisetum sylvaticum* (удельное обилие 5—6 баллов) заметным участием в формировании травяно-кустарничкового покрова характеризуются *Calamagrostis purpurea*, *Equisetum pratense*, *Gymnocarpium dryopteris* и *Crepis paludosa*. Высоким постоянством (IV—V классы) при небольшом удельном обилии (1—3 балла) отличаются типичные таежно-лесные виды: *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium vitis-idaea* и др., а также представители высокотравья, входящие в состав долинных ЭЦГ: *Aconitum septentrionale*, *Calamagrostis purpurea*, *Chamaenerion angustifolium* и *Cirsium heterophyllum*. В конкретных описаниях на площади 400 м² отмечали от 42 до 58 (в среднем 52) вида сосудистых растений. Напочвенный покров, сложенный в основном зелеными мхами (*Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*) занимает от 40 до 95 % поверхности почвы. В его составе заметная роль может принадлежать видам, типичным для более влажных экотопов — *Sphagnum angustifolium* и *Plagiomnium ellipticum*.

За пределами Республики Коми хвощево-зеленомошные ельники описаны на севере Кировской обл. (Смирнова, 1951, 1954), в Предуралье (Коновалов, Куклина, 1964), на Урале (Горчаковский, 1966; Колесников и др., 1974).

Сообщества ельников папоротниково-зеленомошных (асс. *Piceetum expansae dryopteridoso-hylocomiosum*) занимают приречные склоны увалов. Для северной части заповедника сообщества данной ассоциации впервые описаны А. А. Корчагиным (1940) в ранге ассоциации *ельник (пихто-ельник) зеленомошно-мелко- и крупнопоротниковый* (*Piceetum (Abieteto-Piceetum) hylocomioso-Linnaeani-dryopteridosum*). Н. С. Смирнов и Т. Ю. Браславская (2010) для участка резервата, расположенного в верхнем течении р. Печора, классифицировали их как группу типов леса *пихто-ельник с кедром крупнопоротниковый*. Как отмечал А. А. Корчагин, такие фитоценозы встречаются исключительно на бедных почвах. Расчеты, проведенные нами с использованием экологических шкал, это подтверждают (рис. 6). Вследствие низкой обеспеченности почв элементами минерального питания данная ассоциация характеризуется наименьшим

уровнем видового разнообразия сосудистых растений (показатель α -разнообразия — 15 видов). Абсолютным доминантом травяно-кустарничкового яруса является *Dryopteris expansa* (syn. *D. dilatata*, *D. austriaca*), который образует сплошной ковер высотой 40—90 см. Среди остальных видов, зарегистрированных в составе яруса, как более обильные можно отметить *Gymnocarpium dryopteris*, *Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis* и *Vaccinium myrtillus*. В напочвенном покрове (ОПП 60—80 %) доминируют (содоминируют) *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*.

Как отмечает В. А. Мартыненко (Леса Республики Коми, 1999), ельники папоротниково-зеленомошные не имеют широкого распространения в Республике Коми. За пределами республики еловые леса с доминированием *Dryopteris expansa* в травяно-кустарничковом ярусе описаны в ранге ассоциаций **ельник кислично-щитовниковый** (Алехин, 1935; Смирнова, 1951; Рысин, 1961; Орлов и др., 1974; Шутов и др., 2001; Рысин, Савельева, 2002) и **ельник крупнотравно-папоротниковый** (Абатуров и др., 1988). В. И. Василевич и Т. В. Бибикова (2004) рассматривают их в качестве субассоциации *dryopteridetosum austriacae* в составе ассоциации **Oxalido-Piceetum**. При этом авторы высказывают мнение о том, что в ельниках Предуралья и Урала сообщества с доминированием *Dryopteris expansa*, возможно, заслуживают выделения в особую ассоциацию. Такой подход реализован Л. Б. Заугольной с соавторами (Высокотравные таежные леса ..., 2009) при классификации высокотравных лесов европейской России.

Ельники долгомошные (*Piceeta polytrichosa*)

К данному типу насаждений относятся сообщества ельников, развивающиеся в более влажных экотопах, характеризующихся небогатыми торфянисто-подзолистыми почвами (Леса Республики Коми, 1999). Для них типичен мощный напочвенный покров из *Polytrichum commune*.

На территории обследованной части резервата ельники долгомошные формируются на водоразделах, занимают надпойменные террасы речных долин. В древесном ярусе (общая сомкнутость 0.4—0.6) выделяется до трех вертикальных пологов. Первый полог сложен в основном *Picea obovata* (5—10 единиц по составу) с заметной примесью *Betula pubescens* (1—4 единицы). Иногда присутствуют единичные экземпляры *Abies sibirica*, *Pinus sibirica*, *P. sylvestris* и *Populus tremula*. Сомкнутость верхнего полога в насаждениях VII—IX классов возраста составляет 0.2—0.5, высота деревьев — 18—24 м, диаметр

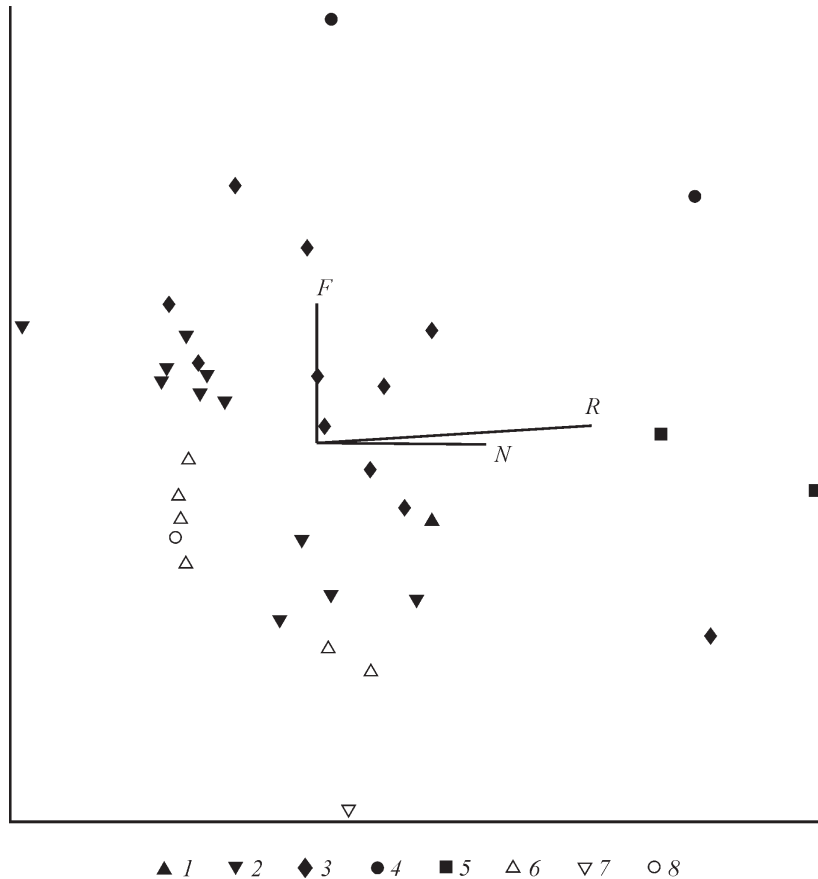


Рис. 7. Положение геоботанических описаний еловых лесов сфагновых и долгомошных в осях DCA с векторами экологических факторов.

1 — *Piceetum gymnocarpioso-myrtilloso-sphagnosum*, 2 — *P. globulari caricoso-myrtilloso-sphagnosum*, 3 — *P. globulari caricoso-sylvatici equisetoso-sphagnosum*, 4 — *P. purpureae calamagrostidoso-sylvatici equisetoso-sphagnosum*, 5 — *P. pratensi equisetoso-sphagnosum*, 6 — *P. myrtilloso-polytrichosum*, 7 — *P. gymnocarpioso-polytrichosum*, 8 — *P. avenelloso-polytrichosum*. *F* — увлажнение, *N* — богатство почв, *R* — кислотность. Прозрачным выделены ельники долгомошные, черным — ельники сфагновые.

стволов — (12) 20—40 (60) см. Второй полог чуть более сомкнутый (0.3—0.5), достигает высоты 12—16 м, диаметры стволов формирующих его деревьев — 10—30 см. В его состав входят *Picea obovata* (5—9 единиц по составу), *Betula pubescens* (1—5 единиц), иногда отмечены единичные стволы *Pinus sibirica*; *Abies sibirica* чаще отме-

Таблица 11

**Коэффициенты корреляции Пирсона и Кендалла с осями ординации,
ельники долгомошные и сфагновые, N = 36**

Фактор	Ось 1			Ось 2		
	r	r-sq	tau	r	r-sq	tau
F	-0.004	0	-0.44	0.595	0.354	0.519
N	0.655	0.429	0.365	-0.048	0.002	-0.084
R	0.830	0.690	0.582	0.217	0.047	0.063
L	0.260	0.067	0.143	0.011	0	-0.023

чена в виде примеси, но иногда может доминировать (до 10 единиц). В древостое почти всегда присутствует слабо сомкнутый (до 0.3) III полог, сложенный хвойными деревьями (*Picea obovata* — 5—10 единиц по составу, *Abies sibirica* — 1—5, *Pinus sibirica* — до 1 единицы по составу). Высота стволов варьирует от 4 до 12 м, диаметр составляет 4—15 см. Наиболее активно возобновляется *Picea obovata* (высота до 3—4 м), в составе подростка также отмечены *Abies sibirica*, *Betula pubescens* и *Pinus sibirica*. Подлесок высотой до 1.5 м, обычно разреженный, в редких случаях его сомкнутость достигает 0.4. В кустарниковом ярусе отмечено 7 видов. Наиболее обычный вид — *Rosa acicularis*, часто встречаются также *Sorbus sibirica*, *Juniperus communis* и *Lonicera pallasii*.

Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса варьирует в широком диапазоне и принимает значения от 15 до 90 %. Ведущие позиции в спектре наиболее ценотически значимых видов под пологом насаждений ельников долгомошных принадлежат *Vaccinium myrtillus* (КУ 0.8), *Avenella flexuosa* (0.37), *Vaccinium vitis-idaea* (0.36), *Carex globularis* (0.32) и *Trientalis europaea* (0.21). В напочвенном покрове (ОПП 60—100 %) доминирует *Polytrichum commune*. На долю *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens* приходится до 30 % от величины общего проективного покрытия. Более влажные пониженные участки микрорельефа занимают сфагновые мхи (*Sphagnum girgensohnii*, *S. angustifolium* и др.).

Флористический список ельников долгомошных насчитывает 52 вида сосудистых растений, отмечено 18 видов мхов. В составе конкретных сообществ на площади 400 м² зафиксировано от 18 до 29 видов сосудистых растений (среднее значение видовой насыщенности — 24). Синтаксономическое разнообразие долгомошных еловых лесов представлено одной ассоциацией и двумя типами сообществ (рис. 7, табл. 11, 12).

Таблица 12

Парциальная синоптическая таблица сльников (травяной, долгомошный, сфагновый типы насаждений)

Группа типов насаждений	Herbosa						Polytrichosa						Sphagnosa				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10*	11*	12	13	14	15	16*	
Ассоциация (тип сообщества*)	1					а б											
Субассоциация					а	б											
Число описаний	1	5	5	3	2	4	3	4	4	7	1	1	2	10	9	2	2
<i>Древостой</i>																	
<i>Abies sibirica</i>		V	V	3	2	4	3	4	4	V	1	1	2	IV	V	2	1
<i>Betula pubescens</i>	1	IV	IV	3	2	4	3	4	4	V	1	1	2	V	V	2	2
<i>Picea obovata</i>	1	V	V	3	2	4	3	4	4	V	1	1	2	V	V	2	2
<i>Pinus sibirica</i>		V	II	1	1	2	3	2	2	V	1	1	1	V	V	1	2
<i>P. sylvestris</i>									1	I	1	1		I	II		
<i>Populus tremula</i>										I				II			
<i>Sorbus sibirica</i>		II	I	1	1	1	1	1									
<i>Подлесок</i>																	
<i>Rosa acicularis</i>	1	V	V	3	2	3	3	3	3	V	1	1	2	II	III	1	1
<i>Sorbus sibirica</i>		IV	III	2	1	3	3	3	2	IV	1	1	2	IV	III		1
<i>Lonicera pallasi</i>	1		IV	1	2	2	2	3	3	III	1	1		I			

Таблица 12 (продолжение)

Группа типов насаждений	Herbosa										Polytrichosa						Sphagnosa					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10*	11*	12	13	14	15	16*						
Ассоциация (тип сообщества*)						а																
Субассоциация					а	а	б															
Число описаний	1	5	5	3	2	4	3	4	4	7	1	1	2	10	9	2	2					
<i>Rubus idaeus</i>	1	V	V	3	1	3	1	3									1					
<i>Radix avium</i>	1		IV	3	1	2	1	2														
<i>Ribes hispidulum</i>	1		II	2	1	2	1	1	1													
<i>Juniperus communis</i>	1							1	IV	1		1	II	III			1					
<i>Salix caprea</i>								2	I							1	2					
<i>Ribes nigrum</i>			I		2																	
<i>Травяно-кустарничковый ярус</i>																						
<i>Calamagrostis purpurea</i>	1 ⁽⁵⁾	V ⁽¹⁻²⁾	V ⁽³⁻⁶⁾	3 ⁽⁵⁻⁸⁾	2 ⁽⁵⁻⁶⁾	3 ⁽¹⁻²⁾	3 ⁽¹⁻⁴⁾	2 ⁽³⁻⁴⁾	3 ⁽³⁻⁴⁾	III ⁽¹⁾				II ⁽¹⁾	2 ⁽⁴⁻⁵⁾		1 ⁽²⁾					
<i>Oxalis acetosella</i>	1 ⁽²⁾	V ⁽³⁻⁴⁾	V ⁽¹⁻⁵⁾	3 ⁽¹⁻³⁾	2 ⁽¹⁻³⁾	4 ⁽⁴⁻⁷⁾	3 ⁽²⁻⁴⁾	4 ⁽²⁻⁵⁾	3 ⁽¹⁻²⁾	III ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	II ⁽²⁻⁴⁾	1 ⁽¹⁾		2 ⁽¹⁾					
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	1 ⁽²⁾	V ⁽¹⁻⁶⁾	V ⁽¹⁻³⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	4 ⁽⁵⁻⁶⁾	3 ⁽⁵⁻⁸⁾	4 ⁽¹⁻⁴⁾	3 ⁽³⁻⁴⁾	III ⁽¹⁻³⁾	1 ⁽⁶⁾	2 ⁽⁵⁻⁶⁾	III ⁽¹⁻⁴⁾	II ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽²⁻⁴⁾		2 ⁽¹⁾					
<i>Equisetum sylvaticum</i>	1 ⁽¹⁾	IV ⁽¹⁻³⁾	III ⁽¹⁻³⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽³⁻⁴⁾	3 ⁽¹⁻²⁾	3 ⁽⁵⁻⁶⁾	4 ⁽⁵⁻⁶⁾	2 ⁽¹⁻⁴⁾	III ⁽¹⁻²⁾		2 ⁽¹⁻⁴⁾	V ⁽¹⁻⁶⁾	V ⁽⁵⁻⁸⁾	2 ⁽⁵⁻⁸⁾		1 ⁽⁴⁾					

<i>Linnaea borealis</i>	1 ⁽¹⁾	V ⁽¹⁻³⁾	II ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	4 ⁽¹⁻⁴⁾	3 ⁽¹⁻²⁾	3 ⁽¹⁻²⁾	3 ⁽¹⁻²⁾	V ⁽¹⁻⁴⁾	1 ⁽³⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	IV ⁽¹⁻⁴⁾	V ⁽¹⁻³⁾	2 ⁽¹⁻³⁾	2 ⁽¹⁾
<i>Trientalis europaea</i>	1 ⁽¹⁾	V ⁽¹⁾	IV ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	3 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽¹⁾	4 ⁽¹⁾	V ⁽¹⁻³⁾	1 ⁽³⁾	2 ⁽¹⁾	V ⁽¹⁻³⁾	IV ⁽²⁻³⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽¹⁻²⁾
<i>Rubus arcticus</i>	1 ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁻³⁾	V ⁽¹⁻³⁾	1 ⁽³⁾	1 ⁽¹⁾	III ⁽²⁻³⁾	IV ⁽¹⁻⁴⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽¹⁻²⁾
<i>Stellaria holostea</i>	1 ⁽¹⁾	III ⁽¹⁾	III ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	3 ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾		1 ⁽²⁾		I ⁽²⁾			1 ⁽²⁾
<i>Adoxa moschatellina</i>	1 ⁽¹⁾	V ⁽¹⁾	V ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾							
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	1 ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	V ⁽¹⁻³⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾							
<i>Urtica sondenii</i>			V ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	3 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾							
<i>Calamagrostis obtusata</i>	1 ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	IV ⁽²⁻⁴⁾	1 ⁽¹⁾	3 ⁽³⁻⁵⁾	2 ⁽⁴⁾	2 ⁽⁴⁾	1 ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾					
<i>Stellaria bungeana</i>	1 ⁽³⁾	II ⁽¹⁾	V ⁽¹⁻³⁾	2 ⁽¹⁻⁴⁾	1 ⁽¹⁾	3 ⁽²⁻³⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	4 ⁽¹⁻³⁾		1 ⁽¹⁾					
<i>Paris quadrifolia</i>	1 ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	IV ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾							
<i>Milium effusum</i>	1 ⁽¹⁾	IV ⁽¹⁻²⁾	III ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽²⁾	4 ⁽¹⁻³⁾	2 ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	1 ⁽³⁾					
<i>Veratrum lobelianum</i>	1 ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁻²⁾						1 ⁽¹⁾	
<i>Cacalia hastata</i>			III ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁻³⁾	1 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾							
<i>Thalictrum minus</i>	1 ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾							
<i>Athyrium filix-femina</i>			II ⁽³⁻⁴⁾		2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾							
<i>Geranium albiflorum</i>	1 ⁽²⁾	III ⁽¹⁾	IV ⁽¹⁻²⁾	3 ⁽¹⁻³⁾	2 ⁽³⁾	3 ⁽²⁻³⁾	2 ⁽¹⁻³⁾	4 ⁽²⁻⁵⁾							1 ⁽¹⁾
<i>Equisetum pratense</i>	1 ⁽²⁾	III ⁽¹⁾	IV ⁽¹⁻³⁾	2 ⁽³⁻⁴⁾	3 ⁽³⁻⁵⁾	2 ⁽²⁾	2 ⁽¹⁾	4 ⁽¹⁻⁵⁾							2 ⁽⁵⁻⁸⁾
<i>Aconitum septentrionale</i>	1 ⁽⁷⁾	IV ⁽¹⁻⁴⁾	V ⁽¹⁻³⁾	3 ⁽²⁻⁴⁾	3 ⁽³⁻⁴⁾	2 ⁽²⁻⁴⁾	2 ⁽³⁻⁴⁾	4 ⁽²⁻⁴⁾							1 ⁽¹⁾

Таблица 12 (продолжение)

Группа типов насаждений	Herbosa								Polytrichosa			Sphagnosa							
	1	2	3	4	5	а	б	6	7	8	9	10*	11*	12	13	14	15	16*	
Ассоциация (тип сообщества*)					а														
Субассоциация								а	б										
Число описаний	1	5	5	3	2	4	3	4	3	4	4	7	1	1	2	10	9	2	2
<i>Dryopteris expansa</i>	I ⁽¹⁾	V ⁽⁶⁻⁸⁾	V ⁽¹⁻⁴⁾	3 ⁽²⁻⁴⁾		3 ⁽²⁻³⁾	3 ⁽¹⁻³⁾	3 ⁽¹⁻⁴⁾	3 ⁽¹⁻⁴⁾			I ⁽¹⁾			I ⁽¹⁾				I ⁽¹⁾
<i>Diplasium sibiricum</i>		II ⁽¹⁻⁴⁾	V ⁽⁵⁻⁸⁾			I ⁽³⁾	2 ⁽¹⁻⁶⁾	2 ⁽¹⁻⁶⁾											
<i>Filipendula ulmaria</i>	I ⁽⁴⁾		II ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁻⁴⁾	2 ⁽⁵⁻⁶⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾										
<i>Maianthemum bifolium</i>		IV ⁽¹⁻⁴⁾	IV ⁽¹⁻²⁾	I ⁽²⁾	I ⁽¹⁾	4 ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽²⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	4 ⁽¹⁾		I ⁽³⁾			I ⁽²⁾				I ⁽¹⁾
<i>Senecio nemorensis</i>			I ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁻³⁾	I ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾										
<i>Ranunculus propinquus</i>	I ⁽²⁾		I ⁽¹⁾		I ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁻³⁾	2 ⁽¹⁻³⁾	4 ⁽¹⁾									I ⁽¹⁾
<i>Galium boreale</i>			I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾		2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾										
<i>Valeriana wolgensis</i>	I ⁽¹⁾		I ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁻³⁾									
<i>Rubus saxatilis</i>	I ⁽²⁾			2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽²⁾	2 ⁽³⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾					I ⁽¹⁾				I ⁽³⁾
<i>Cirsium heterophyllum</i>						2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁻⁴⁾									I ⁽¹⁾
<i>Atragene sibirica</i>			II ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	2 ⁽²⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾									I ⁽¹⁾
<i>Melica nutans</i>		I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽²⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽²⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽²⁾									I ⁽¹⁾
<i>Angelica sylvestris</i>			I ⁽¹⁾			I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾					I ⁽¹⁾				I ⁽¹⁾

Таблица 12 (продолжение)

Группа типов насаждений	Herbosa								Polytrichosa				Sphagnosa			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10*	11*	12	13	14	15	16*
Ассоциация (тип сообщества*)					а	а б										
Субассоциация																
Число описаний	1	5	5	3	2	4	3	4	7	1	1	2	10	9	2	2
<i>Scirpus sylvaticus</i>					1 ⁽³⁾											
<i>Viola palustris</i>				2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾											
<i>Carex cespitosa</i>					1 ⁽⁴⁾											
<i>Vaccinium myrtillus</i>		IV ⁽¹⁻⁵⁾				1 ⁽⁴⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	3 ⁽¹⁻⁴⁾	V ⁽⁵⁻⁸⁾	1 ⁽⁴⁾	1 ⁽³⁾	2 ⁽⁵⁻⁶⁾	V ⁽⁴⁻⁸⁾	V ⁽¹⁻⁴⁾	1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁻²⁾
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>						1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁻²⁾	V ⁽²⁻⁴⁾	1 ⁽³⁾	1 ⁽³⁾	1 ⁽²⁾	V ⁽¹⁻³⁾	IV ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾
<i>Carex globularis</i>						2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾	V ⁽¹⁻⁶⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁻³⁾	V ⁽³⁻⁶⁾	V ⁽⁴⁻⁷⁾	1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁻²⁾
<i>Avenella flexuosa</i>						1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	V ⁽¹⁻⁶⁾	1 ⁽³⁾	1 ⁽⁸⁾	1 ⁽³⁾	IV ⁽¹⁻⁴⁾	II ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾
<i>Luzula pilosa</i>		I ⁽¹⁾				1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	V ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽²⁾	1 ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	III ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾
<i>Lycopodium annotinum</i>		III ⁽¹⁾				1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	IV ⁽¹⁻²⁾				III ⁽¹⁻²⁾			
<i>Orthilia secunda</i>						1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾	III ⁽¹⁾			2 ⁽¹⁾	III ⁽¹⁾	III ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾
<i>Solidago virgaurea</i>						1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾	III ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽⁴⁾		2 ⁽¹⁾	III ⁽¹⁻²⁾	I ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾
<i>Melampyrum pratense</i>		I ⁽¹⁾						3 ⁽¹⁾	V ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽²⁾	1 ⁽¹⁾	III ⁽¹⁾	III ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾
<i>Dryopteris carthusiana</i>	1 ⁽¹⁾			1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾		1 ⁽¹⁾	III ⁽¹⁾		1 ⁽¹⁾		III ⁽¹⁾	III ⁽¹⁻²⁾		1 ⁽¹⁾

Таблица 12 (продолжение)

Группа типов насаждений	Herbosa								Polytrichosa				Sphagnosa			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10*	11*	12	13	14	15	16*
Ассоциация (тип сообщества*)					а	а б										
Субассоциация																
Число описаний	1	5	5	3	2	4	3	4	7	1	1	2	10	9	2	2
<i>Chamaerigiculmenum suecicum</i>													I ₍₄₎			
<i>Equisetum fluviatile</i>													II ₍₁₎	I ₍₁₎		I ₍₃₎
<i>Eriophorum vaginatum</i>													I ₍₁₎			I ₍₁₎
<i>Oxycoccus palustris</i>																
<i>Viola epipsiloides</i>																
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	I ₍₂₎	II ₍₁₎	IV ₍₁₋₂₎	I ₍₁₎		I ₍₂₎	3 ₍₁₋₂₎	1 ₍₁₎	4 ₍₁₋₃₎	III ₍₁₎	I ₍₁₎		II ₍₁₎	III ₍₁₎		2 ₍₁₎
<i>Hieracium vulgatum</i>		I ₍₁₎							2 ₍₁₋₂₎				I ₍₁₎			
<i>Parnassia palustris</i>		I ₍₂₎			I ₍₁₎				I ₍₁₎							
<i>Caltha palustris</i>									I ₍₁₎							
<i>Мохово-лишайниковый ярус</i>																
<i>Pleurozium schreberi</i>		V ₍₆₋₈₎	V ₍₂₋₈₎	3 ₍₅₋₆₎	1 ₍₂₎	4 ₍₂₋₆₎	3 ₍₄₋₆₎	4 ₍₂₋₈₎	4 ₍₁₋₅₎	V ₍₃₋₄₎	I ₍₄₎	2 ₍₁₎	V ₍₁₋₅₎	V ₍₁₋₂₎	I ₍₁₎	2 ₍₂₋₃₎

<i>Hylacomium splendens</i>	V ₍₃₋₆₎	3 ₍₄₋₇₎	1 ₍₁₎	4 ₍₁₋₅₎	3 ₍₁₋₃₎	4 ₍₁₋₄₎	2 ₍₁₋₅₎	V ₍₁₋₄₎	1 ₍₄₎	1 ₍₂₎	1 ₍₁₎	IV ₍₁₋₄₎	III ₍₁₋₂₎	2 ₍₁₎	1 ₍₂₎	
<i>Polytrichum commune</i>	I ₍₁₎	I ₍₁₎	1 ₍₂₎	1 ₍₂₎	1 ₍₂₎	1 ₍₆₎	2 ₍₄₎	V ₍₃₋₅₎	1 ₍₈₎	1 ₍₈₎	2 ₍₄₎	V ₍₁₋₄₎	V ₍₁₋₄₎	2 ₍₁₎	1 ₍₁₎	
<i>Dicranum fuscescens</i>	IV ₍₁₋₃₎	2 ₍₃₋₄₎	1 ₍₂₎	1 ₍₂₎	2 ₍₁₋₇₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	III ₍₁₋₂₎	1 ₍₃₎	1 ₍₃₎	1 ₍₁₎	IV ₍₁₋₂₎	III ₍₁₋₂₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	II ₍₁₎	2 ₍₂₋₄₎	3 ₍₁₋₃₎	2 ₍₁₎	2 ₍₁₎	V ₍₁₋₂₎	2 ₍₁₎	V ₍₁₋₂₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	II ₍₁₋₂₎	II ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	
<i>Dicranum scoparium</i>	I ₍₅₎	I ₍₁₎	I ₍₅₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₄₎	1 ₍₁₎	III ₍₁₋₄₎	1 ₍₄₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₈₎	
<i>Sphagnum sp.</i>								III ₍₁₋₄₎	1 ₍₄₎	2 ₍₆₋₈₎	2 ₍₆₋₈₎	III ₍₁₋₈₎	II ₍₈₎	2 ₍₈₎	1 ₍₈₎	
<i>Sphagnum girgensohnii</i>								III ₍₃₋₄₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	III ₍₆₋₈₎	II ₍₈₎	1 ₍₈₎	1 ₍₈₎	
<i>Sphagnum fallax</i>													I ₍₇₎		1 ₍₂₎	
<i>Brachythecium sp.</i>		1 ₍₁₎	1 ₍₄₎	2 ₍₁₋₈₎	1 ₍₄₎	1 ₍₄₎	1 ₍₁₎	II ₍₂₎	1 ₍₃₎	1 ₍₃₎	1 ₍₃₎	III ₍₁₋₃₎				
<i>Ptilidium ciliare</i>	I ₍₁₎			1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎									
<i>Rhytidiaadelphus triquetrus</i>	II ₍₁₎	I ₍₄₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎									
<i>Plagiommium ellipticum</i>	I ₍₄₎	III ₍₁₋₄₎	1 ₍₂₎	1 ₍₁₎	1 ₍₂₎	1 ₍₂₎	1 ₍₁₎									
<i>Dicranum sp.</i>				3 ₍₁₎	1 ₍₂₎	1 ₍₂₎	1 ₍₁₎	I ₍₂₎					II ₍₁₎			1 ₍₃₎
<i>Rhytidiaadelphus subpinnatus</i>				1 ₍₄₎	1 ₍₄₎	1 ₍₄₎	1 ₍₄₎	I ₍₄₎								
<i>Rhytidiaadelphus squarrosus</i>		I ₍₂₎	1 ₍₁₎													
<i>Calliergon sp.</i>	II ₍₁₋₆₎	1 ₍₁₎	1 ₍₇₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎									1 ₍₃₎

Таблица 12 (продолжение)

Группа типов насаждений	Herbosa								Polytrichosa			Sphagnosa				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10*	11*	12	13	14	15	16*
Ассоциация (тип сообщества*)					а	а б										
Субассоциация																
Число описаний	1	5	5	3	2	4	4	4	7	1	1	2	10	9	2	2
<i>Plagiomnium medium</i>			III ₍₁₋₄₎				I ⁽⁴⁾	I ⁽¹⁾								
<i>Mnium sp.</i>						I ⁽⁷⁾			II ⁽¹⁾							
<i>Polytrichum juniperinum</i>									III ⁽¹⁾		I ⁽¹⁾					
<i>Dicranum scorarium</i>									I ⁽²⁾							
<i>Brachythecium sp.</i>									II ⁽¹⁾		I ⁽¹⁾		I ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾		
<i>Polytrichum strictum</i>									I ⁽¹⁾		I ⁽¹⁾		I ⁽¹⁾			
<i>Sphagnum angustifolium</i>									I ⁽¹⁾		I ⁽¹⁾		I ⁽⁴⁾			
<i>Sphagnum warnstorffii</i>									I ⁽¹⁾				I ⁽¹⁾			
<i>Aulacomnium palustre</i>									I ⁽¹⁾					I ⁽¹⁾		
<i>Sphagnum riparium</i>									I ⁽¹⁾					I ⁽⁴⁾		I ⁽¹⁾

<i>Ptilidium</i> sp.																				I ₍₂₎		
<i>Sphagnum cuspidatum</i>																					I ₍₃₎	
<i>Sphagnum magellanicum</i>																						I ₍₄₎

Примечание. Ассоциации (типы сообществ): 1 — асс. *Piceetum aconitosum*, 2 — асс. *P. expansae dryopteritosum*, 3 — асс. *P. sibirici diplaziosum*, 4 — асс. *P. purpureae calamagrostidos-filpendulosum*, 5 — асс. *P. filpendulosum* (субасс. *purpureae calamagrostidos-filpendulosum*), 6 — асс. *P. oxalidos-gymnocarpiosum* (субасс.: а — *typicum*, б — *syvatci equisetosum*), 7 — *P. syvatci equisetosum*, 8 — асс. *P. mixto-herbosum*, 9 — асс. *P. myrtilloso-polytrichosum*, 10 — тип сообщ. *P. gymnocarpioso-polytrichosum*, 11 — тип сообщ. *P. avenelloso-polytrichosum*, 12 — *P. gymnocarpioso-мырtilлоso-sphagnosum*, 13 — асс. *P. globulari caricoso-мырtilлоso-sphagnosum*, 14 — асс. *P. globulari caricoso-syvatci equisetoso-sphagnosum*. Виды, встречающиеся асс. *P. purpureae calamagrostidos-syvatci equisetoso-sphagnosum*, 16 — тип сообщ. *P. pratensei equisetoso-sphagnosum*. Виды, встречающиеся единично и с малым обилием: древесной: *Salix caprea* — 8, 13; подлесок: *Alnus incana* — 6а; *Betula pana* — 14; *Juniperus sibirica* — 9; *Rosa majalis* — 3, 4; *Salix dasyclados* — 13; *S. hastata* — 8; *Salix lanata* — 8; *S. phylicifolia* — 9; *Spiraea media* — 4, 5А, 6а, 7, 8; травяно-кустарничковый ярус: *Agrostis gigantea* — 8; *Anthriscus sylvestris* — 3; *Calamagrostis canescens* — 8; *Campanula rotundifolia* — 3; *Cardamine pratensis* — 8; *Carex aquatilis* — 16; *C. brunnescens* — 7, 15; *C. cinerea* — 15, 15; *C. dioica* — 13; *C. loliacea* — 66; *C. rhynchothrysa* — 8; *Coeloglossum viride* — 4; *Conioselinum tataricum* — 4, 66; *Crepis paludosa* — 4, 66, 8, 15; *Cryptogramma stelleri* — 3; *Cystopteris dickeana* — 3, 8; *Deschampsia cespitosa* — 8, 13; *D. glauca* — 8; *Elymus caninus* — 66; *Empetrum hermaphroditum* — 9, 12, 13; *Festuca ovina* — 9; *Fragaria vesca* — 3, 4, 8, 9, 13; *Galium uliginosum* — 4; *Heracleum sibiricum* — 66; *Hieracium laevigatum* — 8; *Hieracium alpinum* — 10; *Hylotelephium triphyllum* — 3; *Lactuca sibirica* — 3, 4, 6а; *Lathyrus vernus* — 5, 7, 7, 8; *Ledum palustre* — 16, 17; *Ligularia sibirica* — 8; *Listera ovata* — 17; *Luzula multiflora* — 8; *Melampyrum syvaticum* — 6а, 8, 9, 11, 13; *Oxycoccus microcarpus* — 14; *Poa palustris* — 3А; *P. species* — 5; *Sanguisorba officinalis* — 8; *Saussurea parviflora* — 8; *Scutellaria galericulata* — 3; *S. longifolia* — 5, 7; *Thalictrum simplex* — 4, 5, 7, 7; *Woodсия alpina* — 3; мохово-лишайниковый ярус: *Ceratodon purpureus* — 13; *Cladonia arbuscula* — 15; *C. rangiferina* — 8, 15; *C. stellaris* — 8, 9; *Peltigera* sp. — 15; *Sphagnum capillifolium* — 14; *S. centranium* — 15; *S. fuscum* — 14, *Thuidium abietinum* — 3.

Наиболее распространенными являются сообщества, принадлежащие к ассоциации *Piceetum myrtilloso-polytrichosum* (табл. 12). Анализ литературных источников показал, что данный синтаксон известен для Архангельской обл. (Леонтьев, 1937; Львов, Ипатов, 1976; Дыренков, 1984), северной Карелии (Никольский, Изотов, 1936), Подмосковья (Рысин, 1979), Ленинградской обл. (Ниценко, 1960). Как отмечают Ю. П. Юдин (1954г) и В. А. Мартыненко (Леса Республики Коми, 1999), в пределах Республики Коми крупные массивы чернично-долгомошных ельников приурочены к Печорской низменности и Приуралью. Ю. П. Юдин (1954г) указывает, что в горах Урала в пределах подзоны северной тайги довольно значительные площади занимают сообщества ассоциации *Piceetum deschampsioso-myrtilloso-polytrichosum*, для травяно-кустарничкового яруса которых характерно согосподство *Vaccinium myrtillus* и *Avenella flexuosa*. Мы склонны рассматривать ее в ранге субассоциации ассоциации ельник чернично-долгомошный.

На территории Печоро-Илычского заповедника фитоценозы ассоциации *Piceetum myrtilloso-polytrichosum* ранее были отмечены на водораздельных пространствах в верхнем и среднем течении р. Илыч (Говорухин, 1929а, 1929б; Корчагин, 1940). Для травяно-кустарничкового яруса характерно преобладание растений таежно-лесной ЭЦГ, прежде всего *Vaccinium myrtillus* (удельное обилие 5—8 баллов). Содоминантами (до 6 баллов) могут являться *Avenella flexuosa*, *Carex globularis*. Высоким постоянством отличаются *Linnaea borealis*, *Rubus arcticus* и *Vaccinium vitis-idaea*, в отдельных случаях они, как и менее константная *Vaccinium uliginosum*, выступают в роли наполнителей (удельное обилие 3—4 балла). Обилие *Melampyrum pratense* и *Trientalis europaea*, которые также принадлежат к V классу постоянства, не превышает 1—2 баллов. Напочвенный покров типичного для данного типа насаждений строения: доминирует *Polytrichum commune*, присутствуют зеленые мхи и сфагнумы. Всего в составе сообществ ассоциации *Piceetum myrtilloso-polytrichosum* отмечено 47 видов сосудистых растений, разнообразие сосудистых растений в конкретных сообществах — 18—29 видов на 400 м², среднее значение видовой насыщенности — 24.

Мы разделяем мнение А. А. Корчагина, который рассматривает данную ассоциацию как стадию заболачивания чернично-зеленомошных лесов.

В качестве еще одной стадий заболачивания А. А. Корчагин (1940) приводит для северной части Печоро-Илычского заповедника ассоциацию *Piceetum myrtilloso-globulari caricoso-chamaemorosum*. Ее сообщества сходны с фитоценозами ассоциации *Piceetum myrtilloso-polytrichosum*. Они приурочены к местообитаниям со слабо проточ-

ным увлажнением, поэтому в травяно-кустарничковом ярусе, помимо *Vaccinium myrtillus* и *Carex globularis*, значительного обилия могут достигать *Equisetum sylvaticum* и *Rubus chamaemorus*. В напочвенном покрове преобладает *Polytrichum commune*, менее обильны другие зеленые мхи и сфагнумы.

В местообитании с более богатыми почвами и застойным увлажнением в верхнем течении р. Илыч нами выполнено описание долгомошного елового леса, под пологом которого преобладает папоротник *Gymnocarpium dryopteris*. В травяно-кустарничковом ярусе, имеющем покрытие 75—80 %, заметно также удельное обилие *Vaccinium myrtillus* и *Solidago virgaurea* (до 4 баллов). В небольших количествах (1—3 балла) присутствуют *Maianthemum bifolium*, *Veratrum lobelianum*, *Vaccinium vitis-idaea* и *Avenella flexuosa*. Моховой покров сплошной. Его облик определяют четыре вида: *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Sphagnum girgensohnii*, среди которых явно доминирует кукушкин лён. В пределах Республики Коми и Европейской части России синтаксон, включающий аналогичные фитоценозы, не выделен, поэтому данное описание можно рассматривать только как предварительный фитоценоз («тип сообщества» ***Piceetum gymnocarpioso-polytrichosum***).

В среднем течении р. Илыч в окрестностях кордона Шежимдикост нами описан фитоценоз, относящийся к типу елового долгомошного насаждения, который характеризуется абсолютным доминированием *Avenella flexuosa* в травяно-кустарничковом ярусе. Среди других видов можно упомянуть *Rubus arcticus*, *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea* и *Vaccinium vitis-idaea* и *Vaccinium myrtillus*, удельное обилие которых составляет по 3 балла. Остальные таксоны представлены единичными экземплярами. Уровень видовой насыщенности яруса средний (16 видов на 400 м²), значения ОПП варьируют от 40 до 60 %. Общее проективное покрытие напочвенного покрова составляет 40—60 %. Доминирует *Polytrichum commune*. Данное описание можно рассматривать только как предварительный фитоценоз («тип сообщества» ***Piceetum avenelloso-polytrichosum***).

Как отмечал Ю. П. Юдин (1954 г.), еловые леса долгомошной группы типов относительно малоустойчивы и в процессе заболачивания достаточно быстро сменяются ельниками сфагновыми.

Ельники травяные (*Piceeta herbosa*)

Характерными чертами еловых насаждений травяного типа являются наличие густого хорошо развитого травостоя и слабое развитие (вплоть до практически полного отсутствия) напочвенного покрова.

В Республике Коми сообщества данного типа насаждений характерны для всех подзон тайги (Юдин, 1954г; Леса Республики Коми, 1999). На исследованной территории ельники травяные в основном приурочены к пойменным и надпойменным террасам речных долин, а также встречаются на слонах чугр, где тяготеют к ложбинам стока. Для экотопов характерны проточное, чаще избыточное увлажнение, довольно богатые почвы.

Древостои обычно состоят из трех пологов, достаточно сомкнутые (0.3—0.7). Высота I полога в спелых насаждениях старших классов возраста составляет 18—24 м, сомкнутость крон — 0.1—0.5 (обычно 0.2—0.4), диаметр стволов деревьев — 20—40 (60) см. Превалирует *Picea obovata* (5—10 единиц по составу), заметно участие *Betula pubescens* (1—4 единицы), *Abies sibirica* (1—3 единицы). Отмечена примесь отдельных деревьев *Pinus sibirica*, *P. sylvestris* и *Populus tremula*. Второй полог древостоя менее сомкнутый (0.1—0.3), сложен в основном темнохвойными породами. Во многих случаях в данном пологе преобладает *Abies sibirica* (до 10 единиц по составу). Это весьма характерно для древостоев в фитоценозах, приуроченных к склоновым местообитаниям. *Picea obovata* также может выполнять ключевую роль в формировании полога (6—8 единиц). Присутствуют стволы *Betula pubescens*, *Pinus sibirica* и *P. sylvestris*. Высота деревьев второго полога достигает 14—18 м, диаметр стволов от 12 до 26 (40) см. Обычно в древостоях выражен разреженный третий полог, в котором доминируют (содоминируют) *Picea obovata* и *Abies sibirica*. Единично отмечены *Betula pubescens* и *Pinus sibirica*. В состав нижнего полога древесного яруса могут также входить *Salix caprea* и *Sorbus sibirica*. Высота полога варьирует в пределах 4—12 м, диаметр стволов — 4—18 см.

Наиболее активно возобновляются *Picea obovata* и *Abies sibirica*. Регулярно отмечается подрост и тонкомер *Betula pubescens* и *Pinus sibirica*, достигающие высоты 3.5—4 м. Характерной чертой кустарникового яруса ельников травяных (высота до 3 м, сомкнутость до 0.2) является доминирование *Rubus idaeus*. Отмечены также *Rosa acicularis*, *Sorbus sibirica*, *Lonicera pallasii*, *Padus avium*, *Ribes hispidulum* и др. (всего 14 видов).

Облик травяно-кустарничкового яруса определяют папоротники и лесное высокотравье. Значения общего проективного покрытия варьирует от 60 до 95 %. При расчете коэффициентов участия отдельных видов получены следующие значения: *Oxalis acetosella* — 0.36, *Gymnocarpium dryopteris* — 0.35, *Calamagrostis purpurea* — 0.31, *Aconitum septentrionale* — 0.25, *Equisetum sylvaticum* — 0.23, *Dryopteris expansa* — 0.22. Наблюдается выпадение из травяно-кустарничкового яруса видов таежно-лесной ЭЦГ и их замена видами долинной лугово-

лесной и долинной лесо-луговой ЭЦГ. Мохово-лишайниковый покров угнетен, иногда присутствуют пятна *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum fuscescens*, *Ptilium crista-castrensis* и *Plagiomnium ellipticum*, которые занимают до 30 % поверхности почвы.

Всего в составе исследованных еловых насаждений травяного типа зарегистрировано 139 видов сосудистых растений. Средняя величина α -разнообразия составила 34 вида на 400 м², что является наибольшим показателем для рассматриваемой формации. Видовая насыщенность конкретных сообществ варьировала от 15 до 57 видов. В напочвенном покрове отмечено 23 вида мхов и 2 вида лишайников. Синтаксономическое разнообразие в рассматриваемом типе насаждений выявлено еще не полностью, на данный момент для северной части резервата выделено 11 ассоциаций (табл. 12).

Ассоциация *Piceetum aconitosum* не является типичной для большей части территории заповедника. Доминирование в травяном покрове *Aconitum septentrionale* более свойственно пойменным березнякам или сообществам пихтовых лесов горно-лесного пояса. Мы располагаем одним описанием ельника аконитового, выполненным в окрестностях кордона Шежимдикост. Тем не менее мы рассматриваем его в ранге ассоциации, поскольку по данным, имеющимся в литературе (Мониторинг биологического разнообразия ..., 2009), фитоценозы ассоциации *Aconito-Piceetum* на территории Европейской России типичны для восточного сектора средней тайги, где они достаточно часто встречаются не только в долинах ручьев, но и на участках водоразделов.

В верхнем подъярусе травяно-кустарничкового покрова высотой 80—120 см, кроме доминирующего аконита (балл удельного обилия 7), отмечены *Filipendula ulmaria*, *Calamagrostis purpurea* и *Paeonia anomala*. Нижние подъярусы (высота 15—40 см) сложены такими видами, как *Oxalis acetosella*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Paris quadrifolia* и др. Напочвенный покров отсутствует. В составе фитоценоза отмечено 40 видов сосудистых растений.

По составу и структуре травяно-кустарничкового яруса данное сообщество близко к фитоценозам группы типов леса **пихто-ельник с кедром высокотравный плакорно-склоновый**. В Печоро-Илычском заповеднике они выявлены в верхнем течении р. Печора (Смирнов, Браславская, 2010). Однако сравниваемые растительные сообщества существенно отличаются по составу древесного яруса. В насаждении ельника, обследованного нами в среднем течении р. Илыч, в качестве вида, сопутствующего *Picea obovata*, выступает *Betula pubescens*, а не *Abies sibirica*.

Ельники папоротниковые на территории Печоро-Илычского заповедника были описаны еще А. А. Корчагиным (1940). Под пологом

таких сообществ могут доминировать разные виды папоротников. Исследователь выделял следующие ассоциации: *Piceetum mixto-dryopteridosum*, *Piceetum (Piceeto-Abietetum) crenato-athyriosum*.

Склоновые экотопы в среднем течении р. Илыч занимают сообщества, в которых облик травяного яруса определяет *Dryopteris expansa* (syn. *D. dilatata*, *D. austriaca*). В. А. Мартыненко (Леса Республики Коми, 1999) рассматривала такие фитоценозы в ранге варианта *ельник щитовниковый* ассоциации *ельник папоротниковый*. Л. П. Рысин и Л. И. Савельева (2002) включали сообщества с доминированием различных видов папоротников в состав ассоциации *ельник папоротниковый*. В. И. Василевич и Т. В. Бибикина (2004) для территории европейской России в ассоциации *Oxalido-Piceetum* выделили субассоциацию *dryopteridosum austriacae*. При ее характеристике авторы указали, что на территории Предуралья и Урала еловые леса с господством *Dryopteris expansa*, возможно, следует классифицировать как особую ассоциацию. Мы выделяем их в ранге ассоциации *Piceetum expansae dryopteridosum*. Средняя величина показателя α -разнообразия сосудистых растений, выявленная для данного синтаксона, не велика — 24 вида на 400 м². Видовая насыщенность конкретных сообществ варьировала от 23 до 25, а общий список сосудистых растений насчитывает 37 таксонов.

Травяно-кустарничковый ярус имеет отчетливую вертикальную структуру. В верхнем подъярусе (высота 80—120 см), кроме *Dryopteris expansa* встречаются *Aconitum septentrionale*, *Athyrium filix-femina*, *Calamagrostis purpurea*, *Chamaenerion angustifolium* и *Milium effusum*, но их удельное обилие лишь в отдельных случаях достигает 4 баллов. В нижних подъярусах (высота 15—40 см) заметную ценотическую роль играют *Oxalis acetosella*, *Gymnocarpium dryopteris* и *Vaccinium myrtillus* (до 4 баллов). Малообильны (1—2 балла), но отличаются высоким постоянством *Linnaea borealis* и *Trientalis europaea*. Следует особо подчеркнуть, что характеристики травяно-кустарничкового яруса сообществ ассоциации *Piceetum expansae dryopteridosum* сходны с параметрами, типичными для ельников папоротниково-зеленомошных, а также пихтарников папоротниковых, которые обычны для горно-лесного пояса Северного Урала.

В отличие от сообществ ассоциации *Piceetum expansae dryopteridosum-hylocomiosum* в фитоценозах рассматриваемого синтаксона значения показателя общего проективного покрытия мохово-лишайникового яруса, в составе которого встречаются *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum fuscescens* и др. (всего 10 видов), низкие (5—25 %).

В пойменных местообитаниях бассейна р. Илыч в среднем течении на достаточно увлажненных, но хорошо дренированных по-

чвах описаны сообщества ельников папоротниковых, в которых доминантом травостоя является *Diplazium sibiricum* (syn. *Athyrium crenatum*). С учетом особенностей состава и структуры травяного яруса и своеобразия экотопов при классификации мы рассматриваем их в ранге особой ассоциации ***Piceetum sibirici diplaziosum***, разделяя взгляды А. А. Корчагина (1940), выделявшего для северной части Печоро-Илычского заповедника ассоциации ***Piceetum (Piceeto-Abietetum) crenato-athyriosum***. Травостой густой (90—98 %). В верхнем подъярусе (70—110 см), помимо доминирующего папоротника заметен *Calamagrostis purpurea* (3—6 баллов), встречаются *Athyrium filix-femina*, *Calamagrostis obtusata*, *Aconitum septentrionale* и *Dryopteris expansa*. Нижние подъярусы высотой 5—40 см сложены *Oxalis acetosella*, *Stellaria bungeana*, *Chrysosplenium alternifolium* и др. Мохово-лишайниковый ярус угнетен. Присутствуют небольшие пятна (ОПП до 15—20 %) типичных для таежных сообществ зеленых мхов, а также *Ptilium crista-castrensis*, *Plagiomnium ellipticum* и др.

Фитоценозы рассматриваемого синтаксона отличаются от сообществ ассоциации ***Piceetum expansae dryopteridosum*** более высоким видовым разнообразием. Общий флористический список насчитывает 64 вида сосудистых растений, средний показатель α -разнообразия — 34 вида на 400 м², в составе конкретных сообществ фиксировали от 24 до 44 видов.

Ассоциацию еловых лесов, в травяном покрове которых господствует *Diplazium sibiricum*, для подзоны средней тайги Кировской обл. приводит А. Д. Смирнова (1943, 1951). Другие исследователи (Игошина, 1964; Леса Республики Коми, 1999; Рысин, Савельева, 2002) включают данный синтаксон в состав ассоциации **ельник папоротниковый** в качестве **кочедыжничкового** варианта. В. И. Василевич и Т. В. Бибилова (2004) справедливо отмечают, и это папоротники не представляют собой однородной эколого-ценотической группы, что следует учитывать при типологических построениях. При классификации еловых лесов европейской России исследователи в группе ассоциаций ельников кисличных выделяют ассоциацию ***Athyrio-Piceetum*** и указывают, что к ней, вероятно, могут быть отнесены и фитоценозы с доминированием в травостое *Diplazium sibiricum* (Василевич, Бибилова, 2004).

Ассоциация ***Piceetum purpureae calamagrostidosum*** известна из литературы для территории заповедника (Корчагин, 1940), Республики Коми (Леса Республики Коми, 1999) и европейской части России (Рысин, Савельева, 2002). В пределах исследованной территории сообщества данного синтаксона встречаются в экотопах с повышенным увлажнением (рис. 8, табл. 13) на мало дренированных участках пойменных и надпойменных террас долины р. Илыч. Их отличительной особенностью является доминирование

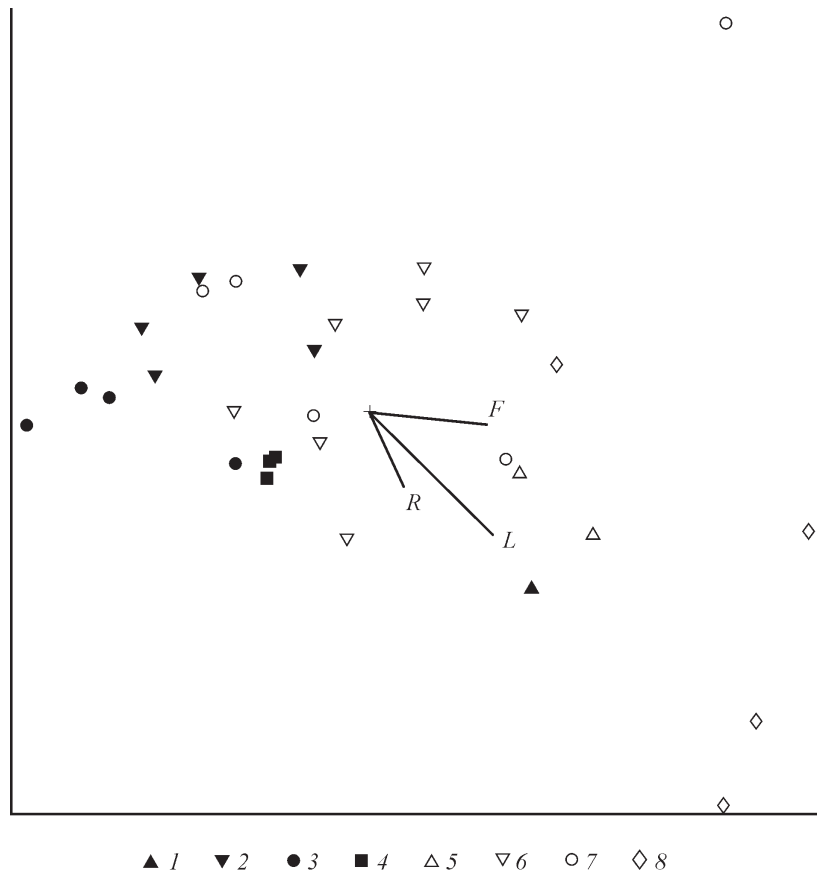


Рис. 8. Положение геоботанических описаний еловых лесов травяных в осях DCA с векторами экологических факторов.

1 — *Piceetum aconitosum*, 2 — *P. expansae dryopteridosum*, 3 — *P. sibirici diplaziosum*, 4 — *P. purpureae calamagrostidosum*, 5 — *P. filipendulosum*, 6 — *P. oxalidosogymnocarpiosum*, 7 — *P. sylvatici equisetosum*, 8 — *P. mixto-magno herbosum*. F — увлажнение, R — кислотность, L — освещенность.

Calamagrostis purpurea в достаточно сомкнутом (ОПП 80—98 %) травяно-кустарничковом ярусе. Состав видов-наполнителей меняется. Этого ранга могут достигать *Aconitum septentrionale*, *Dryopteris expansa*, *Equisetum pratense*, *Filipendula ulmaria* и *Stellaria bungeana*. Среди высоко константных (V класс постоянства), но менее обильных видов, можно отметить *Cacalia hastata*, *Thalictrum minus*, *Geranium albiflorum* и *Oxalis acetosella*. Большинство типичных таежно-лесных видов «свиты» ели, как и в других ассоциациях долинных ельни-

Таблица 13

Коэффициенты корреляции Пирсона и Кендалла с осями ординации,
ельники травяные, N = 31

Фактор	Ось 1			Ось 2		
	r	r-sq	tau	r	r-sq	tau
F	0.551	0.304	0.393	-0.191	0.036	-0.245
N	-0.334	0.112	-0.258	0.031	0.001	-0.070
R	0.295	0.087	0.237	-0.436	0.191	-0.491
L	0.561	0.314	0.386	-0.559	0.313	-0.460

ков травяных, выпадают из состава травостоя. Напочвенный покров угнетен. Подушки мхов (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum fuscescens* и *Ptilium crista-castrensis*) развиваются только на пристволовых повышениях, пнях и колодах (ОПП до 10 %). Всего в сообществах рассматриваемой ассоциации зарегистрировано 56 видов сосудистых растений. В конкретных сообществах на площади 400 м² отмечали от 26 до 37 таксонов, среднее значение видовой насыщенности — 33.

В достаточно большом числе работ для территории Европейской части России упоминаются *ельники лабазниковые* (Соколов, 1929; Алёхин, 1935; Бологов, 1940; Яковлев, Воронова, 1959; Чистяков, Денисов, 1959; Ниценко, 1960; Курнаев, 1968; Львов, Ипатов, 1976; Чертовской, 1978; Орлов, 1991; Леса Республики Коми, 1999; Рысин, Савельева, 2002). В Республике Коми они широко распространены по всей таежной зоне. Приурочены в основном к долинам рек, а на водоразделах занимают долины ручьев, встречаются у основания холмов (Леса Республики Коми, 1999). В границах Печоро-Илычского заповедника в предгорьях и горах Северного Урала фитоценозы ассоциации *Piceetum filipendulosum* занимают приручьевые экотопы и склоновые местообитания на участках, сильно увлажненных грунтовыми водами (рис. 8, табл. 13). Почвы под ними более богатые, чем под сообществами ассоциации *Piceetum purpureae calamagrostidosum*. Травяной покров по своим характеристикам сходен с сообществами пойменных таволговых лугов. По высоте растений в нем выделяются несколько подъярусов. В верхнем из них основном господствует *Filipendula ulmaria*, встречаются *Aconitum septentrionale* и *Calamagrostis purpurea*, *Thalictrum minus*, *Senecio nemorensis*, *Urtica sondenii* и *Valeriana wolgensis*. Высота растений достигает 100—130 см. Во II подъярусе зарегистрированы *Comarum palustre*, *Geum rivale*, *Geranium albiflorum*, *G. sylvaticum*, *Trollius euro-*

paeus, в III подъярусе наиболее обильна *Stellaria bungeana*. В самом нижнем подъярусе отмечены *Chrysosplenium alternifolium*, *Oxalis acetosella* и *Viola epipsila* (Корчагин, 1940).

Типичные сообщества ассоциации *Piceetum filipendulosum* при обследовании лесных сообществ Печоро-Ильчского заповедника на ключевых участках нами не выявлены. По двум оригинальным описаниям и на основе информации, содержащейся в сводке А. А. Корчагина (1940), в ее составе нами выделена субассоциация *purpureae calamagrostido-so-filipendulosum*. Характерной чертой сообществ последней является содоминирование в травяном ярусе *Filipendula ulmaria* и *Calamagrostis purpurea*. А. А. Корчагин (1940) классифицировал данный синтаксон в ранге ассоциации, но указывал, что отнесенные к ней сообщества встречаются в экотопах, которые по показателям богатства и степени увлажнения почвы занимают промежуточное положение между местообитаниями ассоциаций *Piceetum filipendulosum* и *Piceetum herboso-calamagrostosum*. Анализ видового состава и обилия видов в травостоях показывает, что по этим показателям ельники вейниково-таволговые ближе к ельникам таволговым, чем к ельникам вейниковым. Так, в ельниках вейниково-таволговых и таволговых выше обилие не только влаголюбивых видов (прежде всего *Filipendula ulmaria*, а также *Chrysosplenium alternifolium*, *Comarum palustre*, *Geum rivale*, *Ranunculus repens*, *Scirpus sylvaticus*, *Valeriana wolgensis* и *Viola epipsila*), но и растений, довольно требовательных к обеспеченности почв элементами минерального питания (*Oxalis acetosella*, *Stellaria bungeana*, *Urtica sondenii*). В составе субассоциации отмечено 54 вида сосудистых растений (от 19 до 43 видов на пробной площади размером 400 м²).

Наибольшее число описаний ельников травяных отнесено к ассоциации *Piceetum oxalidoso-gymnocarpiosum*. Сообщества данного синтаксона отмечены в экотопах с довольно богатыми и влажными почвами (рис. 8) на надпойменных террасах, иногда в пределах водоразделов. Для территории Печоро-Ильчского заповедника они описаны ранее. Ф. В. Самбук (1932) при характеристике растительности бассейна верхней Печоры упоминал еловые леса с доминированием в травяном покрове *Gymnocarpium dryopteris* (syn. *Dryopteris Linnaeana*), указывая на значительное участие в его формировании *Oxalis acetosella*. А. А. Корчагин (1940) описал аналогичные еловые леса в ранге ассоциации *Piceetum herboso-Linnaeani-dryopteridosum*. Н. С. Смирнов и Т. Ю. Браславская (2010) рассматривают аналогичные сообщества, встречающиеся на территории резервата в бассейне верхнего течения Печоры, в составе группы ассоциаций пихто-ельник с кедром как бореально-мелкотравные.

Нами в составе ассоциации *Piceetum oxalidoso-gymnocarpiosum* выделены две субассоциации. В травяно-кустарничковом ярусе

(ОПП 80—90 %) фитоценозов субассоциации *typicum* содоминируют *Oxalis acetosella* и *Gymnocarpium dryopteris*. Значительна роль других представителей разнотравья и высокотравья: *Calamagrostis obtusata*, *Equisetum pratense*, *Aconitum septentrionale* и *Geranium albiflorum*. При увеличении влажности почв на фоне снижения роли *Oxalis acetosella* в травостоях увеличивается доля *Equisetum sylvaticum*. Проективное покрытие *Gymnocarpium dryopteris* сохраняется. Такие фитоценозы отнесены нами к субассоциации *sylvatici equisetosum*. Высокой встречаемостью (IV—V классы), но при незначительном обилии (1—2 балла) в составе сообществ рассматриваемой ассоциации характеризуются виды таежно-лесной ЭЦГ (*Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*). Напочвенный покров развит слабо, мхи занимают от 5 до 30 % поверхности, тяготеют к пням и колодам. Наиболее часто встречаются *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*.

В сообществах ассоциации *Piceetum oxalidoso-gymnocarpiosum* отмечено 77 видов сосудистых растений. Средний показатель видовой насыщенности составил 35 видов на 400 м². Видовая насыщенность конкретных сообществ — 15—43 таксонов на 400 м².

Для территории Республики Коми В. А. Мартыненко (Леса Республики Коми, 1999) описывает ассоциацию *ельник напоротничковый*, но для ее сообществ в числе наиболее обильных видов травяно-кустарничкового яруса наряду с *Gymnocarpium dryopteris* указывает *Vaccinium myrtillus* и *Avenella flexuosa*. Особую ассоциацию *Piceetum gymnocarpiosum* при классификации еловых лесов России выделяют Л. П. Рысин и Л. И. Савельева (2002). Синтаксон, описанный для растительного покрова Печоро-Илычского заповедника, по соотношению видов в травяно-кустарничковом ярусе близок к ассоциации *Gymnocarpio-Piceetum*, выделенной В. И. Василевичем и Т. В. Бибиковой (2004) для группы ассоциаций ельники кисличные территории европейской России.

Нами описаны еловые насаждения травяного типа, в которых в сравнении с фитоценозами ассоциации *Piceetum oxalidoso-gymnocarpiosum* в травостое выше ценотическая значимость *Equisetum sylvaticum* (достигает ранга согосподствующего вида), и одновременно меньше значения показателя удельного обилия *Oxalis acetosella* и *Gymnocarpium dryopteris*, которые переходят в ранг наполнителей. Эти сообщества включены в состав ассоциации *Piceetum sylvatici equisetosum*. Для данного синтаксона характерно высокое постоянство (V класс) *Stellaria bungeana* и *Milium effusum*. В заметных количествах (до 4—5 баллов) присутствуют *Calamagrostis purpurea*, *Filipendula ulmaria*, *Aconitum septentrionale*, *Dryopteris expansa*. В одном описании отмечено значительное

удельное обилие *Diplazium sibiricum* (6 баллов). Моховой покров, сформированный *Pleurozium schreberi*, *Dicranum fuscescens* *Hylocomium splendens*, находится в угнетенном состоянии, однако его проективное покрытие (30—40 %) говорит о промежуточном положении данного синтаксона между еловыми насаждениями травяного и зеленомошного типов. Список сосудистых растений синтаксона насчитывает 78 видов, при этом в составе конкретных сообществ фиксировали от 18 до 55 видов (в среднем 34 вида на 400 м²). Л. П. Рысин и Л. И. Савельева (2002) относят аналогичные сообщества к ассоциации **ельник хвощевый**.

Для исследованной территории в типе насаждений ельник травяной мы предварительно рассматриваем в качестве еще одного синтаксона ранга ассоциации ельники высокотравные — ***Piceetum mixto-magnoherbosum***. Главным критерием выделения данной ассоциации было сходство видового состава сообществ, выявленное при обработке массивов описаний (табл. 11). Для травяно-кустарничкового яруса сообществ данного синтаксона, описания которых выполнены нами в среднем течении Илыча (окрестности кордонов Шежимдикост и Усть-Ляга), характерно отсутствие явных доминантов при довольно высоких значениях показателя ОПП (80—90 %). Его облик определяют группы видов лесного и лесо-лугового разнотравья и высокотравья. Это отражает экотопическую приуроченность фитоценозов к долинам малых и средних водотоков (рис. 8). Наибольшего обилия (4—5 баллов) могут достигать *Aconitum septentrionale*, *Calamagrostis purpurea*, *Equisetum pratense*, *E. sylvaticum*, *Geranium albiflorum* и *Gymnocarpium dryopteris*. Все перечисленные виды могут играть роль доминантов (содоминантов) в сообществах других ассоциаций ельников травяных. Среди менее обильных (1—3 балла), но постоянно (V класс) встречающихся видов травяно-кустарничкового яруса можно упомянуть *Chamaenerion angustifolium*, *Viola biflora* и *Crepis sibirica*. Типичные таежно-лесные виды (*Trientalis europaea* и *Maianthemum bifolium*) встречаются в виде единичных экземпляров, но во всех описаниях. Мохово-лишайниковый покров угнетен (ОПП до 15 %), в некоторых случаях место зеленых мхов (*Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*) занимают сфагны (*Sphagnum girgensohnii*).

Всего в составе синтаксона зарегистрирован 91 вид сосудистых растений. Средняя величина показателя α -разнообразия для данной таксономической группы составила 45 видов на 400 м², при видовой насыщенности конкретных сообществ от 37 до 57. Таким образом, сообщества, принадлежащие ассоциации ***Piceetum mixto-magnoherbosum***, характеризуются наибольшим видовым разнообразием

сосудистых растений среди всех синтаксонов еловых лесов исследованной части резервата.

Данный синтаксон наиболее близок к ассоциации *Piceetum aconitoso-calamagrostosum*, выделенный для Печоро-Ильчского заповедника А. А. Корчагиным (1940), но ценотическая роль *Aconitum septentrionale* и *Calamagrostis purpurea* в его сообществах не столь значительна. Не исключено, что при получении дополнительного геоботанического материала статус ассоциации *Piceetum mixto-magnoherbosum* будет пересмотрен.

Сообщества ассоциации *Piceetum aconitoso-calamagrostosum* выявлены А. А. Корчагиным (1940) в сырых частях пойменных террас рек. В довольно густом и высоком травостое к наиболее обильному виду — *Aconitum septentrionale* в значительном количестве примешивается *Calamagrostis purpurea*. Из видов низко- и мелко- травья значительное обилие имеют *Equisetum sylvaticum*, *Geranium sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Maianthemum bifolium* и *Oxalis acetosella*. В напочвенном покрове преобладают *Rhytidiadelphus triquetrus* и *R. squarrosus*.

При характеристике ельников травяных А. А. Корчагин (1940) упоминает также ассоциацию *Betuleto-Piceetum geranioso-calamagrostosum*, сообщества которой приурочены к пологим горным склонам основной цепи Урала. Они, в отличие от других ассоциаций рассматриваемого типа насаждений, имеют меньшую видовую насыщенность травостоев, в верхнем подъярусе которых наиболее обилён *Calamagrostis purpurea*, в нижнем — *Geranium sylvaticum*. В. А. Мартыненко указывает, что на территории Республики Коми распространение ассоциации ельник *гераниево-вейниковый* ограничено предгорьями и нижними частями склонов Уральских гор (Леса Республики Коми, 1999).

При описании растительности северной части территории Печоро-Ильчского заповедника А. А. Корчагин (1940) указывает, что в поймах рек изредка встречаются еловые леса с господством *Calamagrostis obtusata*. Они описаны в ранге ассоциации *Piceetum obtusato-calamagrostosum*. Травостой, в составе которого отмечено 37 видов, в фитоценозах данного синтаксона густой и высокий — до 100—120 см. В нем, помимо доминанта, заметным обилием характеризуются *Oxalis acetosella* и *Equisetum pratense*, высоким постоянством при меньшем обилии отличаются *Aconitum septentrionale*, *Dryopteris expansa*, *Gymnocarpium dryopteris*. ОПП мохового покрова от 50 до 80 %. Наиболее обилён *Rhytidiadelphus triquetrus*. Видовое богатство синтаксона составляет 60 видов, видовая насыщенность варьирует от 26 до 35 таксонов, в среднем составляя 30 видов на 400 м².

Ельники сфагновые (*Piceeta sphagnosa*)

Еловые леса сфагновой группы типов встречаются в Республике Коми во всех подзонах тайги (Леса Республики Коми, 1999). В бассейне р. Илыч сообщества данного типа насаждений занимают в основном плоские водораздельные пространства, встречаются по краям болотных массивов, формируются в долинных экотопах. Для почв, развитых под такими фитоценозами, характерны избыточное увлажнение (рис. 7, табл. 11), ухудшение аэрации, в них отчетливо выражен торфяной горизонт. Сомкнутость древесного яруса не превышает 0.6, чаще ниже. В I пологе (сомкнутостью 0.2—0.4) высота деревьев достигает (16) 18—22 (24) м, средний диаметр стволов — 18—36 см. Доминирует *Picea obovata* (4—10 единиц по составу), в качестве примеси характерна в первую очередь *Betula pubescens* (1—5 единиц), отмечены также *Pinus sibirica* (1—3 единицы), *Abies sibirica* (до 1 единицы). На окраинах болот в состав основного полога насаждений входит *Pinus sylvestris* (до 3 единиц). II полог сформирован теми же видами деревьев, однако в нем отмечается увеличение участия пихты: *Picea obovata* (4—10 единиц по составу), *Betula pubescens* (1—6 единиц), *Abies sibirica* (1—6 единиц), *Pinus sibirica* (до 1 единицы). Высота деревьев этого полога 12—16 м, диаметр их стволов — 10—24 см, сомкнутость крон — 0.1—0.5. Слабо сомкнутый (до 0.2) III полог сложен деревьями *Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Betula pubescens* и *Pinus sibirica*, которые достигают в высоту 10 м, с диаметром стволов до 16 см. В составе подростка отмечены все виды деревьев, формирующие древостой, кроме *Pinus sylvestris*. Подлесок развит слабо и представляет собой отдельно стоящие кусты *Sorbus sibirica*, *Juniperus communis*, *Rosa acicularis* и др. (всего 10 видов).

В составе травяно-кустарничкового яруса наиболее значимыми с ценотической точки зрения являются *Equisetum sylvaticum* (КУ — 0.48) и *Carex globularis* (КУ — 0.42) — виды, типичные для переувлажненных лесных экосистем. Третью строчку в списке наиболее значимых видов занимает *Vaccinium myrtillus* (0.4), далее идут *Rubus chamaemorus* (0.18), *Trientalis europaea* (0.17), *Linnaea borealis* (0.15) и *Vaccinium vitis-idaea* (0.13). Моховой покров представляет собой сплошной ковер из сфагновых мхов (*Sphagnum girgensohnii* и *Sphagnum angustifolium*), на повышениях микрорельефа отмечены участки, занятые зелеными мхами: *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*.

Разнообразие сосудистых растений исследованных сфагновых еловых лесов представлено 112 видами. Средняя видовая насыщенность, отражающая α -разнообразие сообществ, не велика — 23 вида

на 400 м². В составе конкретных фитоценозов отмечали от 13 до 49 видов сосудистых растений. В напочвенном покрове зарегистрировано 4 вида лишайников и 27 видов мхов.

В составе ельников сфагновых в северной части резервата выделено 4 ассоциации и один «тип сообщества» (табл. 12). Наиболее распространены ассоциации *Piceetum globulari caricoso-myrtilloso-sphagnosum* и *Piceetum globulari caricoso-sylvatici equisetoso-sphagnosum*.

Ельники осоково-чернично-сфагновые (ассоциация *Piceetum globulari caricoso-myrtilloso-sphagnosum*) занимают плакоры, имеются их описания, выполненные в долинных экотопах. Из литературных источников известны как для Республики Коми (Леса Республики Коми, 1999), так и для территории резервата (Корчагин, 1940). ОПП травяно-кустарничкового яруса варьирует в широких пределах (от 40 до 80 %). Видами содоминантами являются *Vaccinium myrtillus* и *Carex globularis*. Высоким постоянством и заметным обилием характеризуется *Equisetum sylvaticum*, в некоторых случаях в ранге наполнителя может выступать *Rubus chamaemorus*. Значительным постоянством отличаются *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis* и *Vaccinium vitis-idaea*. Моховой покров сплошной, в нем отмечены *Sphagnum girgensohnii*, *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi* и др. В целом для ассоциации зафиксирован невысокий уровень видового богатства (48 видов сосудистых растений) при видовой насыщенности конкретных сообществ 18—27 видов на 400 м² (в среднем 23 вида).

Л. П. Рысин и Л. И. Савельева (1986, 2002) объединяют сфагновые ельники с доминированием и содоминированием *Vaccinium myrtillus*, описанные на территории европейской части России разными авторами (Солоневич, 1934; Корчагин, 1956; Корчагин, Сенянинова-Корчагина, 1957; Яковлев, Воронова, 1959; Ниценко, 1960; Орлов и др., 1974; Чертовской, 1978; Абатуров и др., 1988; Волкова и др., 1999), в ассоциацию *ельник чернично-сфагновый*.

Фитоценозы ассоциации *Piceetum globulari caricoso-sylvatici equisetoso-sphagnosum* приурочены к местообитаниям с еще более влажными почвами (рис. 7). Особенности экотопов накладывают отпечаток на облик травяно-кустарничкового яруса. В нем содоминируют *Carex globularis* и *Equisetum sylvaticum*. Ценотическая роль *Vaccinium myrtillus* снижается, удельное покрытие данного вида редко превышает 5 %. К числу видов высокого постоянства (V класс) относится *Rubus chamaemorus*. В наиболее сырых экотопах этот вид может содоминировать. А. А. Корчагин (1940) рассматривал еловые леса сфагновые, в травяно-кустарничковом покрове которых содоминируют *Carex globularis*, *Equisetum sylvaticum* и *Rubus chamaemorus*, в ранге ассоциации *Piceetum globulari caricoso-chamaemorosum*. На наш взгляд более правмерно выделять их в ранге субассоциации *chamaemori rubosum*.

Для фитоценозов рассматриваемой ассоциации, помимо доминантов, характерно наличие комплекса видов таежно-лесной ЭЦГ (*Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*, *Vaccinium vitis-idaea* и *Rubus arcticus*). В моховом покрове в качестве примеси к сфагнуму присутствуют зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и *Polytrichum commune*).

Средняя величина показателя α -разнообразия сосудистых растений для ассоциации *Piceetum globulari caricoso-sylvatici equisetoso-sphagnosum* составила 20 видов на 400 м². Видовая насыщенность конкретных сообществ — 16—24, общий флористический список содержит 45 таксонов. Выявлено 14 видов мхов и один вид лишайников. Ранее сообщества данной ассоциации отмечали на территории резервата А. А. Корчагин (1940) и С. В. Дёгтева (Флора и растительность ..., 1997). В. А. Мартыненко (Леса Республики Коми, 1999) для подзон северной и средней тайги территории Республики Коми, в том числе для бассейна р. Илыч, указывает ассоциацию *ельник хвощево-осоково-морошково-сфагновый*, упоминая, что в ее сообществах один из содоминантов в отдельных случаях переходит в число сопутствующих видов. С большой вероятностью речь идет об одном и том же синтаксоне.

Охарактеризованные ассоциации представляют собой финальные стадии двух рядов заболачивания: *Piceetum myrtilloso-hylocomiosum* — *P. myrtilloso-polytrichosum* — *P. globulari caricoso-myrtilloso-sphagnosum* — *P. globulari caricoso-sylvatici equisetoso-sphagnosum* и *Piceetum equisetoso-caricoso-myrtilloso-hylocomiosum* — (*P. myrtilloso-globulari caricoso-chamaemorosum*) — *P. globulari caricoso-sylvatici equisetoso-sphagnosum*.

Сообщества ассоциации *Piceetum gymnocarpioso-myrtilloso-sphagnosum* описаны в пределах верхнего течения р. Илыч, в подзоне северной тайги, где формируются на водораздельных пространствах. Травяно-кустарничковый ярус средней густоты (ОПП 40—70 %), небогатого состава (13—14 видов на 400 м²). Согосподствуют *Gymnocarpium dryopteris* и *Vaccinium myrtillus*. Удельное покрытие таких видов, как *Equisetum sylvaticum*, *Carex globularis*, *Avenella flexuosa* и *Geranium albiflorum*, может достигать по 10—15 %. Характерным элементом яруса является *Listera cordata*, постоянно встречаются *Trientalis europaea* и *Linnaea borealis*. Моховой покров сплошной, доминируют сфагны, заметная роль принадлежит *Polytrichum commune*. Общее видовое богатство ассоциации невелико — 25 видов сосудистых растений, при этом на площади 400 м² в среднем отмечено 20 видов. Сходные с рассматриваемыми сообществами фитоценозы описаны в сводке А. А. Корчагина (1940) в ранге ассоциации *Piceetum sphagnoso-Linnaeani-dryopteridosum*,

и В. А. Мартыненко (Леса Республики Коми, 1999) в ранге ассоциации **ельник папоротничково-сфагновый**.

Данный синтаксон может рассматриваться как завершающая стадия гипотетического ряда заболачивания: ***Piceetum myrtilloso-gymnocarpioso-hylocomiosum* — (*P. gymnocarpioso-polytrichosum*) — *P. gymnocarpioso-myrtilloso-sphagnosum*.**

В верхнем течении р. Илыч отмечены сообщества, которые мы классифицируем в ранге ассоциации ***Piceetum purpureae calamagrostidoso-sylvatici equisetoso-sphagnosum***. Они формируются на выровненных водораздельных участках рельефа в условиях застойного увлажнения и отличаются несколько более богатыми почвами (рис. 7). ОПП травяно-кустарничкового яруса 50—85 %. Согосподствуют *Equisetum sylvaticum* и *Calamagrostis purpurea*. Из других видов стоит отметить *Gymnocarpium dryopteris*, *Linnaea borealis*, *Rubus chamaemorus* и *R. arcticus*, удельное обилие каждого из которых составляет до 4 баллов. Видовая насыщенность описанных сообществ невелика (18 и 26 видов сосудистых растений), всего зарегистрировано 33 вида. В сплошном напочвенном покрове господствуют сфагновые мхи.

На территории европейской части России ельники сфагновые с доминированием *Calamagrostis purpurea* и участием *Equisetum sylvaticum* описаны в пределах Республики Коми в ранге ассоциации **ельник вейниково-сфагновый** (Леса Республики Коми, 1999; Рысин, Савельева, 2002). Они зарегистрированы только в подзонах северной и крайнесеверной тайги. На территории Печоро-Илычского заповедника аналогичные сообщества ранее отмечены не были.

Наибольшим видовым разнообразием среди ельников сфагновых характеризуются фитоценозы, которые мы предварительно классифицируем как «тип сообществ» ***Piceetum pratensi equisetoso-sphagnosum***. В пределах пробной площади фиксировали от 29 до 44 видов сосудистых растений. Самобытность синтаксону придает явное доминирование *Equisetum pratense* — вида, крайне нехарактерного для сообществ сфагнового типа леса. Помимо доминанта, значимых показателей обилия достигают такие виды, как *Equisetum sylvaticum*, *E. fluviatile*, *Carex rostrata* и *Parnassia palustris*. Они маркируют проточный характер увлажнения экотопов. Постоянно встречаются *Gymnocarpium dryopteris*, *Vaccinium myrtillus*, *Carex globularis* и др. В напочвенном покрове господствуют сфагновые мхи, имеются вкрапления *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune* и *Calliargon sp.*

Судя по данным литературы, ельники хвоцево-сфагновые встречаются в пределах всей таежной зоны (Солоневич, 1934; Корчагин, 1956; Абатуров и др., 1988; Леса Республики Коми, 1999), но в них

доминирует *Equisetum sylvaticum*. Количества выполненных нами описаний ельников сфагновых с господством *Equisetum pratense* недостаточно, чтобы описать валидную ассоциацию.

Пихтарники (*Abieteta sibiricae*)

Синтаксономическое разнообразие формации пихтарников ниже, чем формации ельников. Это связано с тем, что область экологического пространства, занимаемая сообществами с доминированием *Abies sibirica*, существенно уже. Данный вид более требователен, чем другие хвойные бореальной зоны, к содержанию в почвах элементов минерального питания, и лишь в редких случаях способен расти в экотопах с повышенным увлажнением застойного характера (Юдин, 1954г; Леса Республики Коми, 1999; Дёгтева, 2005а, 2005б). Встречающиеся в Печоро-Илычском заповеднике леса с преобладанием в древостоях пихты могут быть отнесены к трем типам насаждений — зеленомошному, травяному и сфагновому (табл. 14). Насаждения травяного типа покрывают склоны гор и предгорных увалов, фитоценозы зеленомошного типа характерны для террас речных долин, вершин увалов, подгольцового пояса Северного Урала, а пихтарники сфагновые формируются в склоновых экотопах с повышенным увлажнением почвы.

Насаждения включенных в состав формации **Abieteta** елово-пихтовых и пихтовых лесов сложные по составу (отмечено 6 видов деревьев), с общей сомкнутостью крон 0.4—0.7, VIII—IX классов возраста. В I пологе, сомкнутость которого варьирует от 0.2 до 0.5, наряду с *Abies sibirica* значительно участие *Picea obovata*, которая в отдельных случаях преобладает (до 7 единиц по составу). Обычна примесь *Betula pubescens* и *Pinus sibirica* (до 2 и 1 единиц соответственно). Высота деревьев, формирующих верхний полог, в долинных экотопах варьирует от 22 до 26 м. В нижних пологах насаждений, как правило, господствует пихта (до 8 единиц по составу). При этом сохраняется заметная примесь ели (чаще всего до 2—4 единиц). Высота II полога обычно составляет от 14 до 18 м, сомкнутость крон — 0.3—0.4. Нижний, III полог, нередко разреженный, образован деревьями, высота которых составляет 4—8 м. На склонах увалов и горных хребтов таксационные параметры насаждений меняются по градиенту высоты. Так, в горно-лесном поясе на отметках 400 м над ур. м. высота деревьев верхнего полога насаждений с доминированием *Abies sibirica* редко составляет более 16 м, в подгольцовом поясе (выше 600 м над ур. м.) снижается до 4—8 м. Подрост ели и пихты достаточно многочисленный, остальные виды деревьев возобновляются слабо.

В составе подлеска, сомкнутость которого не превышает 0.3, зарегистрировано 9 видов. Наиболее постоянны и обильны *Sorbus sibirica* и *Rubus idaeus*. С учетом состава и структуры нижних ярусов сообществ в составе рассматриваемой формации выделено 11 синтаксонов ранга ассоциации. Пять из них отнесены к зеленомошному типу пихтовых насаждений, 5 — к травяному, один — к сфагновому (табл. 14).

Пихтарники зеленомошные (*Abieteteta hylocomiosa*)

Пихтарники зеленомошные достаточно обычны в растительном покрове Печоро-Илычского заповедника. Они занимают как экотопы, расположенные на склонах парм и чугр предгорной ландшафтной зоны на высотах 160—400 м над ур. м., так и участки склонов Уральской горной системы (горно-лесной пояс, высоты 360—560 м над ур. м.). Общая сомкнутость крон древостоев, сложенных, наряду с *Abies sibirica*, такими видами, как *Picea obovata*, *Betula pubescens*, *Larix sibirica* и *Pinus sibirica* варьирует от 0.4 до 0.7. В составе древесного яруса обычно выделяется до трех вертикальных пологов.

В I пологе, сомкнутость которого варьирует от 0.2 до 0.6, помимо *Abies sibirica*, значительно участие *Picea obovata*, которая в отдельных случаях может преобладать (до 9 единиц по составу). Обычна примесь *Betula pubescens* и *Pinus sibirica* (до 5 и 1 единиц соответственно). В горно-лесном поясе хребтов Северного Урала (Щука-Ёльиз, Кычильиз) на высотах от 430 до 520—540 м над ур. м. в древостоях отмечена *Larix sibirica* (до 5 единиц по составу). Высота деревьев, формирующих верхний полог, в долинных экотопах варьирует от 18 до 24 м. При этом показатели диаметра стволов варьируют в пределах 25—60 см. На склонах увалов и горных хребтов по градиенту высоты происходит ухудшение таксационных параметров насаждений. В частности, если в горно-лесном поясе на отметках 400 м над ур. м. высота верхнего полога насаждений в отдельных случаях достигает 16 м, в подгольцовом поясе она снижается до 4—8 м.

Во II пологе всегда доминирует *Abies sibirica* (6—8 единиц по составу), обычна примесь *Picea obovata*, *Betula pubescens* и *Pinus sibirica* (до 4, 3 и 1 единицы по составу соответственно). Высота деревьев в долинных сообществах варьирует от 14 до 16 м, а с увеличением отметок абсолютных высот снижается до 4—6 м. Одновременно увеличиваются значения показателя сомкнутости крон (с 0.2—0.4 до 0.4—0.6). В пихтовых древостоях верхних поясов растительности горной ландшафтной зоны основной запас древесины сосредоточен именно во II пологе. Значения диаметра стволов располагаются в интервале 6—34 см. Третий полог, если имеется, чаще разрежен или

Таблица 14

Синоптическая таблица пихтарников

Тип насаждения	Нутосоміоза							Herbosa							Sphagnosa
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
Ассоциация	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10					
Субассоциация		а	б								а	б			
Число описаний	1	6	3	7	2	4	11	2	1	3	3	3			
<i>Древостой</i>															
<i>Abies sibirica</i>	1	V	3	V	3	2	4	2	1	3	V	2	1	3	
<i>Betula pubescens</i>	1	V	3	V	2	2	4	2	1	2	V	2	1	3	
<i>Picea obovata</i>	1	V	3	V	3	2	4	2	1	3	IV	2	1	3	
<i>Pinus sibirica</i>	1	IV	3	V	3	2	3	2	1	2	IV	2	1	3	
<i>Larix sibirica</i>		V		I						1	II			1	
<i>Sorbus aucuparia</i>							1			1	II				
<i>Подлесок</i>															
<i>Sorbus aucuparia</i>	1	V	3	V	3	1	3	1	1	2	IV	2	1	3	
<i>Rubus idaeus</i>	1	I	1	II		1	4	1	1	2	IV	2	1	2	
<i>Rosa acicularis</i>	1			III	2	1	1	1			I				

Травяно-кустарничковый ярус

<i>Chamaenerion angustifolium</i>	1 ⁽¹⁾	III ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	III ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾
<i>Lycopodium annotinum</i>	1 ⁽³⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	V ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	IV ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾
<i>Solidago virgaurea</i>	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	III ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	V ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾
<i>Luzula pilosa</i>	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	IV ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	V ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾
<i>Equisetum sylvaticum</i>	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	IV ⁽¹⁻⁴⁾	1 ⁽¹⁾	2 ⁽³⁾	II ⁽¹⁻⁴⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾
<i>Linnaea borealis</i>	1 ⁽⁶⁾	3 ⁽¹⁻²⁾	V ⁽¹⁻⁴⁾	3 ⁽¹⁻³⁾	2 ⁽¹⁾	V ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾
<i>Maianthemum bifolium</i>	1 ⁽⁴⁾	3 ⁽¹⁻⁴⁾	V ⁽¹⁻³⁾	3 ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽¹⁾	V ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾
<i>Trientalis europaea</i>	1 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾	V ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	V ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁻²⁾
<i>Milium effusum</i>	1 ⁽²⁾		II ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁻⁴⁾		III ⁽¹⁾		1 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁻³⁾
<i>Orthilia secunda</i>	1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	III ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾			1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾
<i>Rubus arcticus</i>	1 ⁽¹⁾		IV ⁽¹⁾	1 ⁽²⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	I ⁽¹⁾		1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾
<i>Equisetum pratense</i>	1 ⁽¹⁾		I ⁽²⁾	1 ⁽³⁾	2 ⁽¹⁾			1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾
<i>Geranium albidiflorum</i>	1 ⁽²⁾		II ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾		I ⁽¹⁻²⁾		1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾
<i>Listera cordata</i>			I ⁽¹⁾			II ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾		
<i>Atragene sibirica</i>			II ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁻³⁾		I ⁽¹⁾		1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾

Таблица 14 (продолжение)

Тип насаждения	Нубосоміоза						Нербоза						Sphagnosa
	1	2		3	4	5	6		7	8	9	10	
Ассоциация	1												
Субассоциация		а	б					а	б				
Число описаний	1	6	3	7	3	2	4	11	2	1	3	3	
<i>Calamagrostis obtusata</i>				II ₍₁₋₂₎	I ₍₁₎	2 ₍₁₎							
<i>Pyrola minor</i>			I ₍₁₎	I ₍₁₎	2 ₍₁₎					I ₍₁₎			
<i>Stellaria holostea</i>				I ₍₁₎	I ₍₁₎			I ₍₁₎			3 ₍₁₎		
<i>Antennaria alpina</i>		III ₍₁₎						II ₍₁₎					I ₍₁₎
<i>Actaea erythrocarpa</i>				I ₍₁₎	I ₍₁₎					I ₍₁₎			
<i>Stellaria longifolia</i>					2 ₍₁₋₂₎	I ₍₁₎							
<i>Hieracium vulgatum</i>				II ₍₁₎									
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	I ₍₁₎		I ₍₁₎	III ₍₁₋₄₎	I ₍₁₎	2 ₍₁₎	I ₍₁₎						
<i>Ranunculus anomala</i> L.				I ₍₁₎	2 ₍₁₋₂₎								
<i>Valeriana wolgensis</i>						I ₍₁₎				I ₍₁₎			3 ₍₁₎
<i>Ranunculus prorepens</i>						I ₍₁₎		II ₍₁₎					3 ₍₁₎

<i>Cirsium heterophyllum</i>				$1^{(1)}$		$1^{(1)}$	$1^{(1)}$	$1^{(1)}$				$1^{(1)}$
<i>Paris quadrifolia</i>				$1^{(1)}$		$1^{(1)}$		$1^{(1)}$				$2^{(1)}$
<i>Myosotis sylvatica</i>								$1^{(1)}$				$2^{(1+2)}$
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>												$1^{(2)}$
<i>Cacalia hastata</i>								$1^{(1)}$				$2^{(1)}$
<i>Oxalis acetosella</i>	$1^{(6)}$		$2^{(2)}$	$3^{(2+3)}$	$3^{(2-3)}$	$2^{(4)}$	$4^{(1+3)}$	$3^{(1+4)}$	$1^{(1)}$			$3^{(2+4)}$
<i>Avenella flexuosa</i>	$1^{(1)}$	$V^{(3+4)}$	$1^{(1)}$	$IV^{(1+2)}$	$IV^{(1+2)}$	$1^{(1)}$	$3^{(1+3)}$	$V^{(1+3)}$				$2^{(1)}$
<i>Vaccinium myrtiltus</i>	$1^{(4)}$	$V^{(6-8)}$	$3^{(8)}$	$V^{(5-6)}$	$3^{(3+4)}$	$2^{(1)}$	$3^{(4+5)}$	$V^{(2+5)}$				$3^{(1)}$
<i>Melampyrum pratense</i>		$V^{(1-3)}$	$1^{(1)}$	$III^{(1-2)}$	$1^{(1)}$			$II^{(1)}$				$1^{(1)}$
<i>Carex globularis</i>		$II^{(1-2)}$		$II^{(1-3)}$		$1^{(1)}$		$II^{(1-2)}$				$3^{(1-3)}$
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	$1^{(4)}$	$V^{(1)}$	$3^{(3)}$	$V^{(4+8)}$	$3^{(4+6)}$	$2^{(6-7)}$	$4^{(1-2)}$	$V^{(1+4)}$				$3^{(2+4)}$
<i>Rubus saxatilis</i>	$1^{(3)}$			$III^{(1-2)}$	$3^{(6-7)}$	$1^{(2)}$		$II^{(1)}$				$2^{(1+3)}$
<i>Empetrum hermaphroditum</i>		$I^{(4)}$										
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>			$1^{(4)}$									
<i>Melampyrum sylvaticum</i>				$II^{(1)}$								
<i>Deschampsia cespitosa</i>				$II^{(1)}$								

Таблица 14 (продолжение)

Тип насаждения	Hyalomiosia						Herbosa						Sphagnosa
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10			
Ассоциация		а б				а б							
Субассоциация													
Число описаний	1	6	3	7	3	4	2	2	11	2	1	3	3
<i>Dryopteris filix-mas</i>			1 ⁽²⁾										
<i>Thalictrum minus</i>				2 ⁽¹⁾									
<i>Lathyrus vernus</i>				2 ⁽¹⁾									
<i>Dryopteris expansa</i>	1 ⁽¹⁾	IV ⁽¹⁻⁴⁾	3 ⁽¹⁻³⁾	V ⁽¹⁻⁴⁾	2 ⁽¹⁾		2 ⁽¹⁾	4 ⁽⁶⁻⁸⁾	V ⁽⁴⁻⁷⁾	2 ⁽⁴⁾	1 ⁽³⁾	3 ⁽¹⁻⁴⁾	3 ⁽⁵⁻⁷⁾
<i>Phegopteris connectilis</i>				I ⁽⁴⁾					V ⁽⁴⁻⁶⁾	2 ⁽³⁻⁴⁾	1 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁻²⁾	3 ⁽⁴⁻⁵⁾
<i>Calamagrostis purpurea</i>	1 ⁽²⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	V ⁽¹⁾			2 ⁽³⁻⁴⁾	I ⁽¹⁾	V ⁽¹⁻⁴⁾	2 ⁽¹⁻³⁾	1 ⁽²⁾	3 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾
<i>Athyrium filix-femina</i>									I ⁽¹⁾			I ⁽¹⁾	
<i>Veratrum lobelianum</i>		III ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾		1 ⁽¹⁾				V ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾		3 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾
<i>Bistorta major</i>		III ⁽¹⁻²⁾							IV ⁽¹⁻⁴⁾	2 ⁽¹⁻²⁾			1 ⁽²⁾
<i>Athyrium distentifolium</i>		IV ⁽¹⁻⁴⁾							IV ⁽²⁻⁴⁾	2 ⁽⁶⁻⁸⁾			1 ⁽³⁾

<i>Diplasium sibiricum</i>	I ⁽¹⁾			I ⁽³⁾	I ⁽³⁾			I ⁽³⁾	I ⁽⁸⁾	I ⁽⁶⁾
<i>Aconitum septentrionale</i>								II ⁽²⁻³⁾	I ⁽²⁾	3 ⁽⁶⁻⁸⁾
<i>Geranium sylvaticum</i>								I ⁽¹⁾		3 ⁽¹⁻³⁾
<i>Stellaria bungeana</i>								I ⁽¹⁾	I ⁽²⁾	2 ⁽¹⁻³⁾
<i>Viola epipsila</i>										
<i>Geum rivale</i>								I ⁽²⁾		
<i>Crepis paludosa</i>								I ⁽²⁾		

Мохово-лишайниковый ярус

<i>Pleurozium schreberi</i>	I ⁽⁶⁾	V ⁽⁴⁻⁸⁾	3 ⁽⁶⁻⁷⁾	V ⁽⁴⁻⁸⁾	3 ⁽⁵⁻⁶⁾	2 ⁽⁷⁻⁸⁾	4 ⁽⁶⁻⁸⁾	V ⁽¹⁻⁷⁾	2 ⁽³⁻⁶⁾	I ⁽³⁾	3 ⁽³⁻⁵⁾
<i>Hylacomium splendens</i>	I ⁽⁴⁾	I ⁽³⁾	3 ⁽¹⁻⁶⁾	V ⁽²⁻⁷⁾	3 ⁽⁵⁻⁷⁾	2 ⁽³⁻⁴⁾	4 ⁽¹⁻³⁾	I ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽³⁾	I ⁽³⁾	2 ⁽¹⁻⁴⁾
<i>Dicranum fuscescens</i>		V ⁽³⁻⁸⁾	3 ⁽²⁻⁴⁾	V ⁽²⁻³⁾	3 ⁽¹⁻⁴⁾		4 ⁽¹⁻⁶⁾	V ⁽¹⁻⁴⁾	2 ⁽³⁾	I ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁻²⁾
<i>Dicranum scoparium</i>		I ⁽³⁾	3 ⁽¹⁻³⁾	III ⁽¹⁻³⁾			I ⁽⁶⁾	III ⁽¹⁻⁴⁾			
<i>Dicranum sp.</i>		II ⁽³⁾							I ⁽⁴⁾		
<i>Dicranum polysetum</i>		I ⁽¹⁾						I ⁽¹⁾			
<i>Ptilium crista-castrensis</i>		IV ⁽¹⁻²⁾		III ⁽¹⁾			2 ⁽¹⁻³⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	
<i>Ptilidium sp.</i>			2 ⁽²⁾	III ⁽¹⁻³⁾				II ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾		
<i>Brachythecium sp.</i>			I ⁽³⁾	III ⁽²⁻³⁾				III ⁽¹⁻⁴⁾	I ⁽²⁾	I ⁽²⁾	

Таблица 14 (продолжение)

Тип насаждения	Ну́лосоміоза					Нетбоза					Sphaenosa	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
Ассоциация		а	б									
Субассоциация												
Число описаний	1	6	3	7	3	2	4	11	2	1	3	3
<i>Rhytadelphus</i> sp.				II ₍₁₋₅₎				I ₍₁₎ I ₍₁₎		I ₍₅₎	2 ₍₁₋₄₎ 1 ₍₈₎ 2 ₍₁₋₂₎	
<i>Sanionia uncinata</i>												
<i>Mnium</i> sp.												
<i>Thuidium</i> sp.												
<i>Polytrichum commune</i>		I ₍₁₎ I ₍₃₎	3 ₍₁₋₅₎	IV ₍₁₋₄₎			I ₍₃₎ I ₍₁₎		2 ₍₂₎			3 ₍₁₋₄₎
<i>Polytrichum strictum</i>		IV ₍₁₋₃₎	I ₍₂₎	II ₍₁₋₃₎			I ₍₁₎		1 ₍₂₎			
<i>Polytrichum juniperinum</i>		V ₍₁₋₂₎							2 ₍₂₎			2 ₍₁₋₃₎
<i>Cladonia sulphurina</i>		II ₍₁₎							IV ₍₁₎			
<i>Cladonia deformis</i>		II ₍₁₎							I ₍₁₎			
<i>Cladonia rangiferina</i>		II ₍₁₎		I ₍₁₎					I ₍₁₎			
<i>Cladonia bellidiflora</i>		II ₍₁₋₂₎							I ₍₁₎			

<i>Cladonia arbuscula</i>	II ₍₁₎											
<i>Lophozia</i> sp.	I ₍₂₎											
<i>Plagiomnium medium</i>									I ₍₄₎			
<i>Plagiomnium ellipticum</i>									I ₍₄₎			
<i>Sphagnum</i> sp.									II ₍₁₋₆₎			
<i>Sphagnum girgensohnii</i>									I ₍₁₎			
<i>Sphagnum angustifolium</i>	I ₍₂₎	I ₍₄₎	I ₍₁₎ II ₍₁₋₄₎	I ₍₁₎					I ₍₁₎	II ₍₁₋₈₎	II ₍₁₋₇₎	III ₍₆₋₈₎

Примечание. Ассоциации (субассоциации): 1 — асс. *Abietetum oxalidoso-hylocomiosum*, 2 — асс. *A. myrtilloso-hylocomiosum* (субасс.: а — *avenelloso-myrtillusum*, б — *typicum*), 3 — асс. *A. myrtilloso-gymnocarpioso-hylocomiosum*, 4 — асс. *A. saxatili rubuso-hylocomiosum*, 5 — тип сообщ. *A. gymnocarpiosum*, 6 — асс. *A. phegopteridoso-expansae dryopteridosum* (субасс. А — *myrtillosum*, б — *typicum*), 7 — тип сообщ. *A. distentifolii athyriosum*, 8 — асс. *A. sibirici dipylaiosum*, 9 — асс. *A. aconitosum*, 10 — асс. *A. expansae dryopteridoso-sphagnosum*. Виды, встречающиеся редко и единично с малым (ранг 1) обилием: древесной: *Populus tremula* — 3; *Salix caprea* — 3; подлесок: *Juniperus communis* — 2б, 4; *Lonicera palasii* — 3, 4, 5; *Radix avium* — 3; *Rosa majalis* — 4, 6; *Salix myrsinifolia* — 6; *Spiraea media* — 5; травяно-кустарничковый ярус: *Adoxa moschatellina* — 8, 9; *Agrostis tenuis* — 3; *Alchemilla* sp. — 9; *Anemonastrum biarmense* — 6, 10; *Angelica sylvestris* — 5; *Anthriscus sylvestris* — 9; *Carex brunnescens* — 6; *C. cinerea* — 3, 6; *C. loliacea* — 6; *Chrysosplenium tetrandrum* — 6; *Cyripedium guttatum* — 4; *Dactylorhiza fuchsii* — 3; *Diphasiastrum complanatum* — 3, 5; *Dryopteris carthusiana* — 2б; *Filipendula ulmaria* — 5; *Fragaria vesca* — 4; *Galium boreale* — 4; *Goodyera repens* — 3, 6; *Hieracium murorum* — 9; *Lycopodium dubium* — 6; *Melica nutans* — 3, 4; *Myosotis palustris* — 5, 9; *Poa palustris* — 6; *P. remota* — 9; *Rubus chamaemorus* — 7; *R. humilifolius* — 6; *Saxifraga aestivalis* — 9; *Thalictrum simplex* — 4; *Trollius europaeus* — 6; *Viola* — 4; *Viola biflora* — 4; напочвенный покров: *Abietinella abietina* — 2а, 6; *Aulacomnium palustre* — 2; *Calliergon cordifolium* — 6; *C. species* — 5; *Cladonia estocyna* — 2б; *C. coccifera* — 2а, 7; *C. uncialis* — 2а, 7; *Peltigera* sp. — 3; *Racomitrium* sp. — 2; *Sphagnum squarrosum* — 6, 7.

слабо сомкнут и сложен теми же видами, что и второй. Формирующие его деревья с диаметром от 6 до 18 см достигают высоты 4—8 м. Под пологом пихтарников зеленомошных активно возобновляются *Abies sibirica*, *Picea obovata*, слабо — *Betula pubescens* и *Pinus sibirica*. В составе разреженного (редко с сомкнутостью до 0.3) подлеска отмечено 7 видов кустарников, среди которых наиболее обычны *Rosa acicularis*, *Rubus idaeus* и *Sorbus sibirica*.

Значения показателя ОПП травяно-кустарничкового яруса сильно варьируют (от 30 до 90 %). Средняя высота растений составляет 15—30 см. В некоторых случаях данный ярус имеет более сложное строение и разделен на вертикальные подъярусы. Определяющую роль в формировании травяно-кустарничкового яруса пихтарников зеленомошных играют виды, принадлежащие таежно-лесной эколого-ценотической группе. Наибольшее значение КУ в сообществах рассматриваемого типа насаждений отмечено для *Vaccinium myrtillus* (0.73). Ранга содоминирующего вида могут достигать *Gymnocarpium dryopteris*, *Maianthemum bifolium* (значения КУ 0.48 и 0.20 соответственно). Менее обильные, но высоко константные таксоны: *Trientalis europaea* (КУ 0.15), *Dryopteris expansa*, *Linnaea borealis* (по 0.14), *Avenella flexuosa* (0.13) и др.

Напочвенный покров хорошо развит (ОПП 60—90 %). В нем наиболее постоянны и обильны такие зеленые мхи, как *Pleurozium schreberi*, *Dicranum fuscescens* и *Hylocomium splendens*. Менее значимы представители рода *Polytrichum*, а также *Dicranum scoparium*, *Ptilium crista-castrensis*. В микропонижениях экотопов долинных фитоценозов встречается *Sphagnum girgensohnii*. В сообществах горных экосистем обычны, хотя и мало обильны лишайники (*Cladonia rangiferina*, *C. sulphurina*, *C. deformis* и др.).

В составе сообществ пихтарников зеленомошных на исследованной территории зарегистрировано 76 видов сосудистых растений. Видовая насыщенность конкретных сообществ варьирует от 11 до 34 видов на 400 м², а средняя величина этого показателя составила 22 вида. В напочвенном покрове отмечено 16 видов мхов и 13 видов лишайников.

В пихтовых лесах зеленомошных центральной является ассоциация *Abietetum myrtilloso-hylocomiosum*. Сообщества данного синтаксона приурочены к надпойменным террасам речных долин, вершинам увалов предгорной полосы (отметки высот 200—400 м над ур. м.), встречаются по склонам гор (400—600 м над ур. м.). Экотопы характеризуются нормальным увлажнением и бедными кислыми почвами (рис. 9, см. вклейку, табл. 15). Характерной чертой горных фитоценозов, отнесенных к данной ассоциации, является наличие примеси *Larix sibirica* в древостое. Травяно-кустарничковый

Коэффициент корреляции Пирсона и Кендалла с осями ординации,
пихтовые леса, N=45

Фактор	Ось 1			Ось 2		
	r	r-sq	tau	r	r-sq	tau
F	-0.163	0.026	-0.197	0.019	0	0.44
N	0.719	0.517	0.494	0.284	0.081	0.151
R	0.714	0.510	0.496	-0.076	0.006	0.007
L	-0.349	0.122	0.122	-0.224	0.05	-0.139

ярус средней густоты (значения показателя ОПП варьируют от 30 до 80 %, чаще составляя 40—60 %), высота основной массы растений — 15—25 см. Видовая насыщенность данного яруса не велика, на пробных площадях размером 400 м² зарегистрировано от 7 до 16 видов трав и кустарничков, а для синтаксона — 25. Его облик определяют виды, типичные для темных хвойных лесов бореальной зоны. К числу высококонстантных видов (V—IV классы постоянства) относятся *Avenella flexuosa*, *Dryopteris expansa*, *Gymocarpium dryopteris*, *Linnaea borealis*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea* и *Vaccinium myrtillus*. Последний из упомянутых видов явно доминирует. В сообществах, приуроченных к склонам горных хребтов, увеличивается постоянство и обилие гипоарктического вида *Avenella flexuosa*, появляются или становятся более постоянными *Athyrium distentifolium*, *Bistorta major*, *Carex globularis* и *Empetrum hermaphroditum*. Изменение состава и структуры травяно-кустарничкового яруса дает нам основание выделить в составе ассоциации *Abietetum myrtilloso-hylocomiosum* две субассоциации: *typicum* с явным доминированием *Vaccinium myrtillus* и *avenelloso-myrtillosum*, в сообществах которой усиливается ценотическая значимость *Avenella flexuosa*. Они занимают разные позиции на высотном градиенте. Фитоценозы первой субассоциации отмечены исключительно в горно-лесном поясе (отметки абсолютных высот 210—360 м над ур. м.), сообщества второй зарегистрированы преимущественно в его верхней части и подгольцовом поясе (высоты 400—560 м над ур. м.). А. А. Корчагин (1940) также отмечал, что примесь *Avenella flexuosa* индицирует приуроченность пихтовых насаждений зеленомошного типа к горному лесному поясу близ границы леса. Увеличение удельного обилия данного вида, который предпочитает более светлые экотопы, является закономерным следствием изреживания древостоев по мере увеличения высоты над уровнем моря. Кроме того, в фи-

тоценозах субассоциации *avenelloso-myrtillosum* более постоянными становятся *Melampyrum pratense* и *Luzula pilosa*. Встречаемость *Linnaea borealis*, напротив, уменьшается. Это не оказывает, однако, существенного влияния на облик травяно-кустарничкового яруса, поскольку перечисленные виды относятся к числу малообильных.

Напочвенный покров в фитоценозах данной ассоциации хорошо развит (ОПП от 60 до 90 %). В абсолютном большинстве сообществ в его составе преобладает *Pleurozium schreberi*, в отдельных случаях в роли содоминантов выступают *Hylocomium splendens* и *Dicranum scoparium*. Реже заметного обилия достигает *Polytrichum commune*. К числу постоянных, но менее обильных компонентов мохового покрова относятся *Dicranum fuscescens*, *Polytrichum strictum*. В микропонижениях иногда могут встречаться пятна *Sphagnum girgensohnii*. Эпигейные лишайники играют подчиненную роль, из них наиболее обычна *Cladonia rangiferina*.

Ассоциация *Abietetum myrtilloso-hylocomiosum* впервые описана для территории Печоро-Илычского заповедника А. А. Корчагиным (1940). Исследователь отмечает, что ее сообщества встречаются нечасто, преимущественно в горно-лесном поясе. Для плоских вершин возвышенностей пармовой полосы, верхних частей горных склонов он приводит другой синтаксон — ассоциацию *Abietetum deschampsioso-myrtillosum*. Мы рассматриваем его в ранге субассоциации *avenelloso-myrtillosum* ассоциации *Abietetum myrtilloso-hylocomiosum*, которую трактуем более широко. Ассоциация **пихтарник чернично-зеленомошный** известна и для других районов Предуралья и Урала. Описания пихтарников с доминированием *Vaccinium myrtillus* и зеленых мхов, сформировавшихся на склонах горных хребтов Северного Урала, приведены в работе В. Б. Сочавы (1930). Позднее для Урала данную ассоциацию выделяли в составе пихтовых насаждений зеленомошного типа П. Л. Горчаковский (1954) и В. А. Поварницын (1956). Ю. П. Юдин (1954г) отмечал, что на западном макросклоне Урала ее сообщества распространены на север до верховьев рек Большая Сыня и Кожим.

В пойме р. Илыч, на надпойменных террасах, в нижних и средних частях склонов увалов и горных хребтов до высоты 400 м над ур. м. в экотопах с нормальным увлажнением встречаются фитоценозы ассоциаций *Abietetum myrtilloso-gymnocarpioso-hylocomiosum* и *Abietetum oxalidoso-hylocomiosum*. Использование экологических шкал показало, что почвы, особенно под фитоценозами последнего синтаксона, относительно более богатые, чем под сообществами ассоциации *Abietetum myrtilloso-hylocomiosum* (рис. 9).

Фитоценозы ассоциации *Abietetum myrtilloso-gymnocarpioso-hylocomiosum* распространены в предгорной и горной ландшафт-

ной зонах на высотах 160—400 м над ур. м. Отмечены на склонах чугр и горных хребтов, реже в речных долинах. Встречаются в местообитаниях с почвами несколько более богатыми элементами минерального питания, чем сообщества ассоциации *Abietetum myrtilloso-hylocomiosum* (рис. 9). Это обуславливает увеличение разнообразия их травяно-кустарничкового покрова. Видовая насыщенность данного яруса варьирует от 12 до 24 видов на 400 м², для ассоциации зарегистрировано 44 вида трав и кустарничков. Высота основной массы растений составляет 20—25 см, ОПП варьирует от 40 до 95 %. Наибольшим постоянством и обилием отличаются *Vaccinium myrtillus* и *Gymocarpium dryopteris*. С учетом их соотношения в составе ассоциации можно выделить две субассоциации: *typicum* и *gymnocarpiosum*. Для сообществ последней характерно явное доминирование *Gymnocarpium dryopteris*. Сообщества субассоциации *typicum* имеют переходный характер между фитоценозами ассоциации *Abietetum myrtilloso-hylocomiosum* и субассоциации *gymnocarpiosum* ассоциации *Abietetum myrtilloso-gymnocarpioso-hylocomiosum*, однако по составу константных видов более сходны с сообществами второго из упомянутых синтаксонов. С учетом этого мы не рассматриваем пихтовые леса папоротничково-чернично-зеленомошные и папоротничково-зеленомошные в ранге ассоциаций, как это было предложено А. А. Корчагиным (1940) и Ю. П. Юдиным (1954г), а считаем субассоциациями ассоциации *Abietetum myrtilloso-gymnocarpioso-hylocomiosum*. В таком, более широком объеме, понимал данный синтаксон Ф. В. Самбук (1932), впервые описавший его для территории, входящей в состав Печоро-Ильчского заповедника. Следует отметить, что А. А. Корчагин (1940) при характеристике ассоциации *Abietetum hylocomioso-Linnaeani-dryopteridosum* указывал, что по существу эта ассоциация мелкопапоротничково-черничная. С учетом этого можно считать, что она с большой вероятностью соответствует субассоциации *typicum* ассоциации *Abietetum myrtilloso-gymnocarpioso-hylocomiosum*.

В пихтарниках чернично-папоротничково-зеленомошных к числу высоко постоянных видов травяно-кустарничкового яруса помимо *Vaccinium myrtillus* и *Gymocarpium dryopteris* относятся *Calamagrostis purpurea*, *Chamaenerion angustifolium*, *Linnaea borealis*, *Lycopodium annotinum*, *Luzula pilosa*, *Maianthemum bifolium*, *Orthilia secunda*, *Oxalis acetosella*, *Rubus arcticus*, *Solidago virgaurea* и *Trientalis europaea*. Большинство из них — представители таежно-лесной ЭЦГ.

Напочвенный покров нередко выражен слабее, чем в сообществах других ассоциаций пихтовых насаждений зеленомошного типа (ОПП варьирует от 40 до 95 %). Его облик определяют *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*, каждый из которых способен

играть роль доминанта либо содоминанта. Такие виды, как *Dicranum fuscescens*, *D. scoparium*, *Polytrichum commune* и *Ptilium crista-castrensis* достаточно постоянны, но малообильны.

Сообщества пихтовых кислично-зеленомошных лесов в Печоро-Ильчском заповеднике встречаются редко. Мы располагаем лишь одним описанием фитоценоза данной ассоциации, сформировавшегося по склону увала в бассейне р. Ильч в окрестностях кордона Шежимдикост. С учетом того, что пихтарники с доминированием в нижних ярусах *Oxalis acetosella* и зеленых мхов описаны на восточном макросклоне Северного Урала (Сочава, 1930) и в предгорьях Урала (Леса Республики Коми, 1999) мы можем рассматривать его как принадлежащее к ассоциации ***Abietetum oxalidoso-hylocomiosum***. Древостой в обследованном нами сообществе сложный по составу, состоит из трех пологев. В верхнем пологе, сомкнутость которого составляет 0.4—0.5, а высота 20—26 м, содоминируют *Abies sibirica* и *Picea obovata* (по 4 единицы по составу), имеется примесь *Betula pubescens* (2 единицы). Во II пологе, сформированном деревьями высотой 14—18 м с сомкнутостью крон 0.3—0.4, явно доминирует *Abies sibirica* (формула древостоя 7П2Е1Б). В III пологе (высота деревьев от 5 до 12 м, сомкнутость крон 0.2—0.3) доля *Abies sibirica* (6 единиц по составу) несколько больше, чем *Picea obovata* (4 единицы), зарегистрированы единичные деревья *Pinus sibirica*. *Abies sibirica* и *Picea obovata* активно возобновляются. Представлен подрост всех категорий высотой до 3 м. Подлесок разреженный, высотой до 2 м, сложен преимущественно *Sorbus sibirica* с единичной примесью *Rubus idaeus* и *Rosa acicularis*.

Травяно-кустарничковый покров густой (ОПП 90 %), разнообразный по видовому составу (зарегистрировано 23 вида). Высота основной массы растений не превышает 25 см. Содоминируют *Oxalis acetosella* и *Linnaea borealis*, заметного обилия достигают *Geranium albiflorum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Maianthemum bifolium*, *Rubus saxatilis* и *Vaccinium myrtillus*. Напочвенный покров почти сплошной (ОПП 90 %). Господствует *Pleurozium schreberi*, довольно обилен также *Hylocomium splendens*.

Ю. П. Юдин (1954г) рассматривал сообщества пихтовых насаждений зеленомошного типа, в травяно-кустарничковом покрове которых согосподствуют *Oxalis acetosella* и *Linnaea borealis* как особую ассоциацию ***Abietetum linnaeoso-oxalidosum***, указывая, что они встречаются в бассейне Верхней Печоры, но больших площадей не занимают. С учетом того, что по видовому составу подобные фитоценозы сходны с описанными в литературе сообществами ассоциации ***Abietetum oxalidoso-hylocomiosum***, мы не выделяем их в качестве особой ассоциации.

А. А. Корчагин (1940) для северной половины Печоро-Ильчского заповедника упоминает еще две ассоциации пихтарников зеленомошных, отличающиеся высоким обилием *Oxalis acetosella*. Сообщества ассоциации *Abietetum oxalidoso-Linnaeani-dryopteridosum* приурочены к хорошо дренированным пологим склонам, проявляют высокую степень сходства с фитоценозами пихтарников папоротничково-зеленомошных, отличаясь от них лучшими таксационными показателями древостоев и более высоким обилием кислицы в травяно-кустарничковом ярусе. П. Л. Горчаковский (1954) указывает, что пихтарники кислично-мелкопапоротничково-зеленомошные — одна из наиболее широко распространенных на Урале ассоциаций пихтовых лесов. Однако приведенная им характеристика сообществ свидетельствует о том, что они отличаются более разнообразным видовым составом и включают наряду с типичными видами «свиты ели» большое число представителей высокотравья, обычного для сообществ речных долин. Фитоценозы, описание которых приводит А. А. Корчагин, ближе к сообществам ассоциации *пихтарник кислично-зеленомошный*, которую для территории предгорий Урала, расположенной к югу от р. Щугор, выделил и описал Ю. П. Юдин (1954г).

Сообщества второй ассоциации, которую А. А. Корчагин (1940) приводил в своей монографической работе под названием *Abietetum oxalidoso-Linnaeani-dilitato-dryopteridosum*, характеризуются травяно-кустарничковым ярусом с невысокой видовой насыщенностью (9—10 видов на пробной площади), в котором наиболее обильны *Vaccinium myrtillus*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Oxalis acetosella* и *Dryopteris expansa*. Ф. В. Самбук (1932) классифицировал аналогичные сообщества как ассоциацию *Abiegnelum oxalidosum*. Ю. П. Юдин (1954г) указывал, что в увалистой полосе Приуралья на пологих склонах встречаются пихтарники *кислично-папоротничково-зеленомошные*. Отметим, что в лесных сообществах Печоро-Ильчского заповедника *Oxalis acetosella* играет существенно меньшую роль, чем *Gymnocarpium dryopteris*. Это связано с северным положением территории резервата. Описания пихтовых насаждений зеленомошных с преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе кислицы крайне немногочисленны. В процессе дальнейших исследований их синтаксономический статус, скорее всего, будет уточняться.

В среднем течении р. Илыч в окрестностях кордона Исперед нами впервые для территории резервата описаны сообщества ассоциации *Abietetum saxatili ruboso-hylocomiosum*, приуроченные к верхним и средним частям склонов приречных чугр северо-восточной и восточной экспозиции. Почвы данных экотопов небо-

гаты, но несколько менее кислые, чем под фитоценозами других ассоциаций пихтарников зеленомошных (рис. 9). Сообщества рассматриваемого синтаксона характеризуются наибольшими показателями видовой насыщенности и достаточно богатым видовым составом нижних ярусов (18—27 видов трав и кустарничков на 400 м², всего — 39 видов). ОПП меняется от 40 до 80 %. Доминирует *Rubus saxatilis*, также велика ценотическая роль *Gymnocarpium dryopteris* и *Vaccinium myrtillus*. Заметным постоянством характеризуются такие виды, как *Oxalis acetosella*, *Milium effusum*, *Linnaea borealis* и *Maianthemum bifolium*.

Напочвенный покров хорошо выражен (ОПП 70—90 %) и представлен типичными зелеными мхами (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и *Dicranum fuscescens*).

Пихтарники травяные (*Abieteteta herbosa*)

Пихтовые леса травяные в северной части Печоро-Илычского заповедника формируются на склонах приречных чугр, а также в горно-лесном поясе хребтов Северного Урала, где тяготеют к нижним и преимущественно средним частям склонов разной экспозиции (высоты от 150 до 500 м над ур. м.). Всего для рассматриваемой группы типов выделено 4 синтаксона ранга ассоциации (табл. 14). Наиболее распространены сообщества, в травяном покрове которых господствуют папоротники (3 ассоциации и 1 тип сообществ). К долинам ручьев и ложбинам стока приурочены фитоценозы с доминированием высокотравья в нижних ярусах (1 ассоциация).

Древостой сообществ пихтарников травяных обычно сложные по структуре и составу, общая сомкнутость крон варьирует в широких пределах — от 0.3 до 0.7. По числу стволов преобладает *Abies sibirica*, постоянна примесь *Picea obovata* и *Betula pubescens*. В насаждениях выделяются до трех пологов. I полог обычно сомкнут слабо (0.1—0.4), сложен несколькими видами деревьев. Помимо *Abies sibirica* (3—7 единиц по составу) в нем постоянно присутствуют *Picea obovata* (до 7 единиц), *Betula pubescens* (1—4 единицы). В качестве примеси отмечается *Pinus sibirica* (до 2 единиц). Такие таксационные характеристики деревьев I полога, как высота и диаметр стволов, так же как и в случае с пихтарниками зеленомошными, зависят от абсолютной высоты расположения сообществ и варьируют от 20—23 м и 22—70 см (150—350 м над ур. м.) до 10—14 м и 10—30 см (360—500 м над ур. м.) соответственно. Во II пологе, высота и сомкнутость которого в зависимости от высотных и экологических характеристик варьируют от 8 до 18 м и от 0.1 до 0.6 соот-

ветственно, абсолютно преобладает *Abies sibirica* (7—10 единиц по составу), встречаются *Picea obovata*, *Betula pubescens* и *Pinus sibirica* (по 1—3 единицы). Значения диаметра стволов деревьев меняются в пределах 8—44 см. Часто в древостоях выражен разреженный или слабо сомкнутый III полог, кроны деревьев которого расположены на высотах не более 6—9 м. Он сложен преимущественно *Abies sibirica* и *Picea obovata* с примесью *Betula pubescens*, *Pinus sibirica*, *Sorbus sibirica*. В составе подроста зарегистрированы все древесные породы, наиболее активно возобновляется пихта. Подлесок сообществ пихтарников травяных включает в себя 7 видов кустарников, среди которых часто преобладают *Sorbus sibirica* и *Rubus idaeus*.

Травяно-кустарничковый ярус достаточно густой (ОПП 70—95 %), часто имеет сложную вертикальную структуру (до трех подъярусов). Высокое постоянство (V и IV классы) видов таежно-лесной ЭЦГ сохраняется, однако меняются доминанты нижних ярусов. На первые позиции в списке наиболее ценотически значимых видов выходят папоротники — *Dryopteris expansa* и *Gymnocarpium dryopteris* (значения КУ 0.6 и 0.32 соответственно). Одновременно уменьшается удельное покрытие *Vaccinium myrtillus* (КУ 0.29). Заметное участие в сложении травяно-кустарничкового яруса принимают также *Phegopteris connectilis* (0.26), *Calamagrostis purpurea* (0.21), *Maianthemum bifolium* (0.2), *Trientalis europaea* (0.18) и др. Напочвенный покров обычно угнетен мощным травостоем. Его проективное покрытие редко превышает 15 %, и лишь иногда достигает 40 %. Чаще всего в пихтарниках травяных встречаются такие виды эпигейных мхов и лишайников, как *Pleurozium schreberi*, *Dicranum fuscescens*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune* и *Cladonia sulphurina*. Постоянство остальных представителей мохово-лишайникового яруса крайне невысокое.

Насаждения пихтарников травяных характеризуются большим видовым богатством, чем зеленомошных, в них отмечено 88 видов сосудистых растений, 23 вида мхов и 7 видов лишайников. Видовая насыщенность конкретных сообществ варьирует от 15 до 44 видов, среднее значение показателя видового разнообразия сосудистых растений составило 25 таксонов на 400 м².

На территории Печоро-Илычского заповедника самыми обычными среди сообществ пихтовых лесов травяного типа, в травостое которых преобладают представители папоротников, являются фитоценозы ассоциации *Abietetum phegopteridoso-expansae dryopteridosum*. Они определяют облик растительности склонов увалов и горных хребтов на высотах от 400 до 570 м на ур. м., встречаются также на склонах речных долин. С нарастанием высоты над уровнем моря снижаются сомкнутость крон (с 0.7 до 0.4), высота деревьев

(с 12—15 до 8—10 м) и доля *Picea obovata* в древостое. Подлесок всегда имеется. Наиболее типичный его компонент — *Rubus idaeus*. Сомкнутость кустов в отдельных случаях составляет 0.4—0.5. Травяно-кустарничковый покров лесов данной ассоциации густой (ОПП 75—95 %). Высота основной массы растений составляет 60—90 см. Наиболее характерны *Dryopteris expansa* и *Phegopteris connectilis*. Соотношение этих видов может быть различным, каждый из них играет роль доминанта либо содоминанта. Заметного обилия (удельное покрытие по 19—33 %) при высоком постоянстве (V класс) могут достигать *Gymocarpium dryopteris* и *Vaccinium myrtillus*. Константны (IV—V классы постоянства), но относительно мало обильны (относительное покрытие в среднем не более чем по 5 %) *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis purpurea*, *Linnaea borealis*, *Lycopodium annotinum*, *Maianthemum bifolium*, *Milium effusum*, *Oxalis acetosella*, *Solidago virgaurea*, *Trientalis europaea* и *Veratrum lobelianum*.

На основании признака доминирования в составе ассоциации могут быть выделены две субассоциации: ***typicum*** и ***expansae dryopteridosum***. В сообществах субассоциации ***expansae dryopteridosum*** видовая насыщенность травяно-кустарничкового яруса небольшая — 10—15 видов на 400 м². Они отличаются явным доминированием *Dryopteris expansa* и полным отсутствием *Phegopteris connectilis*. При этом в большинстве случаев в качестве наполнителя выступает *Vaccinium myrtillus*. Анализ статуса описаний с использованием экологических шкал показал, что сообщества данной субассоциации приурочены к экотопам с несколько более сухими и кислыми почвами. В сообществах субассоциации ***typicum*** значения показателя видовой насыщенности выше (зафиксировано от 15 до 35 видов трав и кустарничков на 400 м²). Характерно увеличение постоянства *Aconitum septentrionale*, *Athyrium distentifolium*, *Chamaenerion angustifolium*, *Diplazium sibiricum* и *Geranium albiflorum*. Все эти виды предпочитают более богатые почвы.

Напочвенный покров в фитоценозах ассоциации ***Abietetum phegopteridoso-expansae dryopteridosum*** развит слабо. Максимальные значения показателя общего проективного покрытия не превышают 40—50 %. В большинстве сообществ моховой покров выражен значительно хуже; мхи приурочены в основном к пристволовым повышениям и колодам, их ОПП не превышает 5—10%. Наиболее обычен *Pleurozium schreberi*, отмечены *Brachythecium plumosum*, *B. salebrosum*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*, *D. fuscescens*, *D. majus*, *Polytrichum commune*, *Ptilium crista-castrensis*, *Plagiothecium denticulatum* и *Sanionia uncinata*. Ранее сообщества ассоциации ***Abietetum phegopteridoso-expansae dryopteridosum*** описаны для территории Республики Коми Ю. П. Юдиным (1954г)

и В. А. Мартыненко (Леса Республики Коми, 1999) в ранге ассоциации **пихтарник папоротниковый**. На территории бассейна р. Ильч охарактеризованы А. А. Корчагиным (1940), для верхнего течения Печоры (окрестности г. Койп) приводятся С. В. Дёгтевой (Флора и растительность ..., 1997).

Реже роль доминанта под пологом пихтарников травяных играет *Diplazium sibiricum*. Подобные сообщества, которые мы рассматриваем в ранге ассоциации ***Abietetum sibirici diplaziosum***, приурочены к экотопам с более влажными почвами. В травяном покрове сохраняется высокое постоянство других видов папоротников: *Dryopteris expansa*, *Gymnocarpium dryopteris* и *Phegopteris connectilis*. Обычными компонентами данного яруса являются также *Calamagrostis purpurea*, *Milium effusum*, *Oxalis acetosella*, *Paris quadrifolia*, *Stellaria bungeana* и *Valeriana wolgensis*. Видовая насыщенность яруса варьирует от 21 до 30 видов на 400 м². Мощно развитый травяной покров угнетает мхи. Значения показателя ОПП напочвенного покрова не превышают 40 %, чаще составляя не более 5—10%. Отмечены те же виды, что и в сообществах ассоциации ***Abietetum phegopteridoso-expansae dryopteridosum***. Пихтовые леса с доминированием *Diplazium sibiricum* описаны Ю. П. Юдиным (1954г) для возвышенностей южного Тимана и Приуралья в ранге ассоциации ***Abietetum magno-filicoso-herbosum***. Для территории Печоро-Ильчского заповедника приводятся А. А. Корчагиным (1940) под названием ***Piceeto-Abietetum crenato-athyriosum***.

По ручьевинам в верхней части горно-лесного пояса (высоты 440—470 м над ур. м.) изредка встречаются насаждения пихты, под пологом которых ключевая роль переходит к *Athyrium distentifolium*. В древостоях таких сообществ при преобладании *Abies sibirica* значительна примесь других видов деревьев. Видовая насыщенность травяно-кустарничкового яруса невелика (14—18 видов на 400 м²). Величина ОПП варьирует от 60 до 90 %. Явно доминирует *Athyrium distentifolium*. Из других видов заметного обилия (среднее значение относительного покрытия до 19 %) достигают *Dryopteris expansa*, *Phegopteris connectilis* и *Vaccinium myrtillus*. ОПП напочвенного покрова не превышает 40 %. К колодам, пристволовым повышениям приурочены зеленые мхи (виды рода *Brachythecium*, *Dicranum fuscescens*, *D. scoparium*, *Pleurozium schreberi* и *Polytrichum commune*), вдоль русел ручьев встречаются представители рода *Sphagnum*, *Pseudobryum cinclidioides* и *Rhizomnium pseudopunctatum*. Пихтарники с доминированием в травяно-кустарничковом ярусе *Athyrium distentifolium* на территории заповедника ранее не были отмечены. Мы располагаем лишь двумя описаниями таких фитоце-

нозов. Этого недостаточно для их выделения в ранге ассоциации, поэтому они классифицированы как «тип сообществ» *Abietetum distentifolii athyriosum*.

В долинах ручьев, стекающих со склонов гор и предгорных увалов, на террасах крупных рек развиты сообщества пихтовых лесов с господством *Gymocarpium dryopteris*, в которых в отличие от фитоценозов охарактеризованной нами в составе типа насаждений пихтарник зеленомошный субассоциации *gymnocarpiosum* ассоциации *Abietetum myrtilloso-gymnocarpioso-hylocomiosum* практически полностью отсутствует напочвенный покров (табл. 14). Показатель ОПП для данного яруса не превышает 20 %, в его составе встречаются зеленые мхи, обычные для лесных экосистем таежной зоны. Травяно-кустарничковый ярус, напротив, хорошо развит (ОПП 60—90 %, видовая насыщенность от 17 до 31 вида на 400 м²). При явном доминировании *Gymocarpium dryopteris*, до 20 % может составлять относительное покрытие *Oxalis acetosella*. Присутствие в заметном обилии таких видов, как *Aconitum septentrionale*, *Calamagrostis purpurea*, *Equisetum sylvaticum* и *Viola epipsila*, свидетельствует о том, что для местообитаний характерна несколько более высокая влагообеспеченность, чем для экотопов, в которых формируются пихтарники папоротничково-зеленомошные. Для территории Республики Коми и Печоро-Илычского заповедника фитоценозы пихтарников папоротничковых в ранге ассоциации травяного типа насаждений не выделяли. В нашем распоряжении имеются лишь два описания таких фитоценозов, выполненных на территории заповедника. Однако в фитоценологии Института биологии Коми НЦ УрО РАН хранятся описания пяти аналогичных сообществ, выполненных на Урале и в Приуралье в разные годы А. Н. Лашенковой, Н. И. Непомилуевой и Т. П. Кобелевой. Это позволяет нам выделить новый для региона синтаксон ранга ассоциации — *Abietetum gymnocarpiosum*. Следует упомянуть, что для территории заповедника нами отмечены еловые, березовые и осиновые леса травяного типа с преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе *Gymocarpium dryopteris* при отсутствии сплошного напочвенного покрова из зеленых мхов.

В ложбинах стока и долинах ручьев, стекающих по склонам предгорных увалов и горных хребтов в бассейнах Илыча и истоков Печоры, распространены пихтарники ассоциации *Abietetum aconitosum*. Для этих экотопов характерны наиболее богатые почвы (рис. 9). Травостой под пологом леса мощно развитый: ОПП составляет 70—95 %, высота основной массы растений — 90—130 см. Видовая насыщенность варьирует от 21 до 31 вида на 400 м². Наиболее постоянный и обильный вид — *Aconitum septentrionale*.

Высокой константностью (IV—V классы постоянства) характеризуются папоротники (*Dryopteris expansa*, *Gymnocarpium dryopteris* и *Phegopteris connectilis*) и такие семенные растения, как *Calamagrostis purpurea*, *Chamaenerion angustifolium*, *Geranium albiflorum*, *G. sylvaticum*, *Milium effusum*, *Stellaria bungeana*, *Valeriana wolgensis* и *Veratrum lobelianum*. Виды «свиты» ели играют подчиненную роль, из них высоким постоянством отличается лишь *Vaccinium myrtillus*. Сплошной напочвенный покров отсутствует. Мхи приурочены к колодам и пристволовым повышениям, их ОПП не превышает 10 %. Наиболее обычны виды рода *Brachythecium*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и *Sanionia uncinata*. Ранее рассматриваемый синтаксон описан для территории заповедника А. А. Корчагиным (1940), С. В. Дёгтевой (Флора и растительность ..., 1997), для западного макросклона Урала Ю. П. Юдиным (1954г), П. Л. Горчаковским (1954), В. А. Поварницыным (1959).

Пихтарники сфагновые (*Abieteteta sphagnosa*)

Сообщества данной группы типов описаны в горно-лесном поясе хребтов Шука-Ёльиз и Кычильиз на высотах 350—500 м над ур. м. Как правило, сообщества данного типа насаждений формируются на пологих склонах ЮЗ экспозиции, характеризующихся повышенным увлажнением. В древесном ярусе высотой до 18 м с общей сомкнутостью 0.3—0.7 выделяется до трех вертикальных пологов. Верхний древесный полог (сомкнутость 0.1—0.3) сложный по составу (формула древостоя 4—6П 2—4Б 1—4Е 1—2К), диаметр стволов деревьев достигает 32—35 см. В составе второго полога доминирует *Abies sibirica* (8 единиц по составу), отмечаются *Picea obovata* и *Pinus sibirica* (по 1 единице). Высота стволов — до 14 м, диаметр — 13—20 см. С увеличением абсолютной высоты над уровнем моря таксационные показатели древостоев ухудшаются. В частности, высота деревьев I и II пологов снижается до 12 и 6 м соответственно. В нижней части горно-лесного пояса в фитоценозах выражен III полог с сомкнутостью 0.1, сформированный деревьями *Abies sibirica*, *Picea obovata* высотой 6—8 м с диаметром стволов 8—10 см. Наиболее активно возобновляется *Abies sibirica*, также отмечен подрост *Picea obovata*, *Betula pubescens* и *Pinus sibirica*. Подлесок, сложенный только *Sorbus sibirica*, может быть как разреженным, так и довольно сомкнутым (0.4—0.6).

Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 60—85 %. Облик сообществ определяют папоротни-

ки: *Dryopteris expansa* (КУ — 0.75), *Phegopteris connectilis* (0.54), *Gymnocarpium dryopteris* (0.42), заметным участием характеризуется также *Vaccinium myrtillus* (0.62). Менее обильны, но постоянны *Avenella flexuosa*, *Carex globularis*, *Trientalis europaea*. Видовая насыщенность травяного покрова сообществ варьирует от 10 до 20 видов на 400 м². В напочвенном покрове (ОПП 70—80 %) доминирует *Sphagnum girgensohnii*, отмечены *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum juniperinum* и др.

Необходимо отметить, что мы располагаем лишь тремя описаниями сообществ данного типа насаждений. Это с высокой долей вероятности может быть связано с тем, что пихта крайне редко формирует сообщества в местообитаниях с повышенным увлажнением застойного характера. Ценогическое и флористическое разнообразие данного типа насаждений выявлено не в полной мере. На данный момент в составе пихтарников, принадлежащих к сфагновому типу насаждений, зарегистрировано лишь 26 видов сосудистых растений и 5 видов мхов. На основании явного доминирования папоротников в травяно-кустарничковом ярусе все имеющиеся описания пихтарников сфагновых (табл. 14) можно предварительно классифицировать как «тип сообщества» *Abietetum expansae dryopteridoso-sphagnosum*. В литературных источниках описания сфагновых пихтовых лесов для территории Республики Коми не встречаются. Очевидно, что изучение сообществ с доминированием *Abies sibirica* в верхних ярусах, развивающихся в переувлажненных экотопах, необходимо продолжить.

Кедровые леса (Сембрета (*Pineta sibiricae*))

Леса с господством в древостое сосны сибирской или кедра сибирского (*Pinus sibirica*) на территории Республики Коми играют подчиненную роль в формировании растительного покрова. Это связано с тем, что для данного вида деревьев здесь проходит западная граница распространения в Европе (Непомилуева, 1974; Флора Северо-Востока ..., 1974). По данным лесоустройства, площади кедровников в регионе составляют 18.5 тыс. га (Леса Республики Коми, 1999). Основные массивы кедровых лесов сосредоточены в юго-восточных районах республики, где они приурочены к предгорьям и горам западного макросклона Урала (Ланина, 1963; Непомилуева, 1974; Непомилуева, Лашенкова, 1993; Леса Республики Коми, 1999; Рысин, 2011).

На территории Печоро-Илычского заповедника в верхнем и среднем течении р. Илыч *Pinus sibirica* является обычным компонентом

древесного яруса лесных экосистем. Этот вид чаще встречается в древостоях в виде примеси, иногда выполняет роль эдификатора (Корчагин, 1940; Ланина, 1963; Непомилуева, 1974). Описанные нами фитоценозы кедровых лесов приурочены к экотопам двух типов. Они формируются на пологих склонах террас речных долин, переходящих в водораздельные пространства (верхнее течение р. Илыч, окрестности кодона Ваджига), или занимают крутые приречные склоны, как правило, соседствующие с обнажениями коренных пород (горные районы, окрестности кордона Исперед в среднем течении р. Илыч). В первом случае под пологом насаждений развиты подзолистые иллювиально-железистые почвы, во втором — маломощные каменистые почвы.

Таксационные показатели древостоев описываемой формации меняются в зависимости от условий местообитания. Эти изменения можно проследить на примере сообществ наиболее широко распространенных кедровых насаждений зеленомошного типа. В сообществах, приуроченных к пологим склонам и плоским участкам водоразделов, общая сомкнутость крон древесного яруса достигает 0.4—0.7. Высота I полога древесного яруса варьирует в пределах (16) 18—22 (24) м, при показателях диаметра стволов деревьев от 22 до 48 см и сомкнутости крон 0.1—0.4. Доминирует *Pinus sibirica* (5—8 единиц по составу), заметным участием характеризуется *Picea obovata* (2—4 единицы) либо *Abies sibirica* (3 единицы), в качестве единичной примеси отмечена *Betula pubescens*. II полог сомкнутостью 0.2—0.4 и высотой 12—16 м сформирован теми же видами деревьев, однако роль *Pinus sibirica* снижается и не превышает 3—5 единиц по составу. Наиболее обильна *Picea obovata* (4—10 единиц). Диаметр стволов — 12—30 см. III полог слабо сомкнутый (до 0.1), сложен деревьями *Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Pinus sibirica*, достигающими высоты 12 м и диаметра 14 см.

В насаждениях, приуроченных к крутым склонам с выходами коренных пород, также выделяется до трех пологов, общая сомкнутость крон 0.1—0.5. Высота деревьев первого полога едва достигает 16 м (в среднем 12—14 м), сомкнутость 0.1—0.3, диаметр стволов 14—49 см. Доминирует *Pinus sibirica* (6—8 единиц по составу), присутствуют *Picea obovata* (2—4 единицы), *Abies sibirica* (до 3 единиц), *Betula pubescens* (единичные деревья). Второй полог высотой 8—10 (12) м формируют преимущественно *Picea obovata* либо *Betula pubescens*, присутствуют *Pinus sibirica* и *Abies sibirica*. Сомкнутость крон 0.1—0.3, диаметр стволов 6—15 см. Часто выражен III полог, который более сомкнут, чем в водораздельных и долинных кедровниках (0.1—0.2) и сложен молодыми деревьями *Betula pubescens*, *Picea obovata* и *Pinus sibirica*, достигающими высоты 4—6 м, диаметра 6—10 см.

Под пологом насаждений *Pinus sibirica* идет довольно активное возобновление всех наиболее ценотически значимых видов деревьев. Стоит отметить, что наиболее комфортно под пологом изученных кедровых лесов чувствует себя подрост *Picea obovata*. Подлесок всегда выражен, включает в себя 6 видов деревьев и кустарников, среди которых наиболее обычна *Sorbus sibirica*.

Мы располагаем 8 описаниями кедровых сообществ северной части Печоро-Илычского заповедника, которые при классификации были отнесены к лишайниково-зеленомошному и зеленомошному типам насаждений.

Кедровники лишайниково-зеленомошные (*Cembreta* (*Pineta sibiricae* *cladinoso-hylocomiosa*))

По имеющимся в литературе сведениям этот тип насаждений является переходным между кедровниками лишайниковыми и зеленомошными, при этом отмечается, что кедровники лишайниково-зеленомошные редко встречаются на скалистых берегах долины р. Илыч на маломощных почвах (Леса Республики Коми, 1999). Данных для классификации таких кедровников недостаточно. Так, в сводке «Леса Республики Коми» В. А. Мартыненко приводит лишь две ассоциации: *кедровник багульниково-лишайниково-зеленомошный* и *кедровник травянисто-лишайниково-зеленомошный*. Нами в процессе обследования лесной растительности резервата было выполнено одно описание кедровника лишайниково-зеленомошного, которое может рассматриваться как тип сообщества *Cembretum* (*Pinetum sibiricae*) *vaccinoso-cladinoso-hylocomiosum*. Древостой из двух пологов, слабо сомкнутый (0.1—0.4). Высота I полога 12—14 м, сомкнутость 0.1—0.3, диаметр стволов 14—25 см. Формула древостоя 8К2Е+Б. II полог разреженный (до 0.1). Его состав описывается формулой 8Е2К. Высота деревьев 6—10 м, диаметр стволов 6—12 см. Возобновляются *Picea obovata* (довольно активно), *Betula pubescens* (слабо), *Pinus sibirica* (слабо). Подлесок достаточно сомкнутый (0.2—0.5), высотой до 1.5 м. Преобладает *Juniperus communis*, встречается *Rosa acicularis*.

В составе разреженного (ОПП 15—30%) травяно-кустарничкового яруса отмечено 13 видов сосудистых растений. Явно доминирует *Vaccinium vitis-idaea*. Удельное обилие *Linnaea borealis* и *Gymnocarpium dryopteris* достигает 3 и 2 баллов соответственно. Остальные виды отмечены единично. Напочвенный покров представляет собой ковер, покрывающий 85 % поверхности почвы, в котором содоминируют кустистые лишайники (*Cladonia stellaris*, *C. rangiferina*, *C. arbuscula*)

и зеленые мхи (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum fuscescens*). Ранее на территории республики кедровые леса с доминированием брусники в травяно-кустарничковом ярусе были описаны В. Б. Сочавой (1927) и Ю. П. Юдиным (1954г).

Кедровники зеленомошные (*Cembreta* (*Pineta sibiricae*) *hylocomiosa*)

Кедровники зеленомошные являются наиболее распространенным в Республике Коми типом насаждений формации ***Cembreta* (*Pineta sibiricae*)**. В литературе можно найти сведения об 11 ассоциациях (Леса Республики Коми, 1999). Характеристику фитоценозов кедровых зеленомошных лесов, распространенных в северной части Печоро-Ильчского заповедника, можно найти в монографиях А. А. Корчагина (1940) и Н. И. Непомилуевой (1974).

Нами при обследовании лесной растительности бассейна р. Илыч в составе сообществ данного типа насаждений отмечено 47 видов сосудистых растений. Видовое разнообразие невелико. Средняя величина показателя α -разнообразия сосудистых растений — 18 видов на 400 м². В конкретных сообществах зафиксировано от 13 до 29 видов. Все выполненные нами описания (7) отнесены к ассоциации ***Cembretum* (*Pinetum sibiricae*) *myrtilloso-hylocomiosum***.

ОПП травяно-кустарничкового яруса варьирует в пределах 40—70 %. Доминирует *Vaccinium myrtillus*. Значительного удельного обилия (до 5 баллов) могут достигать такие виды, как *Gymnocarpium dryopteris*, *Lycopodium annotinum*, *Oxalis acetosella*, *Vaccinium vitis-idaea* и *Equisetum sylvaticum*. Высоким постоянством (V класс) при небольших значениях удельного обилия (1 балл) характеризуется *Carex globularis*. Мохово-лишайниковый ярус занимает от 40 до 95 % поверхности почвы. Содоминируют *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, в меньшем обилии встречаются *Dicranum fuscescens* и *Polytrichum commune*. Более сухие повышенные участки микрорельефа заняты синузиями кустистых лишайников: *Cetraria islandica*, *Cladonia stellaris*, *C. uncialis* и др.

Данная ассоциация была впервые выделена и описана для территории заповедника А. А. Корчагиным (1940). С учетом имеющихся в нашем распоряжении данных об экологической приуроченности и обилии видов в нижних ярусах фитоценозов, к рассматриваемому синтаксону можно отнести и описание, на основании которого А. А. Корчагин выделил ассоциацию **кедровник с елью чернично-хвощевый** (***Piceeto-Cembretum myrtilloso-equisetosum***). Кедровники чернично-зеленомошные в Республике Коми встречаются и за пределами

Печоро-Ильчского заповедника (Непомилуева, 1974; Непомилуева, Лашенкова, 1993). Ассоциация выделена для Западной Сибири (Поварницын, 1944). В качестве ее географических вариантов можно, вероятно, рассматривать кедровники чернично-зеленомошные, описанные на склонах Енисейского кряжа (Лашинский, 1965), в предгорьях и горах Саян (Водопьянова, 1964; Чередникова, 1969; Назимова, 1975, 1980), на Алтае (Аврорин, 1933; Золотовский, 1938; Поварницын, 1944; Крылов, 1963).

А. А. Корчагин (1940) для северной половины Печоро-Ильчского заповедника указывает еще несколько ассоциаций кедровых лесов, которые отражают ряды заболачивания. По его данным, в предгорном ландшафтном районе резервата в экотопах, приуроченных к ровным участкам водораздельных пространств с глееподзолистыми суглинистыми почвами, встречаются сообщества ассоциации **кедровник чернично-осоковый** (*Cembretum myrtilloso-globulari-caricosum*). Для них характерно содоминирование в травяно-кустарничковом ярусе *Vaccinium myrtillus* и *Carex globularis*. В напочвенном покрове наибольшего обилия достигает *Polytrichum commune* и другие зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*) и сфагны (*Sphagnum warnstorffii*) играют подчиненную роль. Д. И. Назимова (1980) для Алтае-Саянской горной лесорастительной области приводит ассоциацию кедровник осоково-чернично-долгомошный. По составу доминантов нижних ярусов ее сообщества близки к фитоценозам, охарактеризованным в сводке А. А. Корчагина, однако формируются в экотопах с более значительным увлажнением и торфянисто-подзолистыми почвами.

На надпойменной террасе р. Палью А. А. Корчагиным (1940) описан **кедровник осоково-вейниковый** (*Cembretum caricoso-calamagrostosum*), для которого характерен мощно развитый напочвенный покров из сфагнов (*Sphagnum warnstorffii*, *S. angustifolium*, *S. centrale*) и одновременно густой высокой травостой, сформированный *Carex rostrata*, *C. lasiocarpa* и *Calamagrostis purpurea*. Рассматриваемый синтаксон выделен на крайне немногочисленном материале (одно геоботаническое описание). В более поздних работах, в которых рассматривается типология кедровых лесов Республики Коми (Непомилуева, 1974; Леса Республики Коми, 1999), он упоминается со ссылкой на сводку А. А. Корчагина (1940). Нами подобные сообщества при обследовании растительности ключевых участков в бассейне верхнего и среднего течения р. Ильч не выявлены. Не упоминают данную ассоциацию другие исследователи, разрабатывавшие типологию кедровых лесов Урала и Сибири. Ранг синтаксона *Cembretum caricoso-calamagrostosum*, выделенного А. А. Корчагиным (1940), нуждается в уточнении.

Березняки (*Betuleta pubescentis*)

Березняки занимают наибольшие площади среди лиственных лесов Республики Коми (Пручкин и др., 1999; Ценолитическая и флористическая ..., 2001).

Сообщества, в древостоях которых преобладает *Betula pubescens*, в пределах исследованной нами территории формируются в широком спектре экотопических условий: в долинах рек, на плоских участках водораздельных пространств, склонах предгорных увалов и горных хребтов Северного Урала (горно-лесной и подгольцовый высотные пояса). Березняки могут иметь первичное происхождение (формируются на аллювиальных наносах, в ландшафтах подгольцового пояса гор), либо вторичную природу (производные по отношению к коренным темнохвойным лесам резервата фитоценозы, формирующиеся на участках гарей, ветровалов). Горные березовые редколесья и криволесья, древостои которых образованы *Betula pubescens*, мы относим к субформации **Montano-Betuleta** и будем рассматривать особо.

В состав древесного яруса насаждений, включенных в формацию **Betuleta Pubescentis** (без сообществ субформации **Montano-Betuleta**), входят 6 видов деревьев, преобладает *Betula pubescens* (6—10 единиц по составу). С увеличением возраста вторичных насаждений в ходе сукцессионной смены лесообразующей породы в составе II и III древесных пологгов заметную роль (до 8 единиц по составу) начинают играть *Picea obovata* и *Abies sibirica*. Встречается примесь *Pinus sibirica*, *Populus tremula*, *Pinus sylvestris* и др. Древостои обычно довольно сомкнутые (0.5 — 0.8), средняя высота деревьев — 16—18 м, диаметр стволов — 18—30 см. В подросте наиболее активно возобновляются ель, пихта, береза. Подлесок чаще разреженный, зарегистрировано 15 видов кустарников, среди которых наиболее распространены *Rosa acicularis* и *Sorbus sibirica*.

В целом для формации березняков на данный момент в границах изучаемого района Печоро-Илычского заповедника выделено 15 ассоциаций, 3 из которых принадлежат к зеленомошному типу насаждений, 4 — к долгомошному, 7 — к травяному и 2 — к сфагновому (табл. 16, 18).

Березняки зеленомошные (*Betuleta hylocomiosa*)

Березовые насаждения, относящиеся к зеленомошному типу, широко распространены по всей таежной зоне Республики Коми (Ценолитическая и флористическая ..., 2001). В пределах северной ча-

Таблица 16

Парциальная синоггическая таблица березняков (зеленомошный и долгомошный типы насаждений)

Тип насаждения	Нукломиоша						Полютричоса							
	1		2		3		4		5		6		7	
Ассоциация	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б
Субассоциация														
Число описаний	4	3	17	2	6	9	5	4	3	1	2	2	2	2
<i>Древостой</i>														
<i>Abies sibirica</i>	2	3	V	2	III	V	V	3	1					
<i>Betula pubescens</i>	4	3	V	2	V	V	V	4	3	1	2	2		
<i>Picea obovata</i>	4	3	V	2	V	V	V	4	3	1	2	2		
<i>Pinus sibirica</i>	2	3	IV	2	V	IV	V	3	3	1	2	2		
<i>Populus tremula</i>	3	1	III	1	I	III	II	1	1					
<i>Pinus sylvestris</i>	1	1	I	1	I			1	3		1	2		
<i>Подлесок</i>														
<i>Rosa acicularis</i>	3	3	II	2	IV	III	IV	2	3	1	1			
<i>Sorbus aucuparia</i>	3	2	IV	1	I	IV	V	1						
<i>Lonicera pallasi</i>	2	3	II	2	V	I	I	2		1		1		
<i>Juniperus communis</i>	3	3	II	1	V			3	2	1	2	2		

<i>Rubus idaeus</i>	2	1		I	II	I		I			1	1	
<i>Salix caprea</i>			I	I	II	I		I			1	1	
<i>Salix phylicifolia</i>			I	I	II	I		I	2			1	
<i>Травяно-кустарничковый ярус</i>													
<i>Melampyrum pratense</i>	3 ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾	V ⁽¹⁻³⁾	2 ⁽²⁻³⁾	V ⁽²⁻⁵⁾	IV ⁽¹⁻²⁾	IV ⁽¹⁻²⁾	IV ⁽¹⁻²⁾	IV ⁽¹⁻²⁾	IV ⁽¹⁻²⁾	4 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽¹⁾
<i>Trientalis europaea</i>	3 ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽¹⁾	V ⁽¹⁻³⁾	2 ⁽²⁻³⁾	V ⁽¹⁻²⁾	V ⁽¹⁻³⁾	V ⁽¹⁻²⁾	V ⁽¹⁻²⁾	V ⁽¹⁻²⁾	V ⁽¹⁻²⁾	4 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽¹⁾
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	4 ⁽⁴⁻⁶⁾	3 ⁽¹⁻³⁾	V ⁽¹⁻⁶⁾	2 ⁽³⁾	V ⁽²⁻⁴⁾	V ⁽¹⁻²⁾	V ⁽¹⁻²⁾	III ⁽¹⁾	3 ⁽³⁾	3 ⁽³⁾	3 ⁽³⁻⁴⁾	1 ⁽²⁾	2 ⁽⁴⁾
<i>Vaccinium myrtillus</i>	4 ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽³⁻⁵⁾	V ⁽⁵⁻⁸⁾	2 ⁽⁵⁻⁷⁾	V ⁽²⁻⁴⁾	V ⁽⁵⁻⁸⁾	V ⁽¹⁻²⁾	V ⁽³⁻⁴⁾	3 ⁽⁵⁻⁶⁾	4 ⁽⁶⁻⁷⁾	4 ⁽⁶⁻⁷⁾	1 ⁽⁴⁾	1 ⁽⁴⁾
<i>Luzula pilosa</i>	3 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	IV ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽²⁾	V ⁽¹⁾	IV ⁽¹⁻²⁾	V ⁽¹⁻²⁾	V ⁽¹⁻²⁾	3 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾	1 ⁽²⁾	2 ⁽¹⁾
<i>Rubus arcticus</i>	2 ⁽²⁻⁵⁾	1 ⁽¹⁾	III ⁽¹⁻⁴⁾	2 ⁽¹⁻⁴⁾	V ⁽¹⁻⁴⁾	IV ⁽¹⁾	IV ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁻³⁾	3 ⁽¹⁻³⁾	2 ⁽²⁻⁴⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	3 ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	IV ⁽¹⁻⁴⁾	II ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽⁴⁾	1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾
<i>Angelica sylvestris</i>	2 ⁽¹⁾		I ⁽¹⁾		IV ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾			2 ⁽¹⁾
<i>Anemonastrum biarmense</i>			I ⁽²⁾		I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	1 ⁽³⁾	1 ⁽³⁾			
<i>Cirsium heterophyllum</i>	3 ⁽¹⁻³⁾	1 ⁽¹⁾			III ⁽¹⁻²⁾	III ⁽¹⁻²⁾	III ⁽¹⁻²⁾	III ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽¹⁻⁴⁾	2 ⁽¹⁻⁴⁾			1 ⁽¹⁾
<i>Deschampsia cespitosa</i>	1 ⁽¹⁾		I ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	III ⁽¹⁻²⁾	III ⁽¹⁻²⁾	III ⁽¹⁻²⁾	III ⁽¹⁾	1 ⁽³⁾	1 ⁽³⁾			2 ⁽¹⁾
<i>Empetrum hermaphroditum</i>			I ⁽¹⁾		III ⁽¹⁾	III ⁽¹⁾	III ⁽¹⁾	III ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽¹⁻²⁾			1 ⁽¹⁾
<i>Festuca ovina</i>	1 ⁽⁴⁾				I ⁽⁴⁾	I ⁽⁴⁾	I ⁽⁴⁾	I ⁽⁴⁾					1 ⁽¹⁾
<i>Hieracium altipes</i>	1 ⁽¹⁾				II ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾			1 ⁽¹⁾

Таблица 16 (продолжение)

Тип насаждения	Нубосомия										Полутрещина							
	1		2			3		4			5		6		7			
Ассоциация	а	б	а	б	в	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	
Субассоциация	4	3	17	2	6	9	5	4	3	1	2	2						
Число описаний																		
<i>Hieracium species</i>		1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾			I ⁽¹⁾		I ⁽¹⁾						1 ⁽¹⁾			2 ⁽¹⁾	
<i>Ranunculus prorepens</i>					II ^(1,2)													
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	4 ⁽¹⁻⁴⁾	3 ⁽¹⁾	III ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	V ⁽¹⁻⁵⁾	II ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾			2 ⁽¹⁾	
<i>Linnaea borealis</i>	3 ⁽¹⁻⁴⁾	2 ⁽¹⁻³⁾	V ⁽¹⁻⁴⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	V ⁽¹⁻²⁾	V ⁽¹⁻²⁾	V ⁽¹⁻⁴⁾	V ⁽¹⁻²⁾	V ⁽¹⁻⁴⁾	4 ⁽¹⁻⁴⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾			1 ⁽¹⁾
<i>Oxalis acetosella</i>	1 ⁽²⁾	2 ⁽¹⁻⁴⁾	III ⁽¹⁻⁴⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	III ⁽¹⁾	V ⁽¹⁻³⁾	V ⁽¹⁻³⁾	V ⁽¹⁻³⁾	V ⁽¹⁻³⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾			
<i>Pyrola minor</i>	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾			
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	2 ⁽²⁻³⁾	3 ⁽¹⁻³⁾	III ⁽¹⁻⁴⁾	1 ⁽¹⁾	IV ⁽¹⁻²⁾	V ⁽⁴⁻⁷⁾	V ⁽⁷⁻⁸⁾	V ⁽⁴⁻⁷⁾	V ⁽⁷⁻⁸⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽⁴⁾			2 ⁽¹⁾
<i>Solidago virgaurea</i>	3 ⁽¹⁻⁴⁾	2 ⁽¹⁾	III ⁽¹⁻³⁾	2 ⁽¹⁾	V ⁽¹⁻⁴⁾	II ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾	1 ⁽²⁾	1 ⁽²⁾			
<i>Stellaria holostea</i>	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	II ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾	I ⁽²⁾	I ⁽²⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽²⁾	I ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾			
<i>Diphysastrum complanatum</i>	2 ⁽²⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	II ⁽¹⁻²⁾		III ⁽¹⁾	II ⁽¹⁻³⁾	III ⁽¹⁻²⁾	II ⁽¹⁻³⁾	III ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾			
<i>Lycopodium annotinum</i>	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁻³⁾	III ⁽¹⁻⁴⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	II ⁽¹⁾	IV ⁽¹⁻²⁾	IV ⁽¹⁻²⁾	IV ⁽¹⁻²⁾	IV ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾			
<i>Dryopteris expansa</i>	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	II ⁽¹⁻³⁾		III ⁽¹⁾	III ⁽¹⁾	III ⁽¹⁻²⁾	III ⁽¹⁾	III ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽²⁾	1 ⁽²⁾			
<i>Orthilia secunda</i>	1 ⁽²⁾	3 ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾			1 ⁽¹⁾

<i>Dryopteris carthusiana</i>	I ₍₁₎	II ₍₁₎	III ₍₁₋₂₎	III ₍₁₎			
<i>Antennaria dioica</i>	I ₍₁₎	I ₍₁₎	II ₍₁₋₂₎				
<i>Festuca pratensis</i>			I ₍₅₎				
<i>Geranium sylvaticum</i>			I ₍₄₎				
<i>Goodyera repens</i>		I ₍₁₎		I ₍₁₎			
<i>Hieracium murorum</i>	I ₍₂₎	II ₍₁₎		I ₍₁₎			
<i>Hieracium vulgatum</i>	I ₍₁₎	I ₍₁₎		II ₍₁₎			
<i>Melica nutans</i>	2 ₍₁₋₂₎		III ₍₁₋₂₎	I ₍₁₎			
<i>Rubus saxatilis</i>	4 ₍₁₋₆₎			II ₍₁₎			
<i>Calamagrostis purpurea</i>	2 ₍₁₋₃₎	II ₍₁₎	I ₍₁₎	II ₍₁₎			I ₍₁₎
<i>Geranium albidiflorum</i>	I ₍₁₎		I ₍₄₎	I ₍₁₎			
<i>Aconitum septentrionale</i>	I ₍₁₎			I ₍₄₎			
<i>Fragaria vesca</i>	2 ₍₁₎	I ₍₁₎		I ₍₁₎			
<i>Galium boreale</i>	2 ₍₁₎			I ₍₁₎			
<i>Actaea erythrocarpa</i>	1 ₍₁₎						
<i>Atragene sibirica</i>	2 ₍₁₎						
<i>Carex rhizina</i>	1 ₍₁₎						
<i>Paeonia anomala</i>	2 ₍₁₋₄₎						

Мохово-лишайниковый ярус

<i>Pleurozium schreberi</i>	4 ₍₆₋₈₎	3 ₍₄₋₇₎	V ₍₅₋₈₎	2 ₍₅₋₈₎	V ₍₅₋₈₎	V ₍₃₋₈₎	4 ₍₄₋₆₎	3 ₍₅₋₆₎	1 ₍₃₎	2 ₍₄₎	2 ₍₄₋₅₎
<i>Polytichum juniperinum</i>	1 ₍₁₎		II ₍₁₋₂₎		I ₍₁₎	V ₍₃₋₈₎				1 ₍₁₎	1 ₍₃₎
<i>Peltigera sp.</i>	2 ₍₁₎		I ₍₁₎		II ₍₁₎					1 ₍₁₎	
<i>Sphagnum girgensohnii</i>			III ₍₁₋₄₎	2 ₍₁₎	I ₍₁₎	II ₍₁₋₄₎	1 ₍₄₎	1 ₍₃₎		2 ₍₄₎	1 ₍₂₎
<i>Hylacomium splendens</i>	2 ₍₂₋₆₎	3 ₍₄₋₇₎	IV ₍₁₋₇₎	2 ₍₁₋₄₎	V ₍₁₋₄₎	V ₍₁₋₈₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎		
<i>Dicranum fuscescens</i>	2 ₍₁₋₂₎	1 ₍₄₎	III ₍₁₋₄₎	1 ₍₂₎	I ₍₂₎	IV ₍₁₋₃₎	1 ₍₁₎				
<i>Dicranum scoparium</i>	2 ₍₁₋₃₎		II ₍₁₋₃₎	1 ₍₃₎	I ₍₂₎	III ₍₁₋₃₎					
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	3 ₍₁₋₂₎	1 ₍₁₎	II ₍₁₎	1 ₍₁₎	V ₍₁₋₂₎	III ₍₁₋₂₎	1 ₍₁₎		1 ₍₁₎		
<i>Cladonia rangiferina</i>	3 ₍₁₋₃₎	1 ₍₁₎		2 ₍₁₎	V ₍₁₋₂₎	I ₍₁₎				2 ₍₁₎	
<i>Cladonia stellaris</i>	3 ₍₁₋₂₎	1 ₍₁₎	I ₍₁₎	2 ₍₁₎	IV ₍₁₋₂₎	I ₍₁₎				2 ₍₁₎	
<i>Cladonia arbuscula</i>	1 ₍₃₎	1 ₍₁₎	I ₍₁₎	1 ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎					
<i>Brachythecium sp.</i>			I ₍₂₋₃₎			III ₍₂₋₄₎					
<i>Rhytidadelphus triquetrus</i>		3 ₍₃₋₄₎	I ₍₁₋₂₎			II ₍₁₋₄₎					
<i>Ptilidium ciliare</i>			I ₍₂₋₃₎		I ₍₃₎	I ₍₃₎					
<i>Ptilidium sp.</i>			I ₍₁₋₂₎		I ₍₃₎						
<i>Sphagnum angustifolium</i>			I ₍₃₎		I ₍₃₎						
<i>Abietinella abietina</i>		1 ₍₃₎				III ₍₁₋₂₎					

Таблица 16 (продолжение)

Тип насаждения	Нылокомиоса						Полютричоса							
	1		2		3		4		5		6		7	
Ассоциация	а	б	а	б	в	а	б	а	б					
Субассоциация	4	3	17	2	6	9	5	4	3	1	2	2	2	2
Число описаний														
<i>Brachythecium salebrozum</i>					I ₍₂₎									
<i>Ceratodon purpureus</i>	I ₍₂₎													
<i>Rhytidadelphus squarrosus</i>							I ₍₃₎							
<i>Polytrichum commune</i>	3 ₍₁₋₄₎	1 ₍₃₎	V ₍₁₋₅₎	2 ₍₁₋₅₎	V ₍₁₋₆₎	IV ₍₂₋₄₎	II ₍₁₋₂₎	4 ₍₅₋₇₎	3 ₍₆₋₇₎	1 ₍₈₎	2 ₍₆₋₈₎	2 ₍₇₎	2 ₍₇₎	2 ₍₇₎

Примечание. 1 — *Betuletum vaccinoso-saxatili ruboso-hylocomiosum* (а — *typicum*; б — *saxatili rubosum*); 2 — *B. avenelloso-myrtilloso-hylocomiosum* (а — *myrtillosum*, б — *avenellosum*); 3 — *B. myrtilloso-gymnocarpioso-hylocomiosum* (а — *typicum*, б — *gymnocarpiosum*); 4 — *B. myrtilloso-polytrichosum* (а — *typicum*, б — *avenellosum*); 5 — *B. avenelloso-polytrichosum*; 6 — *B. globulari caricoso-polytrichosum*; 7 — *B. uliginosi vaccinoso-polytrichosum*. Древостой: *Larix sibirica* — 2а, 3а; подлесок: *Daphne mezereum* — 1а, 2а; *Ribes hispidulum* — 1а, 1б, 3а; *Salix myrtilloides* — 1б; *Spiraea media* — 1б; Травяно-кустарничковый ярус: *Agrostis tenuis* — 1а, 2а, 4а, 7; *Bistorta major* — 2а, 3б; *Campánula rotundifolia* — 1б; *Carex brunnescens* — 5; *C. cinerea* — 1а; *Cortusa mathioli* — 1б; *Crepis paludosa* — 1б, 2б; *C. sibirica* — 2а; *Delphinium elatum* — 1б; *Equisetum pratense* — 1б, 3б; *E. scirpoides* — 1б; *Erigeron acris* — 1а; *Festuca rubra* — 2а; *Hieracium sibiricum* — 1б; *Hieracium laevigatum* — 3а; *Juncus filiformis* — 7; *Lathyrus pratensis* — 1а; *L. vernus* — 1а, 1б, 3а; *Listera cordata* — 2а, 4а, 4б; *Lycopodium clavatum* — 2а; *Onalolheca norvegica* — 2а; *O. sylvatica* — 2а; *Orthilia obtusata* — 2а, 3б; *Paris quadrifolia* — 1б, 3б; *Phegopteris connectilis* — 3б; *Pleurospernum uralense* — 2а; *Poa palustris* — 3а; *P. species* — 4б; *Pyrola media* — 3б; *P. rotundifolia* — 2а, 3б; *P. species* — 2а; *Rubus chamaemorus* — 2а, 3а; *R. humulifolius* — 3а; *Stellaria bungeana* — 1б; *Taraxacum officinale* — 1б; *Thalictrum simplex* — 1б, 3а; *Veratrum lobelianum* — 2а, 3б; *Vicia sylvatica* — 1а, 1б, 3а; *Viola arenaria* — 1а; *V. biflora* — 3б; *V. canina* — 2а; *V. mauritii* — 1б; мохово-лишайниковый ярус: *Cladonia deformis* — 6; *C. furcata* — 1а, 2б, 2а; *Dicranum sp.* — 1а, 2б, 2а, 6; *Polytrichum piliferum* — 3а; *P. strictum* — 1а, 3б.

сти Печоро-Илычского заповедника березняки, в напочвенном покрове которых доминируют зеленые мхи, формируются в разнообразных экотопических условиях (поймы водотоков, водоразделы рек, склоны и вершины чугр), сменяя после пожаров и ветровалов хвойные леса формаций ельников и пихтарников. Стоит отметить, что все описанные нами березняки зеленомошные являются вторичными.

Приведем обзорную характеристику березовых древостоев зеленомошной группы типов. Общая сомкнутость крон в древостоях варьирует в пределах 0.3—0.8. Высота I полога в зависимости от возраста насаждений составляет от 6—8 до 15 м (I—IV классы возраста) до 22 м (VI—VIII классы возраста), диаметр стволов — от 8 до 50 см соответственно. В верхнем пологе более молодых древостоев явно преобладает *Betula pubescens* (7—10 единиц по составу), с увеличением возраста насаждений увеличивается участие хвойных пород — *Picea obovata* и *Abies sibirica* (до 5 единиц по составу). Имеется примесь *Populus tremula*, *Pinus sibirica*, *P. sylvestris*. В некоторых случаях верхний полог сложен единичными деревьями *Picea obovata* высотой до 24 м, с диаметром стволов до 70 см. По-видимому, стволы ели сохранились со времени существования первичного темнохвойного фитоценоза. Таксационные показатели II полога также тесно связаны с возрастом древостоев. Высота и диаметр стволов меняются от 6—8 м и 6—8 см до 18 м и 30—35 см соответственно. В сообществах I—IV классов возраста доминирует *Betula pubescens* (7—10 единиц по составу), с увеличением возраста насаждений все большее участие в сложении второго полога принимают *Picea obovata* или *Abies sibirica* (до 8 единиц по составу). В некоторых случаях выражен III полог, сформированный либо *Betula pubescens*, либо *Picea obovata* или *Abies sibirica*.

В составе подростка отмечено 6 видов. Наиболее активно возобновляются *Picea obovata* и *Abies sibirica*, регулярно отмечается подрост *Betula pubescens* и *Pinus sibirica*. Молодые деревья достигают высоты 3 м. Подлесок, сложенный *Sorbus sibirica*, *Rosa acicularis*, *Lonicera pallasii*, *Juniperus communis*, *Rubus idaeus* и др. (всего 11 видов кустарников), обычно разреженный, но иногда его сомкнутость достигает 0.2—0.3. Высота кустарникового яруса до 3.5 м.

Значения показателя ОПШ травяно-кустарничкового покрова березняков зеленомошных изменяются в зависимости от экологических условий. Так, в склоновых сообществах с доминированием *Vaccinium vitis-idaea*, сформировавшихся в местообитаниях, которые характеризуются небогатыми хорошо дренированными почвами, они варьируют в пределах 5—30 %. В то же время, в фитоценозах ассоциации *Betuletum myrtilloso-gymnocarpioso-hylocomiosum*, характерных для более богатых почв, общее проективное покрытие

травяно-кустарничкового яруса достигает 95 %. Средняя высота растений составляет (5) 15—45 (70) см. Как и под пологом насаждений темнохвойных лесов зеленомошных, в березняках зеленомошных наибольшими классами постоянства (V и IV) характеризуются таежно-лесные виды. Среди них максимальные значения КУ отмечены для *Vaccinium myrtillus* (0.63), *V. vitis-idaea* (0.26), *Gymnocarpium dryopteris* (0.24), *Linnaea borealis* (0.21).

Проективное покрытие хорошо выраженного мохово-лишайникового яруса, в котором доминируют такие виды как *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum fuscescens* достигает 95 %. В более увлажненных участках ранга наполнителя может достигать *Sphagnum girgensohnii*. Лишайники (*Cladonia rangiferina* и *C. stellaris*), как правило, находятся в угнетенном состоянии и появляются на более открытых и сухих участках микрорельефа.

Всего в составе березовых лесов зеленомошных на исследованной территории отмечено 115 видов сосудистых растений. Величина индекса α -разнообразия сосудистых в фитоценозах данной группы типов составила 24 вида на 400 м² (в конкретных сообществах от 13 до 36 видов). Отмечено 19 видов мхов и 8 видов лишайников. В насаждениях березняков зеленомошного типа северной части Печоро-Ильчского заповедника нами выделено 3 ассоциации.

Мы располагаем семью описаниями, отнесенными при классификации к ассоциации *Betuletum vaccinoso-saxatili ruboso-hylocomiosum*. Фитоценозы приурочены к местообитаниям с хорошо дренированными почвами (рис. 10, см. вклейку, табл. 17). Список растений травяно-кустарничкового яруса данного синтаксона насчитывает 69 видов. Видовая насыщенность конкретных сообществ варьирует в пределах 25—43 таксонов, средняя величина показателя — 34 вида на 400 м². Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса — 35—80 %, высота растений — 7—45 см. Мохово-лишайниковый ярус покрывает от 40 до 70 % поверхности почвы.

В состав рассматриваемой ассоциации в качестве субассоциации *tyricum* включены березняки бруснично-зеленомошные, ранее описанные на водоразделе рек Ыджидяга и Ичетляга С. В. Дёгтевой (Дёгтева, 1992; Флора и растительность ..., 1997; Ценотическая и флористическая..., 2001). Травяно-кустарничковый покров под их пологом разреженный (ОПП до 35 %). Наибольшего удельного обилия в нем достигает *Vaccinium vitis-idaea*, в качестве содоминантов могут выступать *Rubus arcticus*, *R. saxatilis*. Менее обильны, но отличаются высоким постоянством *Avenella flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*, *Linnaea borealis*. В экотопах, располагающихся по склонам приилычских чугр, для которых характерны несколько более богатые и менее кислые почвы, развитые на известняковых подстилающих породах, фор-

Таблица 17

Коэффициенты корреляции Пирсона и Кендалла с осями ординации,
березняки зеленомошные, долгомошные и сфагновые, N = 62

Фактор	Ось 1			Ось 2		
	r	r-sq	tau	r	r-sq	tau
F	-0.344	0.118	-0.232	0.504	0.254	0.313
N	0.724	0.525	0.547	0.061	0.004	0.066
R	0.204	0.042	0.047	-0.373	0.139	-0.233
L	-0.757	0.572	-0.623	-0.485	0.235	-0.363

Примечание. Экологические факторы по Г. Элленбергу: F — увлажнение, N — богатство почв, R — кислотность, L — освещенность.

мируются фитоценозы, отнесенные нами к субассоциации *saxatili rubosum*. Их отличительной чертой является увеличение общего проективного покрытия трав и кустарничков (до 60—80 %), а также ценотической значимости *Rubus saxatilis* и *Aconitum septentrionale*. Появляются кальцефильные виды из рода *Surgipedium* (*C. guttatum*).

Сообщества рассматриваемого синтаксона упоминает в своей сводке А. А. Корчагин (1940) в ранге ассоциации *Betuletum vaccinosum*. Для других районов Республики Коми его охарактеризовали А. Н. Лашенкова (1954а) и С. В. Дёгтева (Ценотическая и флористическая ..., 2001). А. А. Ниценко (1972) указывал, что березняки брусничные, которые он включал в группу психрофильных, широко распространены по всей территории Северо-Запада Европейской России. Отмечена эта ассоциация и в обзоре типов березовых лесов Европейской части СССР, который дает З. М. Науменко (1971). По более поздним данным, полученным при обследовании Ленинградской, Псковской, Новгородской, Тверской, Нижегородской, Вологодской, Кировской областей и южной части Карелии (Василевич, 1996), эти сведения не подтвердились. Возможно, начиная с 50-х годов XX столетия, площади психрофильных березняков сократились в результате изменения частоты пожаров и характера рубок. Рассматриваемая ассоциация приводится в обзорах, посвященных классификации березовых лесов Западной Сибири (Крылов, 1953; Смирнов, 1966), Среднего Поволжья (Денисов, 1986), Белоруссии (Гельтман, 1958; Юркевич, Гельтман, 1965; Юркевич и др., 1977, 1979) и Литвы (Каразия, 1965).

На обследованных нами территориях, расположенных в предгорьях и горно-лесном поясе Северного Урала, среди березняков зеленомошных наиболее распространены фитоценозы, принадлежащие к

ассоциации *Betuletum avenelloso-myrtilloso-hylocomiosum* (25 геоботанических описаний), которые занимают в основном водораздельные экотопы с обедненными кислыми почвами. Травяно-кустарничковый ярус обычно достаточно хорошо сомкнут (ОПП 60—85 %). Для него типично доминирование (содоминирование) *Vaccinium myrtillus* и *Avenella flexuosa* на фоне высокого постоянства видов из «свиты» ели (*Linnaea borealis*, *Trientalis europaea* и др.). Виды, предпочитающие более богатые и менее кислые почвы, такие как *Rubus saxatilis*, *Aconitum septentrionale*, *Actaea erythrocarpa* и др., для него не типичны. Видовой состав яруса не отличается высоким разнообразием (видовая насыщенность — от 8 до 28, в среднем — 18 видов на 400 м²). Всего для данной ассоциации зафиксировано 62 вида трав и кустарничков. Мхи покрывают до 95 % поверхности почвы.

В зависимости от соотношения наиболее обильных видов в травяно-кустарничковом покрове мы выделяем в рамках ассоциации *Betuletum avenelloso-myrtilloso-hylocomiosum* три субассоциации: *myrtillosum*, *typicum* и *avenellosum*. Для сообществ последней из них, помимо доминирования *Avenella flexuosa*, характерно усиление ценотической роли *Melampyrum pratense*, *Rubus arcticus*, *Chamaenerion angustifolium* и др.

Ранее фитоценозы данной ассоциации для территории северной части заповедника были описаны А. А. Корчагиным (1940) и С. В. Дёгтевой (Дёгтева, 1992; Флора и растительность ..., 1997; Ценотическая и флористическая ..., 2001) в ранге ассоциации **березняк чернично-зеленомошный**. В пределах Республики Коми березняки чернично-зеленомошные описаны Ю. П. Юдиным (1934), А. Н. Лашенковой (1954а), С. В. Дёгтевой (Леса Республики Коми, 1999; Ценотическая и флористическая структура ..., 2001). Они наиболее распространены в таежной зоне и встречаются вплоть до полосы притундровых лесов. Следует отметить, что ареал ассоциации березняк чернично-зеленомошный очень широкий. Сообщества березовых насаждений зеленомошного типа с доминированием в травяно-кустарничковом ярусе *Vaccinium myrtillus* описаны на северо-западе (Гаврилов, Карпов, 1962; Науменко, 1971; Ниценко, 1972; Виликайнен, Кучко, 1974; Василевич, 1996) и в центральной части Европейской России (Гроздов, 1950; Абатуров и др., 1982; Абесадзе, 1983), в Среднем Поволжье (Денисов, 1986), Западной Сибири (Горчаковский, 1949; Крылов, 1953; Смирнов, 1966), известны из Белоруссии (Гельтман, 1958; Юркевич, Гельтман, 1965; Юркевич и др., 1977, 1979), Литвы (Каразия, 1965).

Для фитоценозов ассоциации *Betuletum myrtilloso-gymnocarpio-so-hylocomiosum* типично постоянное присутствие *Gymnocarpium dryopteris* и *Vaccinium myrtillus*, обилие которых варьирует (ран-

ги удельного обилия от наполнителя до господствующего вида). Травяно-кустарничковый покров (ОПП до 90 %) с содоминированием (доминированием) голокучника трехраздельного и черники формируется под пологом березняков зеленомошных в различных местообитаниях: в долинах рек, на водоразделах, склонах и вершинах чугр. В составе травяно-кустарничкового яруса обычны типично таежные растения (*Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*). Высоким постоянством, а в ряде случаев и заметным удельным обилием характеризуется *Oxalis acetosella*. Это, как и значительное участие в формировании травяно-кустарничкового покрова *Gymnocarpium dryopteris* свидетельствует о том, что фитоценозы данного синтаксона приурочены к экотопам с более богатыми почвами, чем сообщества ассоциации *Betuletum avenelloso-myrtilloso-hylocomiosum*. Данная особенность местообитаний отчетливо проявилась при выполнении ординации геоботанических описаний (рис. 10). Всего в сообществах, принадлежащих ассоциации *Betuletum myrtilloso-gymnocarpioso-hylocomiosum*, отмечено 66 видов сосудистых растений, число видов в конкретных сообществах меняется от 13 до 36, средняя величина показателя α -разнообразия составила 23 вида на 400 м². Несмотря на достаточно хорошо развитый травостой, зеленые мхи не теряют своих позиций и покрывают до 80 % поверхности почвы.

В соответствии с принципами классификации, принятыми в данной работе, в составе рассматриваемой ассоциации выделены две субассоциации: *typicum* (содоминирование *Vaccinium myrtillus* и *Gymnocarpium dryopteris*) и *gymnocarpiosum* (господство *Gymnocarpium dryopteris*).

Ранее на исследованной территории ассоциация *Betuletum myrtilloso-gymnocarpioso-hylocomiosum* описана как березняк папоротничково-зеленомошный (Корчагин, 1940; Ценотическая и флористическая ..., 2001). На основании анализа геоботанических описаний к данному синтаксону можно отнести сообщества, которые А. А. Корчагин (1940) ранее рассматривал в ранге ассоциаций *Betuletum Linnaeani-dryopteridosum*, *Betuletum deschampsioso-Linnaeani-dryopteridosum* и *Betuletum oxalidoso-Linnaeani-dryopteridosum*.

Березняки долгомошные (*Betuleta polytrichosa*)

Березовые леса долгомошные распространены по всей территории Республики Коми (Лашенкова, 1954а; Ценотическая и флористическая ..., 2001). В границах северной части Печоро-Илычского заповедника насаждения данного типа имеют вторичное происхождение и по большей части сосредоточены на гарях в окрестностях кордона

Усть-Ляга, а также описаны в верхнем течении р. Илыч, на плоских водораздельных пространствах выше кодона Укьюдин. Стоит отметить, что существование березняков долгомошных на территории резервата ранее не подтверждалось, и ассоциации, выделенные нами на основе оригинальных данных, являются новыми для заповедника (табл. 16).

В древостоях преобладает *Betula pubescens*. Сомкнутость крон чаще всего составляет 0.5—0.7. Состав и структура древостоев меняется в зависимости от интенсивности пожара, уничтожившего коренное сообщество. При полном уничтожении коренного фитоценоза верхний полог сложен *Betula pubescens* (9—10 единиц по составу) с примесью *Populus tremula* при сомкнутости 0.2—0.4, высоте 10—16 (до 22) м, диаметр стволов 10—35 (50) см. В этом случае выражен II вертикальный полог высотой 6—10 (до 14) м, сформированный *Betula pubescens* или же *Picea obovata* (процесс естественной смены пород), диаметр стволов которых достигает 8—20 см, сомкнутость крон — 0.1—0.4.

В некоторых сообществах разреженный I полог формируют деревья *Picea obovata* и *Pinus sylvestris* (по 4—6 единиц) высотой 16—18 м, а основной запас древесины сосредоточен во II пологе, формула которого 8—10Б+2Е+С, высота 8—12 м, сомкнутость крон 0.4—0.7, диаметр стволов 8—15 см. Вероятно, в данном случае первый полог насаждения образуют деревья, сохранившиеся со времени, предшествующего пожару, а второй полог начал формироваться после пирогенного воздействия.

В березняках долгомошных возобновляются все виды деревьев, формирующие насаждения, наиболее активно — *Betula pubescens* и *Picea obovata*; отмечен также подрост *Pinus sibirica*. Подлесок обычно разреженный, включает в себя 6 видов кустарников, в том числе *Juniperus communis*, *Rosa acicularis*, *Lonicera pallasii* и др.

В травяно-кустарничковом покрове (ОПП до 80 %) сохраняется ведущая ценотическая роль видов таежно-лесной ЭЦГ (*Vaccinium myrtillus* — КУ 0.49, *V. vitis-idaea* — 0.36, *Avenella flexuosa* — 0.21). При этом березняки долгомошные представляют собой начальную стадию заболачивания, для них характерно усиление позиций видов, тяготеющих к влажным и сырым почвам: *Carex globularis* (КУ 0.19), *Vaccinium uliginosum* (0.17). Специфической особенностью насаждений долгомошного типа является наличие хорошо развитого напочвенного покрова (ОПП 60—95 %), в котором господствует *Polytrichum commune*, имеется примесь *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, заметна роль сфагновых мхов (*Sphagnum sp.*)

Флористический список березняков долгомошных состоит из 50 видов сосудистых растений. В среднем на пробной площади 400 м² регистрировали 21 вид, видовая насыщенность конкретных

сообществ менялась от 14 до 25 видов. Отмечено 8 видов мхов и 4 вида лишайников. На основании особенностей композиции травяно-кустарничкового яруса в составе данного типа насаждений выделено четыре ассоциации (табл. 16).

Согласно данным литературы, на территориях Республики Коми (Лашенкова, 1949, 1954а; Ценотическая и флористическая ..., 2001) и Европейской части России (Гаврилов, Карпов, 1962; Ниценко, 1972; Виликайнен, Кучко, 1974; Абатуров и др., 1982; Василевич, 1997) наиболее широко распространены березовые леса чернично-долгомошной ассоциации. Печоро-Илычский заповедник в этом отношении не исключение, большая часть описанных сообществ данного типа насаждений отнесена нами к ассоциации *Betuletum myrtilloso-polytrichosum*. Значения ОПП травяно-кустарничкового яруса обычно составляют 50—70 %, средняя высота растений — 10—25 см. Высоким постоянством, помимо доминанта *Vaccinium myrtillus* характеризуются виды таежно-лесной ЭЦГ: *Vaccinium vitis-idaea*, *Trientalis europaea*, *Melampyrum pratense* и *Luzula pilosa*. В качестве наполнителей (ранги удельного обилия от 3 до 5) в отдельных случаях могут выступать *Avenella flexuosa*, *Carex globularis*, *Equisetum sylvaticum* и *Vaccinium uliginosum*. В мохово-лишайниковом ярусе (ОПП 60—90 %), помимо *Polytrichum commune* заметна роль *Pleurozium schreberi*. При классификации в рамках данной ассоциации, кроме субассоциации *typicum* на основании признака увеличения удельного обилия *Avenella flexuosa* была выделена субассоциация *avenellosum*. В целом для синтаксона зарегистрировано 42 вида сосудистых растений, показатель α -разнообразия составил в среднем 22 вида на 400 м² (от 15 до 24 видов в конкретных сообществах).

На междуречье Ыджидляги и Ичетляги С. В. Дёгтевой было выполнено описание, отнесенное к ассоциации *Betuletum avenelloso-polytrichosum*. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, в котором отмечено 16 видов, составило 40—80 %. Доминирует *Avenella flexuosa*, черника отсутствует. Ранга наполнителей достигают *Rubus arcticus* и *Gymnocarpium dryopteris*. Моховой покров занимает до 60 % поверхности почвы. Синтаксон на территории резервата выделен впервые. Аналогичные сообщества в ранге луговиково-долгомошной ассоциации описаны для таежной зоны Республики Коми Ю. П. Юдиным (1934, 1954а), А. Н. Лашенковой (1954а), С. В. Дёгтевой (Ценотическая и флористическая структура ..., 2001).

На территории резервата по гарям, расположенным в местообитаниях с затрудненным стоком и почвами, обедненными элементами минерального питания, развиваются сообщества ассоциации *Betuletum globulari caricoso-polytrichosum*. Травяно-кустарничковый покров довольно бедный по видовому составу — 10—11 видов в конкретных

фитоценозах. Всего для синтаксона отмечено 20 видов сосудистых растений (видовая насыщенность 16 видов на 400 м²). Наибольшего обилия достигает *Carex globularis*, имеется заметная примесь кустарничков (*Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*). Напочвенный покров сплошной, его ОПП — 95—98 %. При доминировании *Polytrichum commune* в понижениях микрорельефа встречаются сфагновые мхи. На территории заповедника сообщества данной ассоциации были ранее описаны С. В. Дёгтевой (Дёгтева, 1992; Леса Республики Коми, 1999; Ценотическая и флористическая структура ..., 2001). В пределах Республики Коми аналогичные березняки упоминали Ю. П. Юдин (1934а) и Н. В. Дылис (Дылис и др., 1935), позднее А. Н. Лащенкова (1954а). А. А. Ниценко (1972) при характеристике березняков севера европейской части России включал долгомошные сообщества с доминированием *Carex globularis* в состав ассоциации **березняк мелкоосоково-долгомошный**.

Другим синтаксоном, сообщества которого тяготеют к несколько более влажным почвам, является ассоциация ***Betuletum uliginosi vaccinoso-polytrichosum***. На территории Республики Коми они обычны для северных районов (подзоны северной и крайнесеверной тайги). Описаны для междуречья Выми и Мезени, бассейна Кожвы (Лащенкова, 1954а). Фитоценозы данного синтаксона выявлены нами при обследовании гарей Печоро-Илычского заповедника. Характерной чертой травяно-кустарничкового яруса является доминирование *Vaccinium uliginosum* в присутствии *Vaccinium vitis-idaea*, *Carex globularis* и комплекса таежно-лесных видов, обычных для березняков чернично-долгомошных: *Luzula pilosa*, *Solidago virgaurea* и др. Всего в рамках ассоциации отмечено 28 видов сосудистых растений. Видовая насыщенность конкретных сообществ 20—25, среднее значение показателя α -разнообразия — 23 вида.

В целом по итогам описания березняков долгомошных очевидна необходимость более подробного изучения этого интересного во многих отношениях типа насаждений.

Березняки травяные (*Betuleta herbosa*)

Березовые леса травяные (табл. 18), встречающиеся на территории Печоро-Илычского заповедника, могут быть коренного и производного происхождения. Коренные фитоценозы формируются в верхнем и среднем течении р. Илыч в поймах рек с песчаными или суглинистыми аллювиальными дерновыми или аллювиальными болотными почвами (Самбук, 1930; Корчагин, 1940; Дёгтева, 1992; Флора и растительность ..., 1997; Ценотическая и флористическая

Таблица 18

Парциальная синопитическая таблица березняков (травяной и сфагновый типы насаждений)

Тип насаждения	Herbosa								Sphagnosa			
	1	2	3	4	5	6	7	8				
Ассоциация												
Субассоциация	а	б	а	б						а	б	
Число описаний	3	1	2	3	5	3	3	2	1	3	2	1
<i>Древостой</i>												
<i>Betula pubescens</i>	3	1	2	3	8	3	3	3	3	3	2	1
<i>Picea obovata</i>	3	1	2	3	8	3	3	3	3	3	2	1
<i>Abies sibirica</i>	1			2	7	1	1	3	2	1	2	1
<i>Pinus sibirica</i>	2	1	2	1	7	3	3	2	1	1	2	1
<i>Populus tremula</i>					3			1			2	
<i>Pinus sylvestris</i>										2		
<i>Подлесок</i>												
<i>Lonicera pallasii</i>	3	1	2	2	V	2	2	1	2	2		
<i>Rosa acicularis</i>	3		2	1	IV	2	2	2	2	1		
<i>Sorbus sibirica</i>	1			2	IV	1	2	2	2	1	1	1
<i>Juniperus communis</i>	3	1	2		II	2	2		1	1		

Таблица 18 (продолжение)

Тип насаждения	Herbosa								Sphagnosa	
	1	2		3	4	5	6	7	8	
Ассоциация										
Субассоциация	а	б	а	б				а	б	
Число описаний	3	1	2	3	3	3	3	3	2	1
<i>Rubus idaeus</i>	1		2	2	II	1	2	3		
<i>Ribes hispidulum</i>				1	I	2	1	1		
<i>Rudus avium</i>			1	1	I	2	1	1		
<i>Spiraea media</i>			2	1		2				
<i>Rosa majalis</i>				2			1			
<i>Травяно-кустарничковый ярус</i>										
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	3 ⁽¹⁻⁵⁾	1 ⁽²⁾	2 ⁽²⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	V ⁽¹⁻²⁾	3 ⁽¹⁻²⁾	3 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾
<i>Trientalis europaea</i>	3 ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽²⁾		3 ⁽¹⁻²⁾	V ⁽¹⁻²⁾	3 ⁽¹⁻²⁾	3 ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	3 ⁽¹⁾	1 ⁽²⁾
<i>Solidago virgaurea</i>	3 ⁽²⁻³⁾	1 ⁽³⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	IV ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽¹⁻³⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽²⁾
<i>Angelica sylvestris</i>	3 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾		3 ⁽¹⁻³⁾	IV ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾	
<i>Luzula pilosa</i>	3 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾			V ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾		1 ⁽¹⁾
<i>Lycopodium annotinum</i>	1 ⁽¹⁾			1 ⁽¹⁾	IV ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾		1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾

Таблица 18 (продолжение)

Тип насаждения	Herbosa										Sphagnosa	
	1		2		3	4	5	6	7	8		
	а	б	а	б							а	б
Ассоциация	3	1	2	3	5	3						
Субассоциация												
Число описаний	3	1	2	3	5	3					3	2
<i>Calamagrostis obtusata</i>	1 ⁽²⁾		1 ⁽²⁾	3 ⁽⁶⁻⁷⁾	IV ⁽¹⁻⁴⁾	2 ⁽¹⁻³⁾	1 ⁽⁴⁾	1 ⁽²⁾				
<i>Maianthemum bifolium</i>	2 ⁽¹⁾	1 ⁽²⁾		2 ⁽¹⁻³⁾	V ⁽¹⁻⁵⁾	1 ⁽³⁾	2 ⁽¹⁻³⁾	3 ⁽¹⁾				1 ⁽¹⁾
<i>Linnaea borealis</i>	3 ⁽¹⁻²⁾				V ⁽¹⁻⁵⁾	1 ⁽²⁾	2 ⁽²⁾				3 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾
<i>Oxalis acetosella</i>	2 ⁽¹⁻²⁾		1 ⁽¹⁾	1 ⁽⁴⁾	V ⁽¹⁻⁴⁾	2 ⁽¹⁻⁴⁾	2 ⁽⁴⁾	2 ⁽¹⁻²⁾				
<i>Geranium albidiflorum</i>	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾		3 ⁽¹⁻²⁾	IV ⁽²⁻⁴⁾	2 ⁽¹⁻⁴⁾	3 ⁽¹⁻³⁾	2 ⁽²⁻³⁾				
<i>Milium effusum</i>	2 ⁽¹⁻²⁾			3 ⁽¹⁻²⁾	V ⁽¹⁻³⁾	3 ⁽¹⁻²⁾	3 ⁽²⁾	1 ⁽¹⁾				
<i>Equisetum pratense</i>	2 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	2 ⁽²⁻³⁾	IV ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁻³⁾	3 ⁽¹⁻³⁾	2 ⁽²⁻⁴⁾				
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	3 ⁽¹⁻⁴⁾	1 ⁽²⁾	1 ⁽¹⁾		IV ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽¹⁻²⁾		2 ⁽¹⁾				
<i>Cirsium heterophyllum</i>	3 ⁽¹⁻³⁾	1 ⁽⁴⁾		2 ⁽²⁾	IV ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽³⁻⁵⁾		1 ⁽³⁾			1 ⁽²⁾	
<i>Melica nutans</i>	2 ⁽¹⁾	1 ⁽³⁾	2 ⁽²⁻⁴⁾	3 ⁽¹⁻³⁾	IV ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽⁴⁻⁵⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽⁴⁾				
<i>Crepis sibirica</i>		1 ⁽¹⁾		1 ⁽³⁾	II ⁽¹⁻²⁾	3 ⁽¹⁻⁴⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾				
<i>Aconitum septentrionale</i>			2 ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽³⁾	III ⁽¹⁻⁴⁾	2 ⁽²⁻³⁾	3 ⁽⁵⁻⁷⁾	1 ⁽³⁾				

<i>Calamagrostis purpurea</i>	3 ₍₁₋₂₎	1 ₍₂₎		3 ₍₁₋₄₎	V ₍₁₋₂₎	3 ₍₁₋₄₎	3 ₍₁₋₄₎	2 ₍₂₋₄₎	3 ₍₆₋₈₎	1 ₍₇₎
<i>Viola epipsiloides</i>		1 ₍₁₎	2 ₍₂₋₃₎	1 ₍₂₎	II ₍₁₎	1 ₍₂₎	1 ₍₂₎	1 ₍₁₎	1 ₍₂₎	
<i>Galium boreale</i>		1 ₍₁₎	2 ₍₁₎	1 ₍₁₎	III ₍₁₋₂₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	
<i>Paeonia anomala</i>		1 ₍₁₎	2 ₍₁₎	3 ₍₁₋₄₎	III ₍₁₋₃₎	3 ₍₁₋₄₎	2 ₍₁₋₃₎	2 ₍₁₋₃₎	2 ₍₂₎	
<i>Stellaria holostea</i>	2 ₍₁₎	1 ₍₁₎	2 ₍₂₎	2 ₍₃₎	II ₍₁₎	2 ₍₃₎	2 ₍₁₋₂₎	2 ₍₁₋₂₎	1 ₍₂₎	
<i>Thalictrum minus</i>	2 ₍₁₎	1 ₍₁₎	2 ₍₁₎	2 ₍₁₎	II ₍₁₎	2 ₍₁₎	1 ₍₁₎	2 ₍₁₎	2 ₍₁₎	
<i>Dryopteris carthusiana</i>	2 ₍₁₎		2 ₍₁₎	1 ₍₁₎	IV ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	
<i>Fragaria vesca</i>	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	2 ₍₁₋₂₎		2 ₍₁₋₂₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	
<i>Pleurospermum uralense</i>		1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎		1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	
<i>Geranium sylvaticum</i>	3 ₍₁₋₄₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	II ₍₁₋₂₎	1 ₍₁₎	1 ₍₃₎	1 ₍₁₎		
<i>Deschampsia cespitosa</i>	3 ₍₁₎			1 ₍₁₎	II ₍₁₋₂₎	1 ₍₁₎				
<i>Hieracium laevigatum</i>	2 ₍₁₎		1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	II ₍₁₎	1 ₍₁₎		1 ₍₁₎		
<i>Valeriana wolgensis</i>			1 ₍₁₎	1 ₍₁₎		1 ₍₁₎	2 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	
<i>Cacalia hastata</i>			1 ₍₂₎	1 ₍₁₎		1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎		
<i>Vicia sepium</i>			1 ₍₁₎	2 ₍₁₎	I ₍₁₎	2 ₍₁₎			1 ₍₁₎	
<i>Diphasiastrum complanatum</i>		1 ₍₁₎		1 ₍₁₎	II ₍₁₎	1 ₍₁₎				
<i>Trollius europaeus</i>		1 ₍₁₎		1 ₍₁₎		1 ₍₁₎				
<i>Anemonastrum biarmense</i>		1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎		1 ₍₁₎	2 ₍₁₎			
							1 ₍₂₎			

Таблица 18 (продолжение)

Тип насаждения	Herbosa								Sphagnosa	
	1		2		3	4	5	6	7	8
Ассоциация	а	б	а	б						
Субассоциация									а	б
Число описаний	3	1	2	3	5	3	3	3	3	2
<i>Lactuca sibirica</i>					1 ⁽²⁾			1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	
<i>Hieracium altipes</i>	1 ⁽¹⁾				II(1)					
<i>Senecio nemorensis</i>					2 ⁽¹⁾			1 ⁽¹⁾		
<i>Lathyrus vernus</i>					2 ⁽¹⁻³⁾					
<i>Viola mauritii</i>					2 ⁽¹⁻²⁾					
<i>Lathyrus pratensis</i>					2 ⁽¹⁾					
<i>Cortusa matthioli</i>					1 ⁽³⁾					
<i>Gymnocarpium robertianum</i>					1 ⁽²⁾					
<i>Angelica archangelica</i>										
<i>Festuca ovina</i>								1 ⁽²⁾		
<i>Agrostis gigantea</i>								1 ⁽²⁾		
<i>Stellaria bungeana</i>					3 ⁽¹⁻²⁾	II ⁽¹⁾	1 ⁽²⁾	1 ⁽³⁾	1 ⁽³⁾	

Таблица 18 (продолжение)

Тип насаждения	Herbosa								Sphagnosa	
	1		2		3	4	5	6	7	8
Ассоциация	а	б	а	б					а	б
Субассоциация										
Число описаний	3	1	2	3	5	3	3	3	3	2
<i>Hylacomium splendens</i>	2 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽⁴⁾	1 ⁽³⁾	IV ⁽¹⁻⁶⁾	3 ⁽¹⁻⁵⁾	2 ⁽³⁻⁶⁾	2 ⁽²⁻⁵⁾	1 ⁽⁴⁾	
<i>Dicranum fuscescens</i>				2 ⁽¹⁻⁴⁾	II ⁽¹⁻⁴⁾	2 ⁽³⁻⁴⁾	3 ⁽²⁻⁵⁾	3 ⁽¹⁻³⁾		1 ⁽¹⁾
<i>Polytrichum commune</i>	3 ⁽¹⁻³⁾	1 ⁽⁴⁾			IV ⁽¹⁻⁶⁾	2 ⁽¹⁾		1 ⁽¹⁾	2 ⁽⁴⁾	1 ⁽²⁾
<i>Polytrichum strictum</i>							1 ⁽¹⁾		1 ⁽⁴⁾	
<i>Dicranum scorarium</i>	2 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾		II ⁽¹⁻³⁾	2 ⁽¹⁻³⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾		
<i>Brachythecium sp.</i>				2 ⁽²⁻³⁾	I ⁽³⁾	2 ⁽¹⁻³⁾	2 ⁽⁵⁻⁶⁾	1 ⁽¹⁾		
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	2 ⁽¹⁾		1 ⁽¹⁾	1 ⁽⁴⁾	II(1)	3 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾			
<i>Cladonia rangiferina</i>	2 ⁽¹⁾	1 ⁽²⁾	1 ⁽¹⁾		IV ⁽¹⁾		1 ⁽¹⁾			
<i>C. stellaris</i>	3 ⁽¹⁾	1 ⁽²⁾	1 ⁽¹⁾		IV ⁽¹⁾					
<i>Dicranum polysetum</i>					I ⁽¹⁾		1 ⁽²⁾			
<i>D. sp.</i>	1 ⁽¹⁾				III ⁽¹⁻³⁾	1 ⁽¹⁾				
<i>Plagiomnium ellipticum</i>					I ⁽¹⁾		1 ⁽²⁾	1 ⁽¹⁾		
<i>P. medium</i>					I ⁽¹⁾		1 ⁽²⁾			

<i>Polytrichum juniperinum</i>	I ₍₃₎	I ₍₁₎					I ₍₁₎			
<i>Ptilidium</i> sp.							I ₍₁₎			
<i>Rhytidium rugosum</i>		I ₍₃₎					I ₍₃₎			
<i>R. subpinnatus</i>							I ₍₃₎			
<i>R. triquetrus</i>		I ₍₁₎					I ₍₆₎			
<i>Sphagnum angustifolium</i>										
<i>S. balticum</i>										I ₍₂₎
<i>S. girgensohnii</i>										I ₍₄₎
<i>S. sp.</i>										I ₍₆₎
										3 ₍₆₋₈₎
										2 ₍₇₋₈₎
										1 ₍₁₎

Примечание. *Betuletum avenelloso-juniperosum* (a — *avenellosum*, б — *typicum*), 2 — *B. saxatili ruboso-calamagrostidosum* (a — *saxatili rubosum*, б — *obtusatae calamagrostidosum*), 3 — *B. gymnocarpiosum*, 4 — *B. mixto-herbosum*, 5 — *B. aconitosum*, 6 — *B. purpureae calamagrostidosum*, 7 — *B. globulari caricoso-sphagnosum* (a — *globulari caricosum*, б — *sylvatici equisetosum*), 8 — *B. purpureae calamagrostidosum-sphagnosum*. Виды, встречающиеся редко и с единичным (1) обилием: *древостой*. *Salix jenisseensis* — 3; подлесок: *Salix jenisseensis* — 7a; *S. hastata* — 2a; *S. lapponum* — 7a; травяно-кустарничковый ярус: *Actaea erythrocarpa* — 3, 4, 5; *A. spicata* — 2a; *Adoxa moschatellina* — 3, 4, 5; *Alchemilla* sp. — 16, 3, 4; *Antennaria dioica* — 2a; *Anthoxanthum odoratum* — 4; *Anthriscus sylvestris* — 6; *Athyrium filix-femina* — 5; *Bromopsis nemis* — 5; *Campanula patula* — 4; *Carex cinerea* — 4; *C. digitata* — 2a; *C. rhizina* — 4, 5; *Chamaedaphne calyculata* — 76; *Chrysosplenium alternifolium* — 5; *Cirsium oleraceum* — 7a; *Comoselinum tataricum* — 2a, 26, 6; *Corallorhiza trifida* — 7a; *Delphinium elatum* — 6; *Dianthus superbus* — 4; *Elymus caninus* — 4, 5; *Erigeron acris* — 2a; *Geum rivale* — 26; *Geracleum sibiricum* — 16, 26, 6; *Hieracium auritiacum* — 4; *H. timanense* — 3; *Hieracium vulgatum* — 3, 4, 6; *Hierochloa odorata* — 7a; *Hylotelephium triphyllum* — 26, 4, 5; *Juncus filiformis* — 8; *Lamium album* — 6; *Omalotheca sylvatica* — 4; *Oxycoccus palustris* — 7a; *Poa pratensis* — 4; *Polemonium caeruleum* — 26; *Ranunculus auricomus* — 26; *Sanguisorba officinalis* — 4; *Taraxacum officinale* — 3; *Urtica sondenii* — 5, 6; *Vaccinium uliginosum* — 7a; *Veronica longifolia* — 26, 4; *Vicia cracca* — 16, 2a; *V. sylvatica* — 1a, 3, 4; *Viola canina* — 16, 4; мохово-лишайниковый ярус: *Calliergon* sp. — 7a; *Cladonia arbuscula* — 3; *C. bellidiflora* — 6; *C. deformis* — 3, 6; *C. furcata* — 1a; *C. sulphurina* — 6; *C. uncialis*; *Peltigera* sp. — 1a, 3; *Ptilidium ciliare* — 5.

структура ..., 2001). Производные березняки травяные распространены в среднем течении р. Илыч на водораздельных пространствах (в долинах ручьев) и склонах приилычских чугр.

Древостои с одним-двумя пологами, сформированы деревьями *Betula pubescens* с примесью *Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Populus tremula*, *Pinus sibirica* и др. (всего в насаждениях данного типа зарегистрировано 9 видов деревьев). Возраст насаждений варьирует в широких пределах — от IV до XII класса. В спелых древостоях сомкнутость крон I полога составляет 0.4—0.8, средняя высота деревьев 16—18 м, максимальная — 22—24 м, средние значения диаметра стволов 15—20 см, максимальные достигают 50 см. II полог, если выражен, то, как правило, слабо сомкнут (0.2—0.3) и образован деревьями *Betula pubescens* и *Picea obovata* высотой от 6 до 16 м с диаметрами стволов от 6 до 28 см. В подросте отмечены все основные виды деревьев. Для производных березняков более характерно активное возобновление *Picea obovata* и *Abies sibirica*, а в коренных фитоценозах наряду с темнохвойными деревцами неплохо чувствуют себя молодые особи *Betula pubescens*.

В составе подлеска, обычно разреженного, но иногда довольно густого (сомкнутость до 0.5), зафиксировано 9 видов кустарников. Преобладают *Rosa acicularis*, *Juniperus communis*, *Rubus idaeus* и *Sorbus sibirica*. Характерной чертой насаждений рассматриваемого типа является наличие хорошо развитого (ОПП 60—80 %), богатого видами (116) травостоя. Список наиболее ценотически значимых видов травяно-кустарничкового яруса березняков травяных иной, чем в других типах насаждений формации **Betuleta Pubescentis**. Роль типичных видов таежно-лесной эколого-ценотической группы (*Vaccinium myrtillus*, *Avenella flexuosa*, *Maianthemum bifolium* и др.) снижается, и на ведущие позиции выходят более требовательные к богатству почв представители данной ЭЦГ (*Gymnocarpium dryopteris* — КУ 0.3, *Rubus saxatilis* — 0.18, *Oxalis acetosella* — 0.16), а также виды таежной лугово-лесной ЭЦГ (*Calamagrostis purpurea* — 0.24, *Chamaenerion angustifolium* — 0.18). На пробной площади размером 400 м² в среднем регистрировали 35 видов сосудистых растений (от 24 до 47 видов в конкретных описаниях). Напочвенный покров развит слабо (ОПП до 30 %, наиболее обильные виды: *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune* и *Hylacomium splendens*, *Dicranum fuscescens*) или полностью отсутствует.

Обобщение материалов, полученных ранее (Флора и растительность ..., 1997), а также в период с 2004 по 2010 гг. позволило нам выделить в пределах данной группы типов шесть синтаксонов ранга ассоциации (табл. 18). Условно их можно разделить на две группы. Первая (ассоциация **Betuletum avenelloso-juniperosum** субассоциа-

ция *avenellosum*, ассоциация *Betuletum saxatili ruboso-calamagrostidosum* субассоциация *saxatili rubosum*) включает в себя сообщества, более близкие по составу травяно-кустарничкового яруса к березнякам зеленомошным, характеризующимся производной природой. Вторая состоит из ассоциаций первичных березовых лесов, типичных для долин рек (*B. gymnocarpiosum*, *B. mixto-herbosum*, *B. aconitosum*, *B. purpureae calamagrostidosum*, *Betuletum saxatili ruboso-calamagrostidosum* (субасс. *typicum*)). С экологических позиций фитоценозы ассоциаций первой группы тяготеют к умеренно богатым почвам, сообщества ассоциаций второй группы развиваются на более обогащенном минеральными веществами субстрате (рис. 11, табл. 19).

Ранее для территории резервата А. А. Корчагиным (1940) была выделена ассоциация березняк луговиково-можжевельниковый (*Betuletum deschampsioso-juniperosum*). По мнению исследователя, данные сообщества, приуроченные к долинам небольших водотоков предгорного и горного районов, имеют первичную природу и отражают инверсию вертикальных поясов растительности (представляют собой аналог субальпийских березняков). Позднее сообщество, принадлежащее к данному синтаксону, было выявлено нами в долине ручья Соболиный (Флора и растительность ..., 1997).

На водоразделе притоков Илыча — Ыджидляги и Ичетляги нами отмечены березняки, в травяно-кустарничковом ярусе которых доминирует *Avenella flexuosa*, но подлесок разреженный, без явного преобладания *Juniperus communis*. Скорее всего, они формируются на месте темнохвойных лесов луговиковых и луговиково-зеленомошных. Эти фитоценозы, вероятно, можно рассматривать в ранге субассоциации *avenellosum* синтаксона, ранее выделенного А. А. Корчагиным (1940). Травяно-кустарничковый ярус достаточно сомкнутый (ОПП 35—70 %). Наибольшими показателями проективного покрытия наряду с *Avenella flexuosa* отличаются *Melampyrum pratense*, *Rubus arcticus*, *Chamaenerion angustifolium* и *Vaccinium vitis-idaea*. Среди менее обильных (ранги 1—4 балла), но высоко константных (V класс постоянства) растений можно отметить *Vaccinium myrtillus*, *Solidago virgaurea*, *Cirsium heterophyllum* и *Geranium sylvaticum*. Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса варьирует от 5 до 30 %, доминирует *Pleurozium schreberi*. В сообществах данной субассоциации зарегистрировано 56 таксонов сосудистых растений, 6 видов мхов и три вида лишайников. Средняя величина показателя α -разнообразия ассоциации составила 36 видов сосудистых растений на 400 м² при видовой насыщенности конкретных сообществ 32—40 таксонов.

По склонам речных долин вблизи скальных обнажений горных пород известнякового происхождения отмечены сообщества с доминиру-

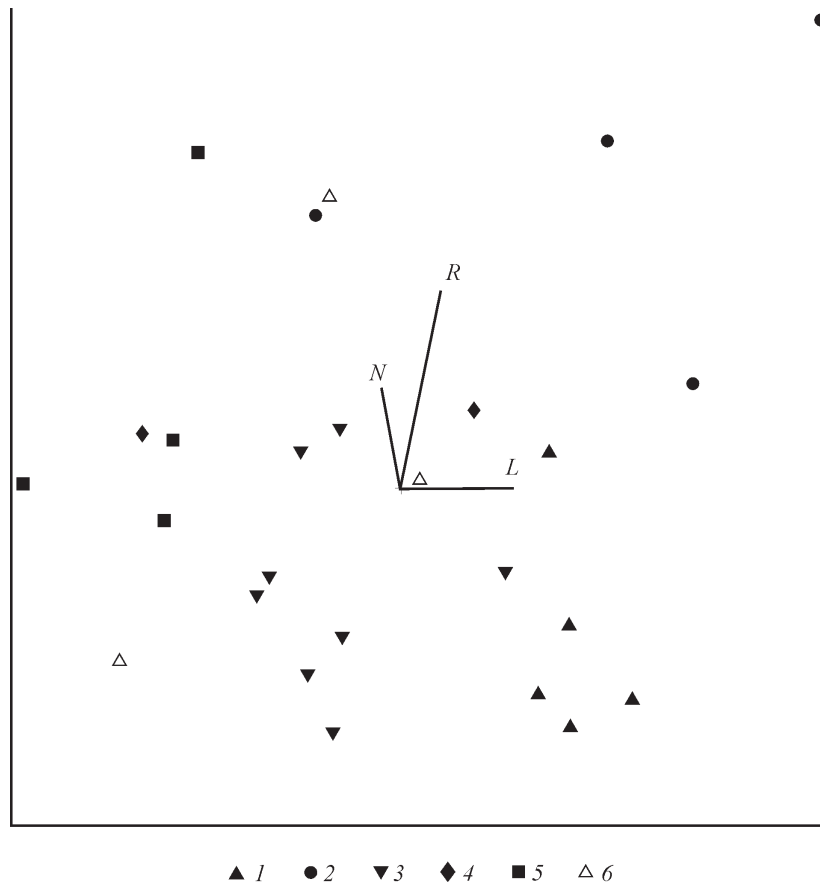


Рис. 11. Положение геоботанических описаний березовых лесов травяных в осях DCA с векторами экологических факторов.

1 — *Betuletum avenelloso-juniperosum*, 2 — *B. saxatili ruboso-calamagrostidosum*, 3 — *B. gymnocarpiosum*, *B. mixto-herbosum*, 5 — *B. aconitosum*, 6 — *B. purpureae calamagrostidosum*. N — богатство почв, R — кислотность, L — освещенность.

ванием *Rubus saxatilis* — вида, характерного для богатых хорошо дренированных почв. Помимо *Rubus saxatilis* под пологом таких насаждений к числу ценотически значимых видов (ранг удельного обилия 2—4 балла, V класс постоянства) относятся *Chamaenerion angustifolium*, *Melica nutans*, *Thalictrum minus* и *Galium boreale*. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 30—70 %, мхи и лишайники занимают до 10 % поверхности почвы либо отсутствуют. На каждой пробной площади отмечено по 33—35 видов сосудистых растений (в среднем — 34 таксона, всего 47). В сообществах ассоциации отмече-

Коэффициенты корреляции Пирсона и Кендалла с осями ординации, березняки травяные, N = 27

Фактор	Ось 1			Ось 2		
	r	r-sq	tau	r	r-sq	tau
F	-0.271	0.074	-0.209	0.235	0.055	0.084
N	-0.216	0.047	-0.380	0.508	0.258	0.280
R	0.318	0.101	0.151	0.704	0.496	0.617
L	0.534	0.286	0.363	0.026	0.001	0.009

Примечание. Экологические факторы по Г. Элленбергу: F — увлажнение, N — богатство почв, R — кислотность, L — освещенность

но 5 видов мхов и три вида лишайников. С. В. Дёгтевой (Ценотическая и флористическая структура ..., 2001) при классификации лиственных лесов подзон южной и средней тайги Республики Коми такие сообщества были отнесены к субассоциации *saxatili rubosum* ассоциации *Betuletum saxatili ruboso-calamagrostidosum*.

Фитоценозы субассоциации *typicum* ассоциации *Betuletum saxatili ruboso-calamagrostidosum* описаны на пойменных террасах рек Ыджидляга и Илыч. Их характерной чертой является наличие хорошо выраженного (сомкнутость 0.1—0.4) кустарникового яруса, в котором преобладает либо *Rubus idaeus*, либо *Spiraea media*. Травяной покров сомкнутый (ОПП 70—90 %), растения, формирующие его верхний подъярус, достигают высоты 160 см. Доминирует *Calamagrostis obtusata*, отмечается значительная примесь других злаков: *Calamagrostis purpurea*, *Melica nutans* и *Milium effusum*. Постоянно встречаются *Geranium albiflorum*, *Stellaria holostea*, заметную ценотическую роль играет *Rubus saxatilis*. В среднем на площади 400 м² отмечено 34 вида сосудистых растений (в конкретных описаниях по 25—40 таксонов). Напочвенный покров практически отсутствует, лишь на старом валеже встречаются подушечки зеленых мхов. Всего в сообществах данной ассоциации зарегистрировано 67 видов сосудистых растений и 7 видов мхов.

Фитоценозы ассоциации *Betuletum gymnocarpiosum* формируются по склонам речных долин в экотопах с нормальным увлажнением и мезотрофными гумифицированными подзолистыми почвами. В исследованной части резервата такие сообщества отмечены в окрестностях кордона Усть-Ляга и о-ва Биязьяди. Облик травяного покрова, проективное покрытие которого достигает 30—95 %, определяет *Gymnocarpium dryopteris*. Заметного обилия (ранг удель-

ного обилия до 6 баллов) могут достигать такие виды, как *Linnaea borealis*, *Maianthemum bifolium*, *Rubus saxatilis*, характерным спутником голокучника трехраздельного является *Oxalis acetosella*. Среди менее обильных (ранг 2—4 балла), но постоянно встречающихся (IV—V классы постоянства) растений можно отметить представителей группы высокотравья: *Calamagrostis purpurea*, *Chamaenerion angustifolium*, *Milium effusum*. Напочвенный покров развит слабо (ОПП 5—15 %) и сформирован в основном *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens* с примесью *Polytrichum commune*. На комлях стволов деревьев обычен *Dicranum fuscescens*.

Всего в составе ассоциации отмечено 69 видов сосудистых растений, 13 видов мхов и 6 видов лишайников. Видовая насыщенность конкретных сообществ варьировала в пределах 25—47 видов, среднее значение показателя α -разнообразия составило 37 видов на 400 м².

Сообщества *Betula pubescens* с доминированием в травяно-кустарничковом ярусе *Gymnocarpium dryopteris* были описаны также А. Н. Лащенковой (1954а) для Южного Тимана, С. В. Дёгтевой для подзон южной и средней тайги Республики Коми (Ценотическая и флористическая ..., 2001) и А. А. Ниценко (1972) для Восточно-Европейской равнины. В пределах Печоро-Илычского заповедника синтаксон отмечен впервые.

Березняки вейниковые (*Betuletum purpureae calamagrostidosum*), формирующиеся в поймах рек и долинах ручьев заповедника, многие исследователи относят к первичным мелколиственным насаждениям, которые сформировались на месте естественных пойменных лугов (Корчагин, 1940; Флора и растительность ..., 1997; Ценотическая и флористическая структура ..., 2001). Такие сообщества описаны нами в долине Илыча в районе о-ва Бияизьяди, а также в горно-лесном поясе хребта Щука-Ёльиз. Под пологом древостоев формируется разреженный подлесок, в котором преобладают *Rubus idaeus* и *Juniperus communis* (табл. 18). Общее проективное покрытие травяного покрова составляет 90—95 %. Доминирует *Calamagrostis purpurea*. Из высоко константных видов (V класс постоянства) можно отметить *Gymnocarpium dryopteris*, *Veratrum lobelianum*, *Maianthemum bifolium* и *Chamaenerion angustifolium*. Моховой покров угнетен. Видовой список ассоциации насчитывает 63 таксона сосудистых растений, отмечено 10 видов мхов и три вида лишайников. Показатель α -разнообразия сосудистых растений составил в среднем 31 вид на площадь 400 м², при этом видовая насыщенность конкретных сообществ варьировала от 24 до 42 таксонов.

Ранее рассматриваемая ассоциация указывалась для территории Печоро-Илычского заповедника рядом авторов (Самбук, 1930; Корчагин, 1940, Флора и растительность ..., 1997; Ценотическая и

флористическая структура ... (2001). Согласно данным, имеющимся в литературе, березняки вейниковые являются наиболее распространенными среди незаболоченных березняков северо-запада России (Ипатов, 1960а; Гаврилов, Карпов, 1962; Ниценко, 1972; Василевич, 1996), отмечены в пределах центральных районов России (Абатуров и др., 1982).

Березовые леса Республики Коми, в травяном покрове которых господствует *Aconitum septentrionale*, ранее включали в состав ассоциации **березняк крупнотравный** (Лашенкова, 1954а). Позднее С. В. Дёгтева при классификации мелколиственных лесов подзона южной и средней тайги республики выделила их в особую ассоциацию (Дёгтева, 2001; Ценолитическая и флористическая ..., 2001). Мы придерживаемся последней точки зрения и относим березняки с доминированием аконита, описанные в пойме Ильча и на склонах приильчских чугр, к ассоциации ***Betuletum aconitosum***. Травостой в таких сообществах густой (общее проективное покрытие 70—95 %), с отчетливо выраженной вертикальной структурой (высота подъярусов 150—40—15 см). Среди растений, формирующих I подъярус, преобладает *Aconitum septentrionale*, в пойменных экотопах заметного обилия достигает *Calamagrostis obtusata*. В состав второго подъяруса входят *Dryopteris expansa*, *Equisetum pratense*, *Geranium albiflorum* и *Milium effusum*. На склонах чугр развивается нижний ярус из *Gymnocarpium dryopteris*, *Oxalis acetosella* и *Rubus saxatilis*. Среди мхов наибольшее значение играют представители родов *Brachythecium*, *Rhythidiadelphus*, а также *Pleurozium schreberi*, *Dicranum fuscescens* (ОПП напочвенного покрова до 30—40 %). На пробных площадях отмечено от 30 до 39 видов сосудистых растений (в среднем — 34 вида, всего — 67). Обнаружено 17 видов мхов.

Последней в ряду синтаксонов березняков травяных (табл. 18) северной части Печоро-Ильчского заповедника стоит упомянуть ассоциацию ***Betuletum mixto-herbosum***. Фитоценозы данного синтаксона развиваются в долинах рек и ручьев, нижних частях склонов приильчских чугр в экотопах с нормальным увлажнением. Травяной покров довольно густой (ОПП 60—90 %), явных доминантов нет. Наибольшую ценолитическую роль играют *Geranium albiflorum*, *Cirsium heterophyllum*, *Melica nutans*, *Calamagrostis purpurea* и др. Общее проективное покрытие мхов не превышает 20—25 %, наиболее обычны широко распространенные лесные виды: *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и *Dicranum fuscescens*. Типичными чертами березовых лесов разнотравных являются высокое видовое богатство сосудистых растений (всего отмечено 93 вида) и значительная видовая насыщенность конкретных сообществ (39—47 видов, в среднем 43 вида).

Ассоциация *Betuletum mixto-herbosum* неоднократно упоминалась и для других районов Республики Коми (Юдин, 1934а; Лащенко, 1954а; Ценолитическая и флористическая ..., 2001). Нами она выделена достаточно условно. Для уточнения классификационного статуса сообществ, входящих в состав данного синтаксона, необходимы дальнейшие исследования.

Березняки сфагновые (*Betuleta sphagnosa*)

Березовые леса сфагновые встречаются по всей таежной зоне Республики Коми (Лащенко, 1954а; Леса Республики Коми, 1999; Ценолитическая и флористическая ..., 2001). В Печоро-Илычском биосферном заповеднике они приурочены к экотопам, которые характеризуются избыточным застойным увлажнением. Почвы торфянистые или торфяные, в различной степени оподзоленные и оглеенные. Древостой сомкнутые (0.4—0.7), состоят из двух-трех пологов, относятся к разным классам возраста. В составе основного полога (сомкнутость крон 0.3—0.4, высота стволов 16—20 м, диаметр — 12—35 см) доминирует *Betula pubescens* с примесью *Picea obovata*, *Pinus sylvestris*, *P. sibirica* и *Populus tremula*. Иногда верхний полог представлен редко стоящими деревьями *Picea obovata* высотой до 20 м, с диаметром стволов до 40 см. В таких случаях основной запас древесины сосредоточен во II пологе. Его сомкнутость 0.4—0.6, высота деревьев 10—16 м, диаметр их стволов — 10—40 см. В состав полога входят *Betula pubescens*, *Picea obovata* и *Abies sibirica*. III полог, если выражен, сформирован деревьями *Picea obovata* и *Abies sibirica* высотой 5—8 м с диаметром стволов 6—14 см; сомкнутость крон низкая (0.1—0.2). В составе подроста отмечено 5 видов деревьев. Активнее возобновляются хвойные (*Picea obovata* и *Abies sibirica*). В более увлажненных экотопах восстановление ели и пихты замедляется, более комфортно чувствует себя подрост *Betula pubescens*. Подлесок отсутствует или представлен единичными экземплярами *Sorbus sibirica*, *Juniperus communis*, *Salix lapponum* и др. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса достигает средних величин (50—70 %). В его составе наибольшую роль играют *Equisetum sylvaticum* (КУ 0.65), *Carex globularis* (0.5), *Vaccinium myrtillus* (0.39) и *Trientalis europaea* (0.15). Видовая насыщенность относительно невелика (от 12 до 28 видов, в среднем — 20 видов на 400 м²). Мохово-лишайниковый ярус представляет собой сплошной ковер (ОПП 95—98 %), в основном из *Sphagnum girgensohnii* с постоянной примесью *Polytrichum commune*. Всего в березняках сфагновых зарегистрировано 50 видов сосудистых растений и 9 видов мхов.

В рассматриваемом типе насаждений на основании анализа полученных материалов можно выделить две ассоциации (табл. 18). Наибольшее число описаний сфагновых березняков относится к ассоциации *Betuletum globulari caricoso-sylvatici equisetoso-sphagnosum*. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 50—85 %. Доминируют *Equisetum sylvaticum* либо *Carex globularis*, постоянно присутствуют *Vaccinium myrtillus*, *Linnaea borealis* и *Trientalis europaea*. В напочвенном покрове к *Sphagnum girgensohnii* постоянно примешивается *Polytrichum commune*. Список сосудистых растений синтаксона насчитывает 37 позиций, отмечено 7 видов мхов. В зависимости от соотношения доминантов и видов разных ЭЦГ ассоциацию можно подразделить на две субассоциации.

Фитоценозы субассоциации *globulari caricosum* развиваются на водораздельных пространствах по краям болот, отмечены в верхнем и среднем течении р. Илыч. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Carex globularis*, *Equisetum sylvaticum* значительно менее обилён. Характерной чертой сообществ является присутствие *Orthilia secunda*. На заболоченных участках водоразделов в верхнем течении р. Илыч распространены сообщества субассоциации *sylvatici equisetosum*, в составе нижних ярусов которых наибольшую ценогическую роль играет *Equisetum sylvaticum*. В подзонах южной и средней тайги Республики Коми (Прилузский, Койгородский, Усть-Вымский, Княжпогостский, Усть-Куломский районы) они также отмечены по заболоченным понижениям водораздельных пространств и окраинам болот (Ценогическая и флористическая структура ..., 2001). Для территории заповедника ассоциацию ранее не выделяли.

Ассоциацию *березняк хвощево-осоково-сфагновый* приводит для севера Московской Мещеры Т. К. Абесадзе (1983). Березовые леса хвощево-сфагновые описаны в Западной Сибири (Лашинский, 1965), на Европейском северо-западе России (Ниценко, 1972; Василевич, 1997; Волкова и др., 1999). А. А. Ниценко включает их в состав оксилофильной группы ассоциаций, В. И. Василевич рассматривает в составе ассоциации *Sphagno girgensohnii — Betuletum*.

Сообщество ассоциации *Betuletum calamagrostidoso-sphagnosum* описано в горно-лесном поясе хребта Щука-Ёльиз в долине ручья на склоне юго-западной экспозиции. В травяно-кустарничковом ярусе господствует *Calamagrostis purpurea*, ранга наполнителя достигает *Dryopteris expansa*. Напочвенный покров сплошной из *Sphagnum girgensohnii* и *S. balticum*. Ранее аналогичные сообщества с доминированием вейника на территории Республики Коми описывали А.Н. Лашенкова (1954а) и С. В. Дёгтева (Леса Республики Коми, 1999; Ценогическая и флористическая ..., 2001). В заповеднике ассоциация отмечена впервые.

Ассоциация *березняк вейниково-сфагновый* отмечена на северо-западе (Ниценко, 1972; Волкова и др., 1999) и в центральной части (Абатуров и др., 1982) Европейской России, а также в Томской обл. (Крылов, 1953) и Приобье (Горчаковский, 1949; Леса и лесное хозяйство ..., 1979), описана в Литве (Каразия, 1965).

Следует отметить, что сфагновые березовые леса развиваются в процессе заболачивания экотопов и часто представляют собой переходное звено к сфагновым облесенным болотам.

Березовые криволесья и редколесья (Montano-Betuleta)

Из источников литературы известно, что редколесья и криволесья, образованные искривленными формами березы, обычны для растительного покрова Южной Гренландии, Исландии, Скандинавского и Кольского полуостровов (Корчагин, Корчагина, 1932), Южного, Среднего и Северного Урала (Сочава, 1927; Горчаковский, 1966, 1975), Восточной Сибири (Седельников, 1979, 1988; Зибзеев, 2006).

А. А. Корчагин в своей сводке (1940), где приведено первое подробное описание растительности северной части Печоро-Ильчского заповедника, вслед за В. С. Говорухиным (1929б) рассматривал березу, формирующую горные криволесья и редколесья резервата, как вид *Betula tortuosa*. Позднее флористические исследования специалистов Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Лавренко и др., 1995) показали, что это экологическая форма *B. pubescens*. Мы рассматриваем формируемые ею сообщества как субформацию **Montano-Betuleta** формации **Pubescentis Betuleta**.

В составе данной субформации выделяются насаждения пяти типов: лишайниковые, зеленомошные, долгомошные, травяные и сфагновые. Древостои достаточно простые по составу и структуре: одно-, двухъярусные, с доминированием *Betula pubescens* и примесью *Larix sibirica*, *Abies sibirica*, *Picea obovata* и *Pinus sibirica*. При этом для стволов берёзы характерно искривление разной степени. Высота I полога варьирует от 4 до 12 м, часто выделяется второй вертикальный полог высотой 3—7 м. Общая сомкнутость древесного яруса колеблется в пределах от 0.1 до 0.6. С увеличением высоты над уровнем моря таксационные показатели насаждений ухудшаются, в частности уменьшается число деревьев на 1 га.

Наиболее активно возобновляется *Betula pubescens*, неплохо чувствует себя подрост *Abies sibirica*, встречаются единичные деревца *Pinus sibirica*, *Picea obovata* и *Larix sibirica*. В подлеске отмечено

15 видов кустарников, среди которых наибольшее значение имеют *Juniperus sibirica*, *Betula nana*, *Salix lapponum* и *Sorbus sibirica*.

Флористический список сосудистых растений, зарегистрированных в обследованных фитоценозах, насчитывает 157 видов. Наиболее значимыми с ценологических позиций таксонами являются *Vaccinium myrtillus*, *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis purpurea*, *Solidago virgaurea* и *Bistorta major*. В изученных сообществах зафиксировано 45 видов мхов и 40 — лишайников. Высоким постоянством во всех группах типов березовых криволесий и редколесий характеризуются шесть видов, которые относятся к трем эколого-ценологическим группам: таежно-лесной (*Avenella flexuosa*, *Solidago virgaurea*, *Trientalis europaea* и *Vaccinium myrtillus*), горно-тундровой (*Bistorta major*), горно-луговой (*Veratrum lobelianum*).

Для обследованных ключевых участков в составе субформации **Montano-Betuleta** выявлено 18 синтаксонов, принадлежащих к 5 типам насаждений (табл. 20, 21). Впервые для территории заповедника выявлена экотопическая приуроченность, приведена геоботаническая характеристика и оценено видовое разнообразие березовых криволесий и редколесий трех типов (зеленомошного, долгомошного и сфагнового).

Березовые криволесья и редколесья лишайниковые (Montano-Betuleta Cladinosa)

Березовые редколесья с доминированием в напочвенном покрове лишайников, встречающиеся на территории заповедника, ранее охарактеризованы только в работе А. А. Корчагина (1940). Исследователь указывал, что горные березняки лишайниковые встречаются в северной части резервата мозаично и не образуют сколь-либо протяженных контуров. А. А. Корчагин привел описания двух сообществ, отнесенных им к ассоциациям *Tortuoso-Betuletum uligino-vaccinosum* и *Tortuoso-Betuletum myrtillosum*. Под пологом березы в напочвенном покрове в них господствуют лишайники рода *Cladonia*: *C. rangiferina*, *C. arbuscula*, *C. stellaris* и *C. elongata*. Ю. П. Юдин (1954а) также приводит их для Северного Урала.

Нами в пределах исследованных ключевых участков отмечены единичные фитоценозы рассматриваемого типа, располагающиеся, как правило, вдоль верхней границы леса (высоты 640—650 м над ур. м.) в экотопах с наиболее сухими и бедными щебнистыми почвами. Древостой описанных сообществ одноярусный, разреженный (сомкнутость 0.1—0.3), с явным преобладанием *Betula pubescens*, высота деревьев которой достигает 2—5 м при значениях диаметра стволов

Таблица 20

Частичная синонимическая таблица березовых криволинейных и редколесий
(лишайниковый, зеленомошный и долгомошный типы насаждений)

Тип насаждения	Cladinoso		Hyalomioso					Polytichosa				
	1	2	а	б	в	а	б	3	4	5	6	7
Ассоциация												
Субассоциация			а	б	в	а	б					а б
Число описаний	2	3	11	8	2	2	3	3	3	3	3	4
<i>Древостой</i>												
<i>Abies sibirica</i>			IV	II	2	2	2	2	2	1		
<i>Betula pubescens</i>	2	3	V	V	2	2	3	3	3	3	4	3
<i>Larix sibirica</i>	1		I	II	2	2	1				1	
<i>Picea obovata</i>	1		IV	II	1	1	2	1	1	2	1	
<i>Pinus sibirica</i>	1		II	II	1	1	3	1	1	1		
<i>Подлесок</i>												
<i>Betula nana</i>	1	1	IV	II		2	2	1	1	1	3	2
<i>Juniperus sibirica</i>	1	2	III	V	1	1	3	2	1	1	3	3
<i>Salix lapponum</i>			I	I					1	1	2	1
<i>S. phylicifolia</i>									1	1		2
<i>Sorbus sibirica</i>		3	IV	V	2	2	3	2	2	3	2	1

Травяно-кустарничковый ярус

<i>Vaccinium myrtillus</i>	2 ₍₇₋₆₎	3 ₍₅₎	V ₍₅₋₈₎	V ₍₆₋₈₎	2 ₍₅₋₇₎	3 ₍₆₋₇₎	3 ₍₄₋₈₎	3 ₍₅₋₆₎	3 ₍₃₋₄₎	4 ₍₆₋₇₎	3 ₍₄₎
<i>Avenella flexuosa</i>	2 ₍₄₋₅₎	3 ₍₇₎	V ₍₄₋₅₎	V ₍₁₋₃₎	2 ₍₂₋₃₎	3 ₍₂₋₃₎	3 ₍₄₋₅₎	2 ₍₂₋₃₎	3 ₍₂₋₄₎	4 ₍₁₋₄₎	3 ₍₆₋₈₎
<i>Bistorta major</i>	2 ₍₁₎	3 ₍₁₋₄₎	V ₍₁₋₃₎	V ₍₁₋₃₎	I ₍₁₎	3 ₍₁₋₂₎	3 ₍₁₋₃₎	3 ₍₂₋₄₎	2 ₍₂₎	4 ₍₁₋₄₎	3 ₍₃₋₄₎
<i>Veratrum lobelianum</i>	1 ₍₁₎	2 ₍₁₎	V ₍₁₋₅₎	IV ₍₁₎	I ₍₁₎	2 ₍₁₎	3 ₍₁₎	2 ₍₁₋₂₎	1 ₍₂₎	2 ₍₁₎	3 ₍₁₋₃₎
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	2 ₍₃₋₄₎	2 ₍₁₎	V ₍₁₋₄₎	V ₍₁₋₄₎	2 ₍₃₋₄₎	3 ₍₅₋₆₎	2 ₍₁₋₂₎	1 ₍₁₎	2 ₍₁₎	2 ₍₂₋₄₎	3 ₍₁₎
<i>Nardus stricta</i>	1 ₍₂₎	2 ₍₁₎	III ₍₁₋₂₎	I ₍₂₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎			3 ₍₈₎	2 ₍₃₋₄₎	3 ₍₁₎
<i>Vaccinium uliginosum</i>	2 ₍₃₎		V ₍₁₋₄₎	V ₍₁₋₄₎	2 ₍₅₋₇₎	2 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	2 ₍₂₋₃₎	2 ₍₄₎	2 ₍₁₋₂₎
<i>Anemonastrum biarmense</i>	1 ₍₁₎		IV ₍₁₋₄₎	V ₍₁₋₄₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	3 ₍₁₋₄₎	2 ₍₁₋₃₎		2 ₍₁₎	1 ₍₁₎
<i>Carex globularis</i>	1 ₍₁₎		II ₍₁₋₄₎	II ₍₁₋₄₎		I ₍₁₎		3 ₍₄₋₆₎		2 ₍₁₎	
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>			III ₍₁₋₃₎	III ₍₁₎		3 ₍₁₋₄₎	3 ₍₅₋₆₎	2 ₍₁₋₃₎		2 ₍₁₎	
<i>Equisetum sylvaticum</i>			I ₍₁₎	I ₍₁₎				1 ₍₆₎			
<i>Anthoxanthum alpinum</i>		1 ₍₁₎	II ₍₁₋₃₎	II ₍₁₋₃₎			2 ₍₁₎	2 ₍₁₋₃₎			2 ₍₁₋₂₎
<i>Calamagrostis purpurea</i>			II ₍₁₋₃₎	IV ₍₁₋₄₎		2 ₍₁₎	2 ₍₁₎	2 ₍₄₎		1 ₍₁₎	2 ₍₁₎
<i>Melampyrum pratense</i>			III ₍₁₋₄₎	II ₍₁₎			2 ₍₁₋₂₎	2 ₍₁₎	1 ₍₂₎		
<i>Dryopteris expansa</i>		1 ₍₁₎	II ₍₄₎	I ₍₁₎	2 ₍₂₋₄₎		2 ₍₁₋₂₎	2 ₍₁₋₂₎		1 ₍₁₎	
<i>Melampyrum sylvaticum</i>			II ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	1 ₍₁₎	3 ₍₁₋₃₎	2 ₍₁₎			
<i>Hieracium vulgatum</i>		1 ₍₁₎	I ₍₁₎	II ₍₁₎			2 ₍₁₎	1 ₍₁₎			
<i>Luzula pilosa</i>		1 ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	1 ₍₁₎		2 ₍₁₎	1 ₍₁₎			

<i>Solidago virgaurea</i>	1 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁻²⁾	V ⁽¹⁻³⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	3 ⁽¹⁾	2 ⁽²⁻³⁾	2 ⁽²⁻⁴⁾	3 ⁽²⁾	4 ⁽¹⁻²⁾	3 ⁽¹⁻⁴⁾
<i>Carex brunnescens</i>	1 ⁽²⁾	3 ⁽²⁾	IV ⁽¹⁻³⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁺²⁾	3 ⁽¹⁺³⁾	3 ⁽¹⁺²⁾
<i>Festuca ovina</i>		2 ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽²⁾	2 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾
<i>Hieracium alpinum</i>		2 ⁽²⁾	III ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾
<i>Luzula frigida</i>		3 ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾
<i>Juncus trifidus</i>	2 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	I ⁽²⁾	I ⁽²⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁺⁴⁾	1 ⁽¹⁾
<i>Rubus arcticus</i>			III ⁽¹⁻²⁾	II ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾
<i>Carex vaginata</i>			I ⁽²⁾	II ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾
<i>Diphasiastrum alpinum</i>	2 ⁽¹⁾		I ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾		1 ⁽¹⁾		
<i>Omalotheca norvegica</i>			II ⁽¹⁾			2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾			1 ⁽¹⁾
<i>Rumex acetosa</i>						2 ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾		1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾
<i>Sanguisorba officinalis</i>			I ⁽¹⁻³⁾			1 ⁽²⁾	1 ⁽¹⁾		1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾
<i>Dryopteris carthusiana</i>			I ⁽¹⁾				1 ⁽¹⁾			
<i>Pachypleurum alpinum</i>			I ⁽¹⁾				1 ⁽²⁾			
<i>Hieracium species</i>			I ⁽¹⁾						3 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾
<i>Rubus chamaemorus</i>			I ⁽¹⁾						2 ⁽¹⁾	

Мохово-лишайниковый ярус

<i>Cetraria islandica</i>	2 ⁽⁶⁾	3 ⁽¹⁻³⁾	III ⁽¹⁻⁴⁾	2 ⁽²⁾	2 ⁽³⁺⁴⁾			3 ⁽²⁻⁴⁾	4 ⁽¹⁻⁴⁾	2 ⁽¹⁾
<i>Pleurozium schreberi</i>	2 ⁽¹⁻⁴⁾	3 ⁽²⁻⁴⁾	V ⁽¹⁻⁷⁾	1 ⁽³⁾	3 ⁽⁶⁻⁷⁾	3 ⁽³⁻⁷⁾	3 ⁽⁵⁻⁷⁾	3 ⁽¹⁻⁴⁾		3 ⁽²⁻³⁾

Таблица 20 (продолжение)

Тип насаждения	Cladinososa		Нуюсомиоса						Polytrichosa			
	1		2		3		4	5	6	7		
	а	б	а	б	а	б				а	б	
Ассоциация												
Субассоциация												
Число описаний	2	11	8	3	2	3	3	3	3	4	3	
<i>Dicranum fuscescens</i>	1 ⁽⁴⁾	IV ⁽²⁻⁸⁾	V ⁽³⁻⁸⁾		2 ⁽⁸⁾	3 ⁽³⁻⁶⁾	2 ⁽⁴⁻⁵⁾	3 ⁽³⁻⁵⁾	1 ⁽²⁾	3 ⁽³⁻⁷⁾	3 ⁽¹⁻²⁾	
<i>D. scorarium</i>	1 ⁽⁴⁾	III ⁽¹⁻⁸⁾	II ⁽²⁻⁸⁾				1 ⁽⁷⁾		3 ⁽³⁻⁶⁾		3 ⁽²⁻³⁾	
<i>Polytrichum commune</i>		III ⁽¹⁻⁵⁾	II ⁽⁴⁾		1 ⁽²⁾	1 ⁽¹⁾		3 ⁽²⁻⁶⁾	2 ⁽³⁻⁴⁾	1 ⁽⁷⁾	3 ⁽²⁻⁸⁾	
<i>P. strictum</i>	1 ⁽⁴⁾	IV ⁽¹⁻³⁾	IV ⁽¹⁻²⁾		2 ⁽²⁻³⁾	1 ⁽⁴⁾		2 ⁽³⁾	3 ⁽²⁻⁶⁾	1 ⁽⁷⁾	3 ⁽³⁻⁶⁾	
<i>P. juniperinum</i>	2 ⁽²⁻³⁾	III ⁽¹⁻⁴⁾	II ⁽¹⁻²⁾			2 ⁽²⁾			3 ⁽³⁻⁸⁾	3 ⁽²⁻⁸⁾	2 ⁽⁴⁻⁷⁾	
<i>Cladonia bellidiflora</i>	1 ⁽¹⁾	III ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾		2 ⁽¹⁺²⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁻²⁾	
<i>C. arbuscula</i>	2 ⁽¹⁺²⁾	III ⁽¹⁾	III ⁽¹⁻²⁾		1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾		3 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	
<i>C. gracilis</i>	1 ⁽¹⁾	III ⁽¹⁺²⁾	II ⁽¹⁾		1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾		2 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁺²⁾	1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	
<i>C. uncialis</i>	2 ⁽¹⁺²⁾	III ⁽¹⁾	II ⁽¹⁻²⁾		1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾		2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	
<i>C. rangiferina</i>		II ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾		1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾			2 ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	
<i>C. deformis</i>	1 ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽²⁾				1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾				
<i>Stereocaulon sp.</i>	1 ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾			1 ⁽¹⁾			3 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾		
<i>C. sulphurina</i>	1 ⁽²⁾	I ⁽¹⁾	II ⁽¹⁻²⁾		1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾						
<i>Sphagnum angustifolium</i>		I ⁽³⁾	I ⁽³⁾					1 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁻³⁾		3 ⁽¹⁻⁴⁾	

<i>Aulacomnium palustre</i>	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	2 ^(1,2)	I ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	2 ^(1,3)
<i>Hylacomium splendens</i>	I ^(1,4)	I ⁽⁴⁾	I ⁽⁴⁾	I ⁽⁴⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽²⁾
<i>C. stellaris</i>	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽⁴⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾
<i>C. cornuta</i>	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾
<i>Stereocaulon paschale</i>	I ⁽¹⁾	II ^(1,2)	II ^(1,2)	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾
<i>Cetraria ericetorum</i>	I ⁽¹⁾	I ⁽²⁾	I ⁽²⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾
<i>Nephroma arcticum</i>	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾
<i>Sphagnum species</i>	I ⁽¹⁾	II ^(1,2)	II ^(1,2)	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾
<i>Racomitrium microcarpon</i>	II ^(1,3)	II ^(1,2)	II ^(1,2)	II ^(1,2)	2 ⁽¹⁾	2 ^(2,3)	1 ⁽¹⁾
<i>Brachythecium sp.</i>	I ⁽²⁾	I ⁽²⁾	I ⁽²⁾	I ⁽³⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽³⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾
<i>Ptilidium sp.</i>	I ⁽²⁾	II ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	I ⁽²⁾	I ⁽²⁾	I ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾
<i>Dicranum sp.</i>	II ^(4,5)	II ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	I ⁽²⁾	I ⁽⁴⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾
<i>Sphagnum warnstorffii</i>	I ⁽¹⁾	I ⁽²⁾	I ⁽²⁾	I ⁽²⁾	1 ⁽⁴⁾	1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾
<i>Barbilophozia sp.</i>	I ⁽¹⁾	I ⁽²⁾	I ⁽²⁾	I ⁽²⁾	I ⁽⁴⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾
<i>Cladonia alpestris</i>	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽²⁾	I ⁽⁴⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾
<i>Trapeliopsis granulosa</i>	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽³⁾	2 ⁽²⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	I ^(1,2)	I ^(1,2)	I ^(1,2)	I ⁽³⁾	I ⁽³⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾
<i>Sanionia uncinata</i>	I ^(1,2)	I ^(1,2)	I ^(1,2)	I ⁽²⁾	I ⁽²⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾

Таблица 20 (продолжение)

Тип насаждения	Cladinoso		Hylocomosio					Polytrichosa		
	1	2	3	4	5	6	7			
Ассоциация										
Субассоциация		а б	а б						а б	
Число описаний	2	3 11	2 3	3	3	3	3	4	3	
<i>Hylocomium species</i>					1 ⁽³⁾					
<i>Lophozia species</i>										

Примечание. Ассоциации: 1 — *Montano-Betuletum avenelloso-myrtilloso-cetrariosum*, 2 — *M.-B. avenelloso-myrtilloso-hylocomosium* (2a — *avenellosum*, 2б — *typicum*, 2в — *myrtillosum*), 3 — *M.-B. fruticoso-hylocomosium* (3a — *uliginosum*, 3б — *empetrosum*), 4 — *M.-B. gymnocarpioso-myrtilloso-hylocomosium*, 5 — *M.-B. caricoso-hylocomosium*, 6 — *M.-B. nardo-polytrichosum*, 7 — *M.-B. avenelloso-myrtilloso-polytrichosum* (7a — *typicum*, 7б — *avenellosum*). Виды с низким обилием (1) и встречаемостью: подлесок: *Juniperus communis* — 2б; *Rosa acicularis* — 5; *Salix glauca* — 4, 5; *S. lanata* — 5; травяно-кустарничковый ярус: *Cirsium heterophyllum* — 5; *Contoselinum tataricum* — 4; *Deschampsia glauca* — 4, 5; *Dryopteris carthusiana* — 2б, 5, 7а; *Galium boreale* — 4; *Hieracium prenanthoides* — 2б, 4; *Huperzia selago* — 1; *Linnaea borealis* — 2б; *Loiseleuria procumbens* — 1; *Lycopodium annotinum* — 2б, 5; *Maianthemum bifolium* — 2б, 2в; *Phegopteris connectilis* — 5; *Phleum alpinum* — 4, 7; *Poa pratensis* — 7; *Pyrola grandiflora* — 2б; *P. minor* — 2б, 5; *Ranunculus prorepens* — 7; *Rumex thursiflorus* — 4; *Tanacetum bipinnatum* — 7; *Vaccinium vitis-idaea* — 1, 5; *Viola biflora* — 2б, 4, 5; *V. palustris* — 2в, 5; мохово-лишайниковый ярус: *Cladonia coccifera* — 1; *C. еstosуна* — 1, 2в, 7а; *C. subfurcata* — 2а, 2б, 2в; *Ptilidium ciliare* — 2б; *Ptilidium crista-castrensis* — 5; *Sphagnum cuspidatum* — 2б.

Таблица 21

Частичная синогическая таблица березовых редколесий
и криволесий (гравяной и сфагновый типы насаждений)

Тип насаждения	Herbosa						Sphagnosa			
	1	2	3	4	5	6	7	8		
Ассоциация	1	2	3	4	5	6	7	8		
Субассоциация						а	б	б		
	5	22	4	3	10	5	4	4	2	
<i>Древостой</i>										
<i>Betula pubescens</i>	V	V	4	3	V	V	4	4	4	2
<i>Abies sibirica</i>		I	1	3	II	III	4	1	1	
<i>Picea obovata</i>	I	II		1	I	II	2	3	1	1
<i>Pinus sibirica</i>		I		2		I	1	1		
<i>Подлесок</i>										
<i>Sorbus sibirica</i>	I	II	2	1	1	II	2	3	2	
<i>Juniperus sibirica</i>	I	III	3		1	I	2	2	1	
<i>Betula nana</i>		II	1		1	III	2	2	3	1
<i>Salix glauca</i>		II	2	1	1	III	3	1	1	
<i>S. lapponum</i>		IV	3		1	III	3	2	4	1

Таблица 21 (продолжение)

Тип насаждения	Herbosa					Sphagnosa		
	1	2	3	4	5	6	7	8
Ассоциация								
Субассоциация						а	а	б
	5	22	4	3	10	5	4	4
<i>S. phlycticifolia</i>	I	III	2		1	IV	4	2
<i>Rosa acicularis</i>		I		1	1		1	
<i>Salix jenisseensis</i>		I			1	III	1	2
<i>S. lanata</i>	I	II	1		1	I		1
<i>Травяно-кустарничковый ярус</i>								
<i>Calamagrostis purpurea</i>	I ₍₁₎	V ₍₃₋₈₎	4 ₍₃₋₅₎	3 ₍₂₋₄₎	V ₍₁₋₅₎	V ₍₅₋₈₎	4 ₍₃₋₅₎	4 ₍₂₋₄₎
<i>Geranium albiglorum</i>	I ₍₁₎	V ₍₁₋₄₎	4 ₍₆₎	1 ₍₁₎	IV ₍₁₋₄₎	V ₍₁₋₃₎	1 ₍₂₎	1 ₍₃₎
<i>Avenella flexuosa</i>	V ₍₆₋₈₎	IV ₍₁₋₄₎	4 ₍₁₋₂₎	2 ₍₁₋₃₎	V ₍₁₋₅₎	III ₍₁₋₂₎	4 ₍₁₋₄₎	3 ₍₁₎
<i>Solidago virgaurea</i>	V ₍₁₋₅₎	V ₍₁₋₅₎	4 ₍₁₋₃₎	2 ₍₁₎	V ₍₂₋₅₎	V ₍₁₋₂₎	4 ₍₂₋₅₎	3 ₍₁₋₃₎
<i>Vaccinium myrtillus</i>	IV ₍₃₋₅₎	V ₍₁₋₆₎	2 ₍₁₋₂₎	2 ₍₁₋₄₎	IV ₍₁₋₅₎	V ₍₁₋₂₎	4 ₍₁₋₃₎	2 ₍₂₎
<i>Anemonastrum biarmense</i>	IV ₍₁₋₄₎	IV ₍₁₋₄₎	4 ₍₁₋₄₎		IV ₍₁₋₅₎	II ₍₁₎	3 ₍₂₎	1 ₍₁₎
<i>Sanguisorba officinalis</i>	I ₍₁₎	IV ₍₁₋₂₎	4 ₍₁₋₂₎		V ₍₁₋₅₎	IV ₍₁₋₃₎	4 ₍₁₋₃₎	3 ₍₁₋₃₎
								2 ₍₁₋₃₎

<i>Cirsium heterophyllum</i>		III ₍₁₋₃₎	4 ₍₁₋₂₎	1 ⁽¹⁾	III ₍₁₋₅₎	IV ₍₁₋₂₎	3 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	II ₍₁₋₂₎	III ₍₁₋₅₎	3 ₍₂₋₃₎		III ₍₁₋₅₎	IV ₍₁₋₂₎	2 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾
<i>Athyrium distentifolium</i>	I ⁽¹⁾	III ₍₁₋₃₎	2 ⁽¹⁾	3 ₍₆₋₈₎	III ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾		1 ⁽¹⁾
<i>Dryopteris expansa</i>	II ⁽¹⁾	III ₍₁₋₅₎	2 ⁽¹⁾	3 ₍₁₋₄₎	III ⁽¹⁾	III ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾
<i>Aconitum septentrionale</i>		IV ₍₁₋₅₎	2 ₍₁₋₂₎	2 ₍₁₋₃₎	II ⁽¹⁾	II ₍₁₋₂₎		
<i>Milium effusum</i>		II ₍₁₋₅₎	2 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾		
<i>Vaccinium uliginosum</i>	II ₍₂₋₄₎	II ₍₁₋₅₎			I ₍₁₋₂₎	I ⁽¹⁾		
<i>Viola biflora</i>	I ⁽¹⁾	IV ₍₁₋₃₎	4 ₍₁₋₄₎		IV ₍₁₋₃₎	III ₍₁₋₃₎		
<i>Rumex acetosa</i>	I ⁽¹⁾	IV ₍₁₋₃₎	3 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	IV ₍₁₋₃₎	II ⁽¹⁾		1 ⁽¹⁾
<i>Tanacetum bipinnatum</i>	I ⁽¹⁾	II ₍₁₋₂₎	1 ⁽¹⁾		II ₍₂₋₄₎	II ⁽¹⁾		
<i>Pachypleurum alpinum</i>	I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾		I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾		
<i>Phleum alpinum</i>	II ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾		III ₍₁₋₃₎	I ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	
<i>Angelica archangelica</i>		II ₍₁₋₄₎	2 ⁽¹⁾		I ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾		
<i>Poa sp.</i>		II ₍₁₋₂₎	1 ⁽¹⁾		III ₍₁₋₂₎			
<i>Geranium sylvaticum</i>		I ₍₂₋₄₎	1 ⁽²⁾	1 ⁽³⁾				
<i>Crepis sibirica</i>		I ₍₁₋₂₎		1 ⁽¹⁾	I ⁽³⁾			
<i>Hieracium vulgatum</i>	I ⁽¹⁾	I ₍₁₋₃₎			II ⁽¹⁾			
<i>Stellaria bungeana</i>		II ₍₁₋₄₎	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾				

Таблица 21 (продолжение)

Тип насаждения	Herbosa					Sphagnosa		
	1	2	3	4	5	6	7	8
Ассоциация								
Субассоциация						а	а	б
	5	22	4	3	10	5	4	2
<i>Trollius europaeus</i>		I ₍₁₋₂₎	3 ⁽¹⁾					
<i>Equisetum pratense</i>		I ₍₁₋₂₎	I ⁽¹⁾					
<i>Rhodiola rosea</i>		I ₍₁₋₃₎	I ⁽¹⁾					
<i>Hieracium prenanthoides</i>		I ₍₁₋₂₎			II ₍₁₋₂₎			
<i>Antennaria alpina</i>		I ₍₂₎		I ⁽¹⁾				
<i>Phegopteris connectilis</i>		II ₍₁₋₂₎		3 ⁽¹⁻⁴⁾				
<i>Rumex thyrsiflorus</i>		II ⁽¹⁾		I ⁽¹⁾				
<i>Pyrola minor</i>		I ⁽¹⁾			II ⁽¹⁾			
<i>Juncus trifidus</i>	I ⁽³⁾	I ⁽¹⁾						
<i>Campanula rotundifolia</i>	I ⁽³⁾							
<i>Carex arctisibirica</i>	I ⁽³⁾							
<i>Bistorta vivipara</i>		I ₍₄₎						

<i>Anthoxanthum odoratum</i>		II ₍₁₋₃₎						I ₍₁₎	
<i>Hieracium hypoglaucum</i>		I ₍₁₋₂₎							
<i>Oxalis acetosella</i>			2 ₍₁₎						
<i>Juncus filiformis</i>	I ₍₁₎	I ₍₁₋₃₎	I ₍₁₎	I ₍₄₎	IV ₍₁₋₅₎	3 ₍₂₋₄₎	4 ₍₃₋₇₎	4 ₍₅₋₈₎	I ₍₂₎
<i>Carex globularis</i>		II ₍₁₋₃₎	I ₍₁₎	II ₍₁₎	III ₍₁₋₃₎	3 ₍₃₋₄₎	4 ₍₅₋₆₎	2 ₍₁₋₃₎	
<i>Nardus stricta</i>	I ₍₄₎			II ₍₁₎		2 ₍₁₎	I ₍₄₎	I ₍₅₎	
<i>Eriophorum vaginatum</i>							I ₍₁₎	4 ₍₁₋₅₎	I ₍₄₎
<i>Comarum palustre</i>		I ₍₂₎			II ₍₂₋₅₎		2 ₍₁₎	2 ₍₃₎	I ₍₅₎
<i>Carex rostrata</i>								I ₍₄₎	2 ₍₇₎
<i>Rubus chamaemorus</i>		I ₍₁₋₂₎		I ₍₁₎	II ₍₁₎	I ₍₁₎	3 ₍₁₋₃₎	4 ₍₁₋₃₎	
<i>Ligularia sibirica</i>					III ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	
<i>Carex cinerea</i>					II ₍₁₎		I ₍₁₎	I ₍₁₎	
<i>C. rotundata</i>					I ₍₂₎			I ₍₄₎	
<i>Baeothryon cespitosum</i>								I ₍₄₎	
<i>Andromeda polifolia</i>								I ₍₄₎	
<i>Veratrum lobelianum</i>	IV ₍₁₋₃₎	V ₍₁₋₄₎	4 ₍₁₋₃₎	V ₍₁₋₃₎	IV ₍₁₋₄₎	4 ₍₄₋₆₎	4 ₍₁₋₃₎	4 ₍₁₋₃₎	I ₍₁₎
<i>Bistorta major</i>	V ₍₁₋₄₎	V ₍₁₋₄₎	4 ₍₁₋₃₎	V ₍₁₋₅₎	V ₍₁₋₄₎	3 ₍₄₋₅₎	3 ₍₁₎	2 ₍₁₋₃₎	I ₍₁₎
<i>Trientalis europaea</i>	IV ₍₁₋₃₎	V ₍₁₋₂₎	4 ₍₁₎	V ₍₁₋₂₎	IV ₍₁₎	4 ₍₁₋₃₎	4 ₍₁₋₂₎	4 ₍₁₋₂₎	I ₍₁₎

Таблица 21 (продолжение)

Тип насаждения	Herbosa					Sphagnosa				
	1	2	3	4	5	6		7		8
						а	б	а	б	
Ассоциация										
Субассоциация										
	5	22	4	3	10	5	4	4	4	2
<i>Anthoxanthum alpinum</i>	IV ⁽¹⁻²⁾	II ⁽¹⁻²⁾	4 ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾	V ⁽¹⁻⁴⁾	III ⁽¹⁻²⁾	4 ⁽¹⁻⁴⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	II ⁽¹⁾	V ⁽¹⁻⁴⁾	4 ⁽¹⁻³⁾	2 ⁽¹⁻³⁾	V ⁽¹⁻⁴⁾	IV ⁽¹⁻²⁾	3 ⁽¹⁻³⁾	4 ⁽¹⁻²⁾	3 ⁽¹⁻²⁾	
<i>Deschampsia glauca</i>	I ⁽¹⁾	II ⁽¹⁻²⁾	3 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	III ⁽¹⁻²⁾	II ⁽¹⁾	4 ⁽¹⁻²⁾	2 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	
<i>Rubus arcticus</i>	I ⁽¹⁾	II ⁽¹⁻³⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	
<i>Alchemilla</i> sp.		III ⁽¹⁻⁴⁾	4 ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾	III ⁽¹⁾	IV ⁽¹⁻³⁾	2 ⁽¹⁾	1 ⁽²⁾	3 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾
<i>Equisetum sylvaticum</i>		III ⁽¹⁻⁴⁾	3 ⁽¹⁻³⁾	2 ⁽¹⁾	II ⁽¹⁻³⁾	IV ⁽³⁻⁴⁾	1 ⁽²⁾	3 ⁽¹⁻⁴⁾	2 ⁽¹⁻³⁾	1 ⁽³⁾
<i>Melampyrum pratense</i>		I ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	III ⁽¹⁻³⁾	I ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾	
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	I ⁽²⁾	II ⁽¹⁻²⁾	3 ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾	II ⁽¹⁻²⁾	II ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	
<i>Carex brunnescens</i>	IV ⁽¹⁻²⁾	III ⁽¹⁾		1 ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	
<i>Luzula frigida</i>	IV ⁽¹⁾	I ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾		III ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	
<i>Ranunculus propinquis</i>	I ⁽¹⁾	III ⁽¹⁻²⁾	4 ⁽¹⁻²⁾		II ⁽¹⁻²⁾	II ⁽¹⁻²⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	1 ⁽¹⁾	
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	I ⁽²⁾	I ⁽¹⁾			I ⁽¹⁾	II ⁽¹⁾	2 ⁽¹⁾	3 ⁽¹⁻³⁾	2 ⁽¹⁾	

Таблица 21 (продолжение)

Тип насаждения	Herbosa								Sphagnosa				
	1	2	3	4	5	6	7	8					
Ассоциация													
Субассоциация						а	б	а	б				
	5	22	4	3	10	5	4	4	4	2			
<i>Dactylorhiza traunsteineri</i>			I ₍₁₎			I ₍₂₎							
<i>Мохово-лишайниковый ярус</i>													
<i>Aulacomnium palustre</i>		I ₍₁₎				I ₍₁₎							
<i>Brachythecium sp.</i>	I ₍₁₎	II ₍₁₋₈₎	2 ₍₁₋₄₎		I ₍₈₎	I ₍₁₎		2 ₍₁₎			2 ₍₁₎		I ₍₁₎
<i>Bryum sp.</i>		I ₍₄₎		I ₍₃₎		I ₍₂₎							
<i>B. weigelii</i>				I ₍₂₎									
<i>Calliergon sp.</i>		II ₍₃₋₈₎	2 ₍₁₋₆₎	2 ₍₂₋₃₎	I ₍₂₋₈₎	II ₍₄₎					I ₍₂₎		I ₍₂₎
<i>Cetraria islandica</i>	II ₍₁₎			I ₍₁₎									
<i>Cladonia arbuscula</i>	I ₍₁₎	I ₍₁₎		I ₍₁₎	I ₍₁₋₃₎	II ₍₁₋₂₎		2 ₍₁₎					
<i>C. bellidiflora</i>	II ₍₁₎	I ₍₁₎		I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎							
<i>C. gracilis</i>	II ₍₁₋₄₎	I ₍₁₎			I ₍₁₎	II ₍₁₎					I ₍₁₎		
<i>C. rangiferina</i>		I ₍₁₎			I ₍₁₎	I ₍₁₎					2 ₍₁₎		

<i>C. uncialis</i>	I ₍₁₎		I ₍₁₋₂₎	II ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	
<i>Dicranum fuscescens</i>	I ₍₁₎	2 ₍₁₎	IV ₍₁₋₈₎	III ₍₂₋₄₎	3 ₍₁₋₄₎	2 ₍₁₋₃₎	
<i>D. scoparium</i>	III ₍₁₋₈₎	3 ₍₁₎	II ₍₁₋₂₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎		
<i>Hylacomium sp.</i>			I ₍₃₎				
<i>H. splendens</i>	I ₍₂₎			II ₍₁₎	I ₍₁₎		
<i>Nephroma arcticum</i>				II ₍₁₎			
<i>Pellia sp.</i>				I ₍₁₎			
<i>Plagiomnium medium</i>		1 ₍₁₎		II ₍₄₋₆₎		1 ₍₁₎	
<i>P. species</i>							
<i>Pleurozium schreberi</i>	III ₍₁₋₅₎	1 ₍₁₎	IV ₍₁₋₇₎	IV ₍₁₋₃₎	3 ₍₁₋₄₎	2 ₍₂₎	
<i>Polytrichum commune</i>	III ₍₆₋₈₎	1 ₍₁₎	IV ₍₁₋₄₎	III ₍₁₋₄₎	4 ₍₄₋₅₎	4 ₍₂₋₄₎	
<i>P. juniperinum</i>	II ₍₃₎		I ₍₁₎				
<i>P. strictum</i>	I ₍₃₎		I ₍₂₎	I ₍₁₎	2 ₍₁₋₂₎	2 ₍₁₋₃₎	
<i>Racomitrium lanuginosum</i>							
<i>R. microcarpon</i>							
<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i>			II ₍₁₋₂₎	II ₍₂₋₃₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	
<i>R. species</i>			I ₍₃₎	II ₍₁₎	2 ₍₁₎	1 ₍₁₎	
<i>Rhytidadelphus subpinnatus</i>							

Таблица 21 (продолжение)

Тип насаждения	Herbosa					Sphagnosa			
	1	2	3	4	5	6		7	8
Ассоциация						а б		а	б
Субассоциация						а б		а	б
	5	22	4	3	10	5	4	4	2
<i>Santonia uncinata</i>		I ₍₃₋₆₎			I ₍₃₎	I ₍₂₎	I ₍₁₎		
<i>Scapania</i> sp.		I ₍₁₋₃₎		I ₍₄₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎	I ₍₁₎		
<i>Sphagnum angustifolium</i>		I ₍₄₋₆₎				II ₍₄₋₇₎	2 ₍₇₋₈₎		I ₍₃₎
<i>S. fallax</i>									I ₍₄₎
<i>S. fuscum</i>									3 ₍₁₋₅₎
<i>S. girgensohnii</i>		I ₍₆₋₈₎		3 ₍₁₋₇₎	I ₍₆₋₈₎	II ₍₄₋₈₎	3 ₍₇₋₈₎	2 ₍₆₋₈₎	I ₍₁₎
<i>S. lindbergii</i>									I ₍₈₎
<i>S. majus</i>						II ₍₄₋₈₎		I ₍₄₎	I ₍₄₎
<i>S. riparium</i>						I ₍₂₎		I ₍₃₎	
<i>S. species</i>		I ₍₁₎			I ₍₁₋₂₎	II ₍₁₋₇₎		2 ₍₆₋₈₎	I ₍₈₎
<i>S. squarrosum</i>		I ₍₁₋₂₎				I ₍₂₎	I ₍₄₎		
<i>S. warnstorffii</i>			I ₍₁₎			I ₍₂₎	3 ₍₁₋₂₎	3 ₍₁₋₂₎	I ₍₁₎

Примечание. Ассоциации (субассоциации): 1 — *Montano-Betuletum avenellosum*, 2 — *M.-B. calamagrostidosum*, 3 — *M.-B. geranioidesum*, 4 — *M.-B. athyroidesum*, 5 — *M.-B. mixo-toherbosum*, 6 — *M.-B. calamagrostidoso-sphagnosum* (а — *typicum*, б — *veratroso-sphagnosum*), 7 — *M.-B. junco-caricoides-sphagnosum* (а — *typicum*, б — *junco-sphagnosum*), 8 — *M.-B. rostratae caricoides-sphagnosum*. Виды с низким постоянством и обилием: *Sorbus sibirica* — 2, 3; подлесок: *Juniperus communis* — 6б; *Rubus idaeus* — 2, 4; *Salix caprea* — 8; *S. hastata* — 2, 3; *S. myrsinifolia* — 2, 3; *S. myrsinites* — 2, 3; травяно-кустарничковый ярус: *Adoxa moschatellina* — 2; *Agrostis borealis* — 5, 7б; *Alopecurus pratensis* — 2, 5; *Anthriscus sylvestris* — 2, 3; *Caltha palustris* — 2, 6а, 6б, 7б; *Carex aquatilis* — 6а; *C. cespitosa* — 2, 6а; *C. irrigua* — 7а; *Chamaedaphne calyculata* — 8; *Conioselinum tataricum* — 6а; *Dactylorhiza species* — 5; *Dianthus superbus* — 2; *Equisetum palustre* — 7а, 7б; *Eriophorum latifolium* — 6а; *E. polystachyon* — 6а; *Euphrasia frigida* — 5; *Festuca rubra* — 5; *Filipendula ulmaria* — 2; *Galium boreale* — 1; *Hieracium species* — 2; *Hyperzia selago* — 2; *Hylotelephium triphyllum* — 2; *Hypericum maculatum* — 2; *Linnaea borealis* — 2, 3, 5, 6б, 7а; *Listera cordata* — 2, 3, 4, 6а, 6б; *Luzula parviflora* — 5; *Melica nitans* — 2, 5; *Myosotis palustris* — 2, 3; *M. sylvatica* — 2, 3; *Parnassia palustris* — 6а, 7а, 7б, 8; *Pedicularis compta* — 2, 3, 6а; *Phleum pratense* — 2, 3; *Pleurospermum uralense* — 2, 6а, 6б; *P. pratensis* — 1, 2; *Rumex media* — 7а; *P. rotundifolia* — 5; *Taraxacum officinale* — 3; *Thalictrum minus* — 2, 5; *T. simplex* — 1; *Vaccinium vitis-idaea* — 3, 6а; *Valeriana wolgensis* — 2, 5; *Viola epipsila* — 3; мохово-лишайниковый ярус: *Cladonia deformis* — 1, 2, 3; *C. stellaris* — 6а, 7а; *C. subfurcata* — 2, 6а, 7а; *Conocephalum conicum* — 7б; *Dicranum polysetum* — 7а; *D. species* — 2; *Drepanocladus sp.* — 1, 7б; *Fumaria hygrometrica* — 4; *Polytrichum piliferum* — 2; *P. species* — 2; *Ptilidium sp.* — 2, 4; *Sphagnum capillifolium* — 2, 4; *S. cuspidatum* — 7б; *Stereocaulon sp.* — 6а.

6—16 см. Число деревьев в насаждениях V класса возраста составляет порядка 250 шт./га. На хребте Щука-Ёльиз в древостоях встречается лиственница (до 4 единиц по составу). В подросте превалирует береза, возобновление которой в целом слабое, отмечены также единичные угнетенные деревья *Picea obovata* и *Pinus sibirica*. Подлесок, сомкнутость которого варьирует в пределах 0.1—0.6, представлен *Betula nana* и *Juniperus sibirica*. Травяно-кустарничковый ярус березовых редколесий лишайниковых характеризуется значительным общим проективным покрытием (ОПП) — 60—80 %, однако его насыщенность в конкретных сообществах не велика — от 10 до 15 видов. Наиболее ценотически значимый вид — *Vaccinium myrtillus* (КУ 0.81), заметным обилием характеризуется и *Avenella flexuosa* (КУ 0.56). Среди малообильных видов можно упомянуть *Empetrum hermaphroditum*, *Festuca ovina*, *Nardus stricta* и *Vaccinium uliginosum*. Всего для сообществ насаждений описываемого типа зарегистрировано 24 вида сосудистых растений, показатель α -разнообразия составил 16 видов на 400 м². В мохово-лишайниковом ярусе, общее проективное покрытие которого составляет от 40 до 90 %, отмечено 23 вида. Явно преобладает *Cetraria islandica*. В отдельных случаях 25 % может достигать покрытие зеленых мхов: *Pleurozium schreberi*, *Dicranum flexicaule*, *D. scoparium*, представителей рода *Polytrichum*. Предварительно мы рассматриваем данную группу описаний как тип сообществ **Montano-Betuletum avenelloso-myrtilloso-cetrariosum** (табл. 20).

Отметим, что в настоящее время описания горных березовых криволесий и редколесий лишайниковых остаются крайне малочисленными, для построения корректной классификации необходимо продолжить изучение данной специфической группы фитоценозов.

Березовые криволесья и редколесья зеленомошные (Montano-Betuleta hylocomiosa)

Фитоценозы данного типа насаждений, согласно данным литературы (Юдин, 1954а), широко распространены в пределах западного макросклона Северного и Приполярного Урала до 65° с.ш. Для территории, сопредельной с заповедником, они ранее были выявлены В. С. Говорухиным (1929а, 1929б) на вершине Эбельиз.

На исследованных нами участках Уральского хребта березовые криволесья и редколесья зеленомошные (табл. 20) достаточно обычны, рассредоточены в подгольцовом поясе на высотах 540—680 м над ур. м. Общая сомкнутость крон древостоев, сформированных *Betula pubescens* (чаще 9—10 единиц по составу) с примесью *Larix sibirica*, *Abies sibirica*, *Picea obovata*, варьирует в пределах (0.3) 0.4—0.6 (0.7). Число

стволов в зависимости от полноты насаждения составляет от 400—500 до 1100—1350 шт./га. По высотному градиенту в сообществах происходит закономерное ухудшение таксационных показателей. Так, в насаждениях VII—VIII классов возраста на высотах порядка 540—550 м над ур. м. максимальная высота стволов березы составляет 8—12 м при диаметрах 16—26—32—40 см, а на высотах от 620 до 680 м над ур. м. высота стволов не превышает 3—5 м, а их диаметры — 14—24 см.

В составе древесного яруса можно выделить до трех пологов. Их число и сомкнутость зависят от возраста древостоя. В насаждениях II—V классов возраста, как правило, дифференциация на пологи не выражена, хвойные деревья представлены в виде немногочисленного подроста. В более зрелых древостоях (VII—VIII классы возраста) первый полог обычно разреженный (максимальная сомкнутость не превышает 0.3), в его составе наряду с березой обычны пихта и ель (до единицы по составу), а на хребте Щука-Ёльиз — лиственница (в отдельных случаях до 5—9 единиц). Основной запас древесины сосредоточен во втором пологе (сомкнутость крон 0.3—0.5), образованном преимущественно деревьями березы II—III (V) классов возраста высотой 4—8 м при значениях диаметра ствола от 6 до 14 (24) см. В отдельных случаях имеется разреженный третий полог, сложенный тонкомером березы высотой 3—3.5 м. В подросте отмечены все древесные породы, однако наиболее активно возобновляется *B. pubescens*. Подлесок, сомкнутость которого варьирует в пределах от менее 0.1 до 0.4, выражен почти всегда и представлен тремя видами кустарников: *Betula nana*, *Juniperus sibirica* и *Sorbus sibirica*.

Значения показателя ОПП травяно-кустарничкового яруса значительно варьирует (от 50 до 90 %). Средняя высота растений составляет 15—30 см. В травяно-кустарничковом покрове, как и в сообществах насаждений лишайникового и долгомошного типов заметную роль играют виды-психрофиты (*Empetrum hermaphroditum*, *Juncus trifidus*, *Nardus stricta* и *Vaccinium uliginosum*) и криоксерофит *Festuca ovina*. Все они, а также высоко константные для фитоценозов березовых криволесий и редколесий зеленомошных *Carex brunnescens* и *Hieracium alpinum*, относятся к горно-тундровой эколого-ценотической группе. Наиболее ценотически значимым видом для сообществ рассматриваемой группы типов является *Vaccinium myrtillus* (КУ 0.83). Ранга содоминирующего вида могут достигать *Avenella flexuosa* и *Vaccinium uliginosum* (значения КУ 0.44 и 0.16 соответственно). Заметную роль в сложении травяно-кустарничкового яруса сообществ играют также *Empetrum hermaphroditum* (КУ 0.21), *Bistorta major* (КУ 0.2) и *Solidago virgaurea* (КУ 0.19).

Напочвенный покров обычно хорошо развит (ОПП 60—80 %), но в отдельных случаях при высоком покрытии кустарничков и многолетних трав выражен слабее (ОПП до 30 %). В нем наиболее постоянны и обильны *Dicranum scoparium* и *Pleurozium schreberi*, менее ценотически значимы виды рода *Polytrichum*, *Dicranum flexicaule*. Из лишайников характерны *Cetraria islandica*, *Cladonia bellidiflora*, *C. arbuscula* и *C. uncialis*. В основаниях стволов берез обычны *Dicranum fuscescens*, *Ptilidium ciliare* и *P. pulcherrimum*.

Полный флористический список сосудистых растений насчитывает 76 таксонов. Видовая насыщенность конкретных сообществ видами данной таксономической группы варьирует от 9 до 37, а средняя величина показателя α -разнообразия составила 21 вид на 400 м². Отмечено 25 видов мхов и 19 — лишайников.

По составу нижних ярусов для березовых криволесий и редколесий рассматриваемого типа можно выделить четыре ассоциации (табл. 20).

Наиболее широко распространены на плато и склонах хребтов Щука-Ёльиз, Макар-из и Турынья-нёр березовые криволесья и редколесья луговиково-чернично-зеленомошные (*Montano-Betuletum avenelloso-myrtilloso-hylocomiosum*). Фитоценозы данной ассоциации занимают значительные площади на нагорных террасах и пологих склонах и не имеют отчетливо выраженной экотопической и высотной приуроченности. В зависимости от соотношения наиболее ценотически значимых видов в составе этой ассоциации выделено три субассоциации: *typicum*, *avenellosum* и *myrtillosum*. Одна из них — *typicum*, ранее охарактеризована для территории, граничащей с заповедником, В. С. Говорухиным (1929б). Судя по приведенным данным, к ней могут быть отнесены сообщества, которые А. А. Корчагин (1940) рассматривал в составе травяной группы типов как ассоциацию *Tortuoso-Betuletum myrtilloso-deschampsiosum*. Позднее сообщества, которые могут быть причислены к данному синтаксону, были отмечены для Среднего Урала К. Н. Игошиной (1952) в ранге ассоциации *березовое редколесье луговиково-черничное с зелеными мхами*, для западного макросклона Урала в пределах Республики Коми Ю. П. Юдиным (1954а) как ассоциация *березняк горно-черничный*. П. Л. Горчаковский (1966), выявив их для Северного Урала, рассматривал как ассоциацию *березовое криволесье с покровом из черники*.

Сообщества второй субассоциации — *avenellosum*, приурочены, судя по косвенной оценке параметров экотопов с использованием экологических шкал (рис. 12, см. вклейку, табл. 22), к местообитаниям с менее влажными почвами. Для них характерно снижение ценотической роли кустарничков (*Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*

Коэффициенты корреляции Пирсона и Кендалла с осями ординации, березовые кривоlessя и редколесья, N = 113

Фактор	Ось 1			Ось 2		
	r	r-sq	tau	r	r-sq	tau
F	0.275	0.076	0.181	0.321	0.103	0.203
N	0.587	0.345	0.490	-0.757	0.573	-0.556
R	0.666	0.444	0.538	-0.625	0.391	-0.407
L	-0.146	0.021	-0.156	0.453	0.205	0.375

Примечание. Экологические факторы по Г. Элленбергу: F — увлажнение, N — богатство почв, R — кислотность, L — освещенность

и *Empetrum hermaphroditum*) при одновременном увеличении роли многолетних злаков, прежде всего *Avenella flexuosa*, а также *Nardus stricta* и *Festuca ovina*. Разрастание трав может быть следствием зоогенной динамики и связано как с пиками численности мелких млекопитающих, так и с выпасом оленей. Ю. П. Юдин (1954а) рассматривал подобные фитоценозы в ранге ассоциации **березняк горный чернично-щучковый**. К. Н. Игошина (1952) отмечала, что чернично-луговиковые березовые редколесья бассейна р. Илыч соответствуют черничным редколесьям, характерным для Среднего Урала.

Для сообществ субассоциации *myrtillosum* характерно доминирование *Vaccinium myrtillus* в травяно-кустарничковом ярусе. Данные фитоценозы ранее описывали в ранге ассоциации **березняк чернично-зеленомошный горный** (Юдин, 1954а, Горчаковский, 1966).

Сообщества зеленомошного типа с доминированием в травяно-кустарничковом ярусе кустарничков, ранее отнесенные нами к ассоциации **M.-B. myrtilloso-uliginosi vaccinoso-hylocomiosum** (Дёгтева, Дубровский, Шубина, 2009), с учетом новых данных были включены в ассоциацию **M.-B. fruticoso-hylocomiosum**. Наряду с *Vaccinium myrtillus*, в составе травяно-кустарничкового яруса сообществ данного синтаксона могут сосуществовать такие виды, как *Vaccinium uliginosum* (субассоциация **uliginosi vaccinosum**) либо *Empetrum hermaphroditum* (субассоциация **empetrosum**). Для территории заповедника ассоциация выделена впервые. Отметим, что березовые редколесья кустарничково-зеленомошные были описаны В. Ю. Нешатаевой и В. Ю. Нешатаевым на Полярном Урале в составе чернично-вороничной серии лесной растительности (Нешатаева, Нешатаев, 2005). П. Л. Горчаковский (1966) указывал, что березовые кривоlessя с покровом из голубики распространены на Полярном,

Приполярном и Северном Урале. На территории заповедника ассоциация выделена впервые.

На хребтах Макар-из и Маньхамбо описаны фитоценозы, принадлежащие ассоциации *M.-B. gymnocarpioso-myrtilloso-hylocomiosum*. В травяно-кустарничковом ярусе согосподствуют *Vaccinium myrtillus* и *Gymnocarpium dryopteris*. Фитоценозы данного синтаксона выделяются среди березовых редколесий зеленомошного типа наиболее высоким уровнем α -разнообразия сосудистых растений (среднее значение видовой насыщенности 27 видов на 400 м²), что, возможно, связано с их приуроченностью к экотопам с более высоким содержанием элементов минерального питания в почвах (рис. 12). Ассоциация для территории заповедника охарактеризована впервые. Заметное обилие *Carex globularis* в травяно-кустарничковом ярусе некоторых сообществ березовых редколесий зеленомошного типа позволило нам также впервые для территории резервата выделить ассоциацию *M.-B. globulari caricoso-myrtilloso-hylocomiosum*.

Березовые криволесья и редколесья долгомошные (Montano-Betuleta polytrichosa)

Сообщества данного типа насаждений, по данным Ю. П. Юдина (1954а), в горах Урала в пределах Республики Коми практически не встречаются, были известны из одной точки в бассейне р. Шугор. На исследованной нами территории они не были столь редки, как фитоценозы лишайникового типа насаждений, но менее распространены, чем березовые криволесья и редколесья зеленомошные. Отмечены на абсолютных высотах от 590 до 640 м над ур. м., имеют выраженную экологическую приуроченность — занимают избыточно увлажненные экотопы, располагающиеся в мезопонижениях рельефа или под снежниками на границе леса.

Древесный ярус, как правило, имеет простое строение. В нем выражены один либо два вертикальных полога, сложенных *Betula pubescens*, изредка с примесью *Larix sibirica* или *Picea obovata*. Высота деревьев варьирует от 2—4 м в древостоях II—III классов возраста до 5—7 м в насаждениях V класса возраста, при диаметре стволов от 4—10 до 8—24 см соответственно. Сомкнутость крон обычно составляет 0.4—0.5, в некоторых случаях значение этого параметра может достигать 0.8. Число стволов варьирует от 270 до 660 шт./га. *Betula pubescens* возобновляется довольно активно, преобладающая высота подроста составляет 1—1.5 м. Подлесок всегда имеется, в отдельных случаях его сомкнутость достигает 0.6—0.8. Чаще всего его форми-

руют *Betula nana*, *Juniperus sibirica* и *Sorbus sibirica*, встречаются также ивы: *Salix lanata*, *S. lapponum*, *S. phylicifolia*. Облик травяно-кустарничкового яруса мало отличается от такового в сообществах березовых криволесий и редколесий зеленомошного типа. Величина ОПП в большинстве сообществ составляет 60—80 %, средняя высота растений — 20—45 см. Наибольшие значения КУ зафиксированы для *Vaccinium myrtillus* (0.48), *Avenella flexuosa* (0.38), *Bistorta major* (0.25) и *Solidago virgaurea* (0.22). При этом появляются более влаголюбивые виды растений, не зарегистрированные в фитоценозах ранее охарактеризованных типов насаждений: *Carex globularis*, *Juncus filiformis*, *Rubus chamaemorus*.

Значения показателя ОПП напочвенного покрова зависят от состава травяно-кустарничкового яруса. В сообществах, где под пологом березы преобладают многолетние травы, они не превышают 30—40 %, в фитоценозах с доминированием кустарничков возрастают до 65—95 %. Наиболее обильными становятся представители рода *Polytrichum*, прежде всего *P. commune*. Из других видов зеленых мхов наиболее постоянен и обилен *Pleurozium schreberi*. Одновременно увеличивается разнообразие и участие в формировании яруса видов рода *Sphagnum* (отмечены *S. capillifolium*, *S. girgensohnii*, *S. russowii* и *S. squarrosum*). Ценотические позиции кустистых лишайников из родов *Cladonia* и *Cetraria* не изменяются.

Всего в составе березовых криволесий и редколесий долгомошных зарегистрировано 59 видов сосудистых растений (среднее значение показателя α -разнообразия данной таксономической группы составило 21 вид на 400 м²), а также 18 видов мхов и 9 — лишайников.

На изученной территории представлены преимущественно фитоценозы двух ассоциаций рассматриваемого типа насаждений: ***Montano-Betuletum avenelloso-myrtilloso-polytrichosum*** и ***Montano-Betuletum nardo-polytrichosum*** (табл. 20). В первой из них можно выделить две субассоциации: ***typicum*** и ***avenellosum***.

Сообщества, принадлежащие к субассоциации ***typicum*** асс. ***Montano-Betuletum avenelloso-myrtilloso-polytrichosum***, являются наиболее распространенными среди березовых редколесий и криволесий долгомошных. ОПП травяно-кустарничкового яруса в них достигает 90 %, проективное покрытие *Vaccinium myrtillus* — 75 %. Из других видов наибольшим обилием стабильно характеризуется *Avenella flexuosa*, реже *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*, *Juncus trifidus*, *Baeothryon cespitosum* и *Nardus stricta*. В напочвенном покрове, занимающем до 90 % поверхности, преобладает *Polytrichum commune*, изредка заметного обилия могут достигать *Pleurozium schreberi* и *Dicranum scoparium*.

Фитоценозы субассоциации *avenellosum* формируются на пологих склонах и в ложбинах стока в средней и верхней частях подгольцового пояса на высотах 600—630 м над ур. м. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса относительно невысокое: 30—60 % (иногда — в ложбинах стока — до 80 %). Это связано с тем, что в сообществах нередко хорошо выражен кустарниковый ярус из *Betula nana* (сомкнутость 0.4—0.7). Явно доминирует *Avenella flexuosa*, из прочих видов к числу обильных относятся *Vaccinium myrtillus*, *Bistorta major* и *Solidago virgaurea*. Видовая насыщенность сообществ данной субассоциации выше, чем типичной. В них более разнообразны и константны злаки (*Anthoxanthum alpinum*, *Deschampsia glauca*, *Phleum alpinum* и др.) и представители разнотравья (*Omalotheca norvegica*, *Ranunculus propinquus*, *Sanguisorba officinalis*, *Tanacetum bipinnatum* и *Veratrum lobelianum*). Мхи из рода *Polytrichum* занимают 80—90 % поверхности почвы. Сообщество, которое Ю. П. Юдин (1954а) классифицировал в ранге ассоциации **березняк горный щучково-долгомощный**, судя по приведенной характеристике, может быть отнесено к субассоциации *avenellosum*.

Сообщества, принадлежащие к ассоциации **Montano-Betuletum nardo-polytrichosum** (табл. 20), для Северного Урала описаны впервые. Они занимают экотопы, сходные по экологическим параметрам с местообитаниями фитоценозов, облик травяно-кустарничкового яруса которых определяет *Avenella flexuosa*, однако характеризуются меньшей видовой насыщенностью (15—16 видов сосудистых растений в конкретных сообществах). В травяно-кустарничковом ярусе, ОПП которого составляет 75—85 %, явно доминирует *Nardus stricta*. От 5 до 20 % варьирует удельное покрытие *Vaccinium myrtillus* и *Avenella flexuosa*. Остальные виды отмечены единично и малообильны. Мощно развитая дернина *Nardus stricta* существенно угнетает моховой покров, ОПП которого не превышает 30—40 %. В нем доминирует *Polytrichum commune*, постоянно, но в меньшем обилии встречаются *Polytrichum strictum*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*. Небольшие по площади пятна образуют *Sphagnum girgensohnii* и *Cetraria islandica*.

В долине р. Кожимью на высотах 600—610 м над ур. м. нами было обследовано березовое криволесье долгомощного типа, в котором свыше 60 % общего проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса приходилось на *Calamagrostis purpurea*. Древостой чистый, сформирован деревьями *Betula pubescens*, высота которых составляла 3—5 м, а сомкнутость крон — 0.4—0.6. Отмечено довольно активное возобновление березы, подрост мелкий и средний. Выражен подлесок из *Betula nana*, *Salix lanata*, *S. lapponum* и *Juniperus sibirica*; сомкнутость крон 0.2. В хорошо выраженном (ОПП 80 %) травяно-

кустарничковом ярусе помимо доминанта *Calamagrostis purpurea*, наибольшего обилия достигали *Solidago virgaurea* и *Vaccinium uliginosum*. В переувлажненных микропонижениях встречались гигрофиты: *Eriophorum polystachion*, *Comarum palustre*. В напочвенном покрове при сохранении доминирования *Polytrichum commune* увеличилась до 25 % доля сфагновых мхов. Для определения ранга данного сообщества материала, имеющегося в нашем распоряжении, пока недостаточно. В продромус оно включено как тип сообщества ***Montano-Betuletum purpureae calamagrostidoso-polytrichosum***.

Березовые криволесья и редколесья травяные (*Montano-Betuleta herbosa*)

По данным А. А. Корчагина (1940), сообщества березовых редколесий, относящиеся к травяному типу насаждений, в подгольцовом поясе Северного Урала, в пределах Печоро-Ильчского заповедника, занимают наибольшие площади. Исследователь привел восемь описаний фитоценозов, которые классифицировал как пять ассоциаций: ***Tortuoso-Betuletum myrtilloso-deschampsiosum***, ***T.-B. mixto-herbosum***, ***T.-B. calamagrostosum***, ***T.-B. aconitoso-calamagrostosum***, ***T.-B. mixto-dryopteridosum***. Нами установлено, что в подгольцовом поясе хребта Щука-Ёльиз березовые криволесья и редколесья травяные играют подчиненную роль в сложении растительного покрова по сравнению с сообществами зеленомошного типа, изредка встречены исключительно в долине р. Ичет-Парус-ёль на высотах от 540 до 650 м над ур. м. В истоках и верхнем течении р. Кожимью на склонах хребтов Макара-из и Турынья-нёр, а также на хребте Маньхамбо, фитоценозы травяного типа насаждений распространены достаточно широко. Здесь выражены пологие нагорные террасы, в мезопонижениях которых зимой скапливается большое количество снега, сносимого ветром из пояса горных тундр. По этой причине в данных районах складываются более благоприятные условия для поддержания большего ценотического и видового разнообразия насаждений рассматриваемого типа. Его фитоценозы располагаются на высотах 570—700 м над ур. м., обычно приурочены к ложбинам стока, долинам ручьев, перегибам склонов, реже их плоским пологим участкам, чередуются с участками горных лугов и зарослями кустарников (*Juniperus sibirica*, *Salix lanata* и *S. lapponum*).

Древостои обычно чистые, изредка с примесью единичных деревьев *Abies sibirica*, *Picea obovata* и *Sorbus sibirica*. На хребте Щука-Ёльиз выявлены лиственнично-березовые криволесья травяного типа. Общая сомкнутость крон древесного яруса варьирует от 0.3 до

0.8, чаще всего, составляя 0.4—0.6, в нем выражены один-два полога. Максимальные значения высоты стволов в насаждениях VI—VII классов возраста на отметках абсолютных высот 540 м над ур. м. составляют 10—12 м, на высотах порядка 700 м над ур. м. снижаются до 3—5 м. Величины максимального диаметра стволов, в зависимости от экотопа и положения сообщества на градиенте высоты, варьируют от 10 до 32 см. Число стволов в насаждениях III—IV классов возраста составляет 1700—1800 шт./га, к VI—VIII классам возраста снижается до 400—700 шт./га. В подросте наиболее обычна *Betula pubescens*, отмечены также *Abies sibirica* и *Pinus sibirica*. Возобновление чаще слабое, преобладает мелкий и средний подрост. Среди кустарников, формирующих подлесок, наиболее постоянны *Juniperus sibirica*, *Sorbus sibirica*, *Betula nana*, *Salix lapponum*, *S. phylicifolia* и *S. glauca*. Ярус кустарников обычно разреженный, но в отдельных случаях его сомкнутость достигает 0.4—0.6. Травостой, развивающийся под пологом насаждений березы, густые (ОПП 90—95 %), нередко сформированы высокотравьем (высота яруса может достигать 130—160 см) и отличаются значительным разнообразием (средняя видовая насыщенность — 30 таксонов на 400 м²). Наиболее постоянны и обильны виды горно-луговой, луговой долинной и лугово-лесной долинной эколого-ценотических групп: *Anthoxanthum alpinum*, *Calamagrostis purpurea*, *Cirsium heterophyllum*, *Geranium albiflorum*, *Sanguisorba officinalis*, *Tanacetum bipinnatum*, *Viola biflora* и др. Они требовательнее к обеспеченности почв влагой и элементами минерального питания, чем виды горно-тундровой и таежно-лесной эколого-ценотических групп (Дёгтева, Новаковский, 2012). Наиболее значимыми с ценотических позиций видами являются *Calamagrostis purpurea* (КУ 0.5), *Bistorta major* (КУ 0.32), *Solidago virgaurea* (КУ 0.3) и *Avenella flexuosa* (КУ 0.26). Мощно развитый травостой угнетает мхи и особенно лишайники, общее проективное покрытие напочвенного покрова редко превышает 15 % (максимальные значения показателя 30—40 %). Чаще всего он представлен небольшими пятнами таких широко распространенных в районе исследований мохообразных, как *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium* и *Polytrichum commune*. Константность лишайников существенно ниже, чем в фитоценозах насаждений лишайникового, зеленомошного и долгомошного типов.

Березовые криволесья и редколесья травяные характеризуются наибольшим разнообразием сосудистых растений, их зарегистрировано 138 видов. Средняя величина показателя α -разнообразия для данной таксономической группы составила 30 видов, в конкретных фитоценозах отмечено от 12 до 46 таксонов на 400 м². Зафиксировано 36 видов мхов и 8 — лишайников.

На основании анализа 44 геоботанических описаний в составе данного типа насаждений выделено пять синтаксонов: *Montano-Betuletum avenellosum*, *M.-B. calamagrostidosum*, *M.-B. albiflorigeranium*, *M.-B. mixto-herbosum* и *M.-B. athyriosum* (табл. 21).

На хребте Турынья-нёр в местообитаниях с небогатыми кислыми нормально увлажненными почвами, приуроченных к плоским хорошо дренированным участкам пологих склонов северо-западной экспозиции, распространены фитоценозы ассоциации *Montano-Betuletum avenellosum*. В составе травяно-кустарничкового яруса (ОПП 75—85 %, высота основной массы растений 20—40 см) доминирует *Avenella flexuosa*, но сохраняется значительное участие *Vaccinium myrtillus*. При этом в сравнении с сообществами других синтаксонов, где *Avenella flexuosa* играет определяющую роль в формировании нижних ярусов, обращает на себя внимание резкое снижение показателя общего проективного покрытия мхов, значения которого не превышают 15 %, и увеличение как общего разнообразия сосудистых растений, так и постоянства некоторых из них (*Anthoxanthum alpinum*, *Carex vaginata*, *Hieracium alpinum* и *Omalotheca norvegica*). Одновременно уменьшается значимость видов, типичных для горных тундр, прежде всего *Empetrum hermaphroditum* и *Vaccinium uliginosum*. По составу травяного покрова сообщества данной ассоциации ближе к фитоценозам мелкотравных горных лугов, нежели тундр.

Наиболее широко в подгольцовом поясе обследованных хребтов Северного Урала распространены фитоценозы травяной группы типов, которые могут быть классифицированы как ассоциация *Montano-Betuletum calamagrostidosum*. Они приурочены к местообитаниям с относительно богатыми влажными почвами (рис. 12, табл. 22), располагающимся в ложбинах стока или долинах ручьев. Травяной покров, формирующийся под пологом березы, мощно развитый (ОПП в большинстве сообществ составляет 80—98 %). По высоте растений выделяются 3—4 подъяруса. В первом, основном из них, высота которого составляет порядка 80—110 см, помимо доминанта — *Calamagrostis purpurea*, с высоким постоянством и заметным обилием встречаются *Aconitum septentrionale*, *Angelica archangelica*, *Chamaenerion angustifolium*, *Deschampsia glauca*, *Milium effusum*, *Phleum alpinum* и *Veratrum lobelianum*. Во II подъярусе (40—60 см) обычны *Anemonastrum biarmiense*, *Bistorta major*, *Cirsium heterophyllum*, *Rumex acetosa*, *Sanguisorba officinalis*, *Solidago virgaurea*, *Trollius europaeus*, в III (20—30 см): *Alchemilla* sp., *Anthoxanthum alpinum*, *Avenella flexuosa*, *Equisetum sylvaticum*, *Ranunculus propinquus*, *Tanacetum bipinnatum* и *Vaccinium myrtillus*. Для IV подъяруса (до 10 см) характерна прежде всего *Viola biflora*; в нем также встречаются

Trientalis europaea и реже *Rubus arcticus*. Для территории заповедника данный синтаксон приводится А.А. Корчагиным (1940). К. Н. Игошина (1952) выделяла его в составе группы ассоциаций крупнотравных березовых редколесий подгольцового пояса Среднего Урала. П. Л. Горчаковский (1966), характеризуя березовые кривоствольные мелколесья Урала, привел описание ассоциации **березовое криволесье крупнотравное**, для сообществ которой наиболее обильным видом является вейник, и отметил, что данный синтаксон распространен на Приполярном и Северном Урале. Ю. П. Юдин (1954а) указывал, что на западном макросклоне Урала в пределах Республики Коми фитоценозы с доминированием *Calamagrostis purpurea* встречаются южнее 64 параллели.

В ложбинах стока и долинах ручьев на склонах хребтов Турыньянёр и Макара-из на высотах от 580 до 650 м над ур. м. формируются высокотравные сообщества ассоциации **Montano-Betuletum albiflori geraniosum**. Они занимают экотопы с наиболее увлажненными и богатыми почвами (рис.12), граничат с горными лугами и характеризуются наибольшим видовым разнообразием среди всех сообществ травяного типа насаждений (в конкретных фитоценозах регистрируется до 46 видов сосудистых растений). Вертикальное строение травостоя такое же, как и в березовых криволесьях вейниковых, однако основная масса растений, в том числе доминант *Geranium albiflorum*, сосредоточены в его втором подъярусе (высота 50—70 см). Сравнение видового состава ассоциаций, выделенных в травяном типе насаждений, с использованием коэффициента Стюггена-Радулеску (Шмидт, 1984) показало, что сообщества ассоциации **Montano-Betuletum albiflori geraniosum** проявляют наибольший уровень сходства с фитоценозами ассоциации **M.-B. calamagrostidosum** (значение коэффициента -0.38). *Calamagrostis purpurea* сохраняет в березовых криволесьях гераниевых высокое постоянство, однако становится заметно менее обильным. Одновременно усиливается ценотическая роль представителей разнотравья: *Alchemilla* sp., *Chamaenerion angustifolium*, *Cirsium heterophyllum*, *Equisetum sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Lagotis uralensis*, *Melampyrum sylvaticum*, *Trollius europaeus* и др. Ассоциация выделена для территории Печоро-Илычского заповедника впервые.

В. Ю. Нешатаева и В. Ю. Нешатаев (2005) для бассейна р. Собь в верхнем и среднем течении приводят ассоциацию **Betuletum geranioso-calamagrostidosum**, которая, судя по описанию, во многом сходна с выделяемым нами синтаксоном **Montano-Betuletum albiflori geraniosum**. В древостоях фитоценозов описанной в бассейне р. Собь ассоциации **Parvo-Betuletum geraniosum albiflori** преобладает другой вид березы, нежели в березовых криволесьях гераниевых Северного

Урала — *Betula tortuosa*. Данный синтаксон можно рассматривать в отношении выделенной нами ассоциации как викарирующий.

Экотопы с менее влажными почвами занимают фитоценозы ассоциации *Montano-Betuletum mixto-herbosum*, которую для северной части Печоро-Ильчского заповедника выделял еще А. А. Корчагин (1940). Высота травостоев здесь редко превышает 45—50 см. Явно выраженные доминанты отсутствуют. Ценотическое ядро синтаксона состоит из таких видов, как *Anemonastrum biarmiense*, *Calamagrostis purpurea*, *Cirsium heterophyllum*, *Solidago virgaurea*, *Sanguisorba officinalis* и *Tanacetum bipinnatum*. В целом видовой состав близок к таковому сообществ ассоциации *Montano-Betuletum albiflori geranium* (значение коэффициента Стюггена-Радулеску составляет -0.33). Ю. П. Юдин (1954а) указывал, что сообщества данной ассоциации широко распространены на горных массивах, расположенных не только в бассейне Ильча, но и бассейнах Подчерема, Щугора (Приполярный Урал).

В ложбинах стока средней части склонов хребтов Щука-Ёльиз и Маньхамбо описаны редколесья, в травяно-кустарничковом ярусе которых доминирует папоротник *Athyrium distentifolium*. Такие виды, как *Dryopteris expansa*, *Phegopteris connectilis*, *Vaccinium myrtillus* постоянны при меньшем обилии. А. А. Корчагин (1940) и Ю. П. Юдин (1954а) относили сообщества с доминированием *Athyrium distentifolium* к смешанно (разно)-папоротниковой ассоциации. Дополнительные исследования, проведенные нами в северной части Печоро-Ильчского заповедника, позволили выделить самостоятельный синтаксон в ранге ассоциации *Montano-Betuletum athyriosum*.

Березовые кривокошья и редколесья сфагновые (*Montano-Betuleta sphagnosa*)

До начала наших исследований информация о ценотическом разнообразии насаждений горных березняков сфагновых практически отсутствовала. Ю. П. Юдин (1954а) отмечал, что в северной части Урала изредка встречаются *березняки горно-хвощево-сфагновые*, и эта ассоциация является единственной для Республики Коми. В 2008 и 2011 гг. в процессе геоботанических исследований на хребтах Макара-из и Маньхамбо нами получены новые данные о разнообразии типа насаждений *Montano-Betuleta sphagnosa* (табл. 21).

Сообщества данного типа насаждений формируются на высотах 550—650 м над ур. м. в экотопах с застойным увлажнением (рис. 12) — заболоченных долинах рек и ручьев, мезопонижениях в основаниях склонов нагорных террас или под каменными россы-

пами. Здесь условия для развития деревьев менее благоприятные. Сомкнутость крон насаждений не превышает 0.5, максимальная высота стволов деревьев не более 8 м при значениях диаметра до 22 см. Выражены один или два полога, в последнем случае верхний из них более разреженный (сомкнутость не более 0.2). Число стволов варьирует от 150 до 350 шт./га. *Betula pubescens* возобновляется, но слабо; ее подрост преимущественно из категории среднего. Изредка в подросте встречаются единичные деревья *Picea obovata* и *Abies sibirica*.

Подлесок всегда имеется; сомкнутость кустарников иногда достигает 0.3—0.5. Наиболее обычные компоненты подлеска — представители рода ива (*Salix glauca*, *S. lanata*, *S. lapponum*, *S. phylicifolia*) и *Betula nana*. В некоторых случаях зарегистрирован *Juniperus sibirica*. Травяной покров хорошо развит (ОПП 70—95 %), высотой до 70—90 см. Наиболее ценотически значимыми видами в составе фитоценозов сфагнового типа насаждений являются *Calamagrostis purpurea* (КУ 0.44), *Juncus filiformis* (КУ 0.36), *Veratrum lobelianum* (КУ 0.25) и *Solidago virgaurea* (КУ 0.21). Отличительной особенностью фитоценозов рассматриваемого типа насаждений является присутствие влаголюбивых трав: *Caltha palustris*, *Dactylorhiza traunsteineri*, *Epilobium palustre*, *Eriophorum polystachyon*, *E. vaginatum* и *Poa palustris*. Видовая насыщенность травяного покрова в конкретных сообществах варьирует от 7 до 32 таксонов на 400 м². Для сообществ характерен сплошной покров из мхов, принадлежащих родам *Sphagnum* (*S. angustifolium*, *S. capillifolium*, *S. girgensohnii*, *S. riparium* и *S. russowii*), *Calliergon* (*C. stramineum*). На наиболее обводненных участках микрорельефа значительную роль в сложении напочвенного покрова играют *Rhizomnium pseudopunctatum* и *Pseudobryum cinclidioides*.

Показано, что фитоценозы данного типа насаждений в целом характеризуются высоким уровнем видового разнообразия сосудистых растений. Всего в составе березовых криволесий и редколесий сфагнового типа зарегистрировано 99 видов сосудистых растений, среднее значение α -разнообразия представителей этой таксономической группы — 29 видов на 400 м². При этом в составе конкретных сообществ отмечено от 10 до 40 видов. В напочвенном покрове выявлено 33 вида мхов и 9 лишайников.

В верховьях р. Кожимью и в северной части хребта Маньхамбо впервые для заповедника и территории Республики Коми описаны сообщества из ассоциации ***Montano-Betuletum calamagrostidosphagnosum***, которые встречаются в переувлажненных экотопах нижних частей склонов. В травяно-кустарничковом ярусе явно доминирует *Calamagrostis purpurea* (субассоциация ***typicum***). В некото-

рых случаях заметного обилия могут достигать *Veratrum lobelianum* и *Bistorta major* (субассоциация *calamagrostidoso-veratrosom*). По флористическому составу березовые редколесья вейниково-сфагновые близки к фитоценозам ассоциации *Montano-Betuletum calamagrostidosum*.

В переувлажненных местообитаниях с выраженным застойным характером увлажнения (рис. 12, см. вклейку) формируются сфагновые сообщества, в травяно-кустарничковом ярусе которых основными содоминантами (доминантами) являются *Carex globularis* и *Juncus filiformis* (ассоциация *Montano-Betuletum juncoso-caricososphagnosum*). Сообщества, в которых эти виды согосподствуют, отнесены к субассоциации *typicum*. При доминировании *Juncus filiformis* фитоценозы классифицированы в ранге субассоциации *juncosum*. Ассоциация выделена впервые для территории заповедника и Республики Коми.

Крайние позиции в ряду увлажнения из травяно-сфагновых сообществ занимают березовые редколесья ассоциации *Montano-Betuletum rostratae caricoso-sphagnosum*, описанные на заболоченных участках в нижней части склонов долины р. Северный Перчук-Ёль (хребет Маньхамбо). Низкий уровень разнообразия сосудистых растений (10—15 видов на 400 м²) и доминирование гигрофитной осоки *Carex rostrata* сближают такие редколесья с переходными осоково-сфагновыми болотами.

В качестве заключения отметим, что в результате многолетних исследований на территории Печоро-Илычского заповедника выделено 14 ассоциаций и 2 типа сообществ горных березовых редколесий из 5 типов насаждений. Список сосудистых растений субформации березовых редколесий насчитывает 157 видов из 94 родов и 40 семейств. Анализ собственных и имеющихся в литературе данных показывает, что изучение этой специфической субформации горной растительности необходимо продолжить. Это позволит уточнить сведения об ее видовом и ценотическом разнообразии.

Осинники (*Populeta tremulae*)

На территории Печоро-Илычского биосферного заповедника лесные массивы с преобладанием *Populus tremula* имеют вторичное происхождение и формируются на гарях.

Общая сомкнутость крон в древостоях составляет 0.4—0.8. I полог, высота которого варьирует в зависимости от возраста насаждений в пределах 12—24 м (сомкнутость 0.1—0.7, диаметр стволов 14—60 см), образован *Populus tremula* (4—10 единиц по составу) с

примесью *Betula pubescens* (1—5 единиц) и *Picea obovata* (1—4 единицы). Иногда встречаются единичные деревья *Abies sibirica*, *Pinus sibirica* и *P. sylvestris*. Во II пологе часто преобладают хвойные — в основном *Picea obovata* (2—10 единиц по составу) и реже *Abies sibirica* (1—5 единиц) или *Betula pubescens* (1—10 единиц). Средние значения высоты стволов 6—18 м при диаметре 14—36 см, сомкнутость крон — 0.1—0.6. В спелых и перестойных насаждениях обычно присутствует разреженный III древесный полог, сложенный *Picea obovata* и *Abies sibirica*, высотой 4—12 м, значения диаметра стволов — 6—16 см. В подросте отмечены все виды деревьев, слагающие основные ярусы древостоя, но наиболее активно возобновляются *Picea obovata* и *Abies sibirica*. Это свидетельствует о том, что со временем будет происходить смена доминанта насаждений. Подлесок всегда имеется, но обычно представлен рассеянно располагающимися особями *Juniperus communis*, *Sorbus sibirica*, *Rosa acicularis* и *Lonicera pallasii* высотой до 3 м.

Осиновые леса на территории заповедника не занимают значительных площадей. Это обусловлено как минимальным антропогенным воздействием на растительный покров, так и более узкой экологической амплитудой *Populus tremula*. Данный вид деревьев более требователен, чем *Betula pubescens* к богатству почв элементами минерального питания и не формирует насаждений в экотопах с недостатком влаги и избыточным увлажнением застойного характера (Лашенкова, 1954в; Леса Республики Коми, 1999; Флористическая и ценотическая ..., 2001; Дёгтева, 2005а, 2005б). По этой причине синтаксономическое разнообразие осинников северной части резервата ниже, чем для большинства других лесных формаций (ельников, пихтарников, березняков, березовых редколесий и криволесий). В состав формации осиновых лесов входят семь ассоциаций, принадлежащих двум типам насаждений: зеленомошному и травяному (табл. 23).

Осинники зеленомошные (*Populeta tremulae hylocomiosa*)

Осиновые леса зеленомошного типа насаждений на исследованной территории формируются, главным образом, на склонах и водораздельных пространствах и отмечены как в верхнем, так и в среднем течении р. Илыч. Для древостоев характерна довольно высокая сомкнутость — (0.4) 0.6—0.8 (0.9). В составе основного полога насаждений высотой (в зависимости от класса возраста) 12—24 м (сомкнутость 0.3—0.7) преобладает *Populus tremula* (4—10 единиц по составу), обычна примесь *Betula pubescens* (до 5 единиц).

Синоптическая таблица осинников

Тип насаждения	Hylacomiosa				Herbosa		
	1	2	3*	4	5	6	7
Ассоциация (тип сообщества*)						а	
Субассоциация							
Число описаний	9	4	1	1	4	3	2
<i>Древостой</i>							
<i>Abies sibirica</i>	IV	3	1	1	4	2	2
<i>Betula pubescens</i>	V	4	1	1	4	2	2
<i>Picea obovata</i>	V	4	1	1	4	3	2
<i>Pinus sibirica</i>	V	4	1	1	1	3	1
<i>P. sylvestris</i>	II						
<i>Populus tremula</i>	V	4	1	1	4	3	2
<i>Подлесок</i>							
<i>Juniperus communis</i>	IV	1	1	1	1	3	2
<i>Lonicera pallasii</i>	II	3	1		3	2	2
<i>Rosa acicularis</i>	III	4	1		2	1	2
<i>Sorbus sibirica</i>	V	3			2	1	2
<i>Spireae media</i>						1	2
<i>Salix caprea</i>	II						
<i>Rubus idaeus</i>					2		
<i>Травяно-кустарничковый ярус</i>							
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	V ₍₁₋₃₎	3 ₍₁₋₃₎	1 ₍₃₎	1 ₍₆₎	3 ₍₁₋₄₎	3 ₍₁₋₂₎	2 ₍₁₎
<i>Luzula pilosa</i>	IV ₍₁₎	2 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	2 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎
<i>Maianthemum bifolium</i>	III ₍₁₋₃₎	2 ₍₃₎	1 ₍₃₎	1 ₍₁₎	4 ₍₃₎	3 ₍₁₋₄₎	2 ₍₁₎
<i>Diphasiastrum complanatum</i>	V ₍₁₋₂₎	3 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₃₎	3 ₍₁₋₂₎	2 ₍₁₎	
<i>Trientalis europaea</i>	V ₍₁₋₃₎	4 ₍₁₋₂₎	1 ₍₂₎		4 ₍₁₋₂₎	2 ₍₁₋₃₎	2 ₍₁₎
<i>Oxalis acetosella</i>	IV ₍₁₋₄₎	4 ₍₁₋₃₎	1 ₍₂₎		3 ₍₂₋₃₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	III ₍₁₋₂₎	2 ₍₁₎	1 ₍₂₎	1 ₍₁₎	2 ₍₁₋₂₎	3 ₍₁₋₂₎	
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	III ₍₁₎	3 ₍₁₎		1 ₍₁₎	3 ₍₁₎	3 ₍₁₋₃₎	2 ₍₁₎
<i>Calamagrostis purpurea</i>	II ₍₁₎	3 ₍₁₋₃₎	1 ₍₃₎		3 ₍₁₋₃₎	2 ₍₁₎	2 ₍₁₎

Т а б л и ц а 23 (продолжение)

Тип насаждения	Hylacomiosa				Herbosa		
	1	2	3*	4	5	6	7
Ассоциация (тип сообщества*)						a	
Субассоциация							
Число описаний	9	4	1	1	4	3	2
<i>Vaccinium myrtillus</i>	V ₍₆₋₈₎	4 ₍₄₋₅₎	1 ₍₄₎	1 ₍₄₎	3 ₍₁₋₆₎	2 ₍₁₋₄₎	1 ₍₁₎
<i>Linnaea borealis</i>	V ₍₁₋₅₎	4 ₍₁₋₂₎	1 ₍₄₎		1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	
<i>Lycopodium annotinum</i>	V ₍₁₋₃₎	3 ₍₁₋₄₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎		
<i>Melampyrum pratense</i>	V ₍₁₋₃₎	4 ₍₁₎		1 ₍₆₎	3 ₍₁₋₂₎	2 ₍₁₎	
<i>Carex globularis</i>	III ₍₁₋₃₎	2 ₍₁₋₄₎			1 ₍₁₎		
<i>Equisetum sylvaticum</i>	IV ₍₁₋₃₎	2 ₍₁₎			2 ₍₁₎		
<i>Pyrola minor</i>	II ₍₁₎	2 ₍₁₎	1 ₍₁₎				
<i>Hieracium vulgatum</i>	II ₍₁₋₂₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎				
<i>Goodyera repens</i>	II ₍₁₎	2 ₍₁₎					
<i>Festuca ovina</i>				1 ₍₂₎			
<i>Linaria vulgaris</i>	I ₍₂₎						
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	IV ₍₃₋₄₎	4 ₍₅₋₈₎	1 ₍₂₎	1 ₍₁₎	4 ₍₅₋₈₎	2 ₍₃₋₅₎	2 ₍₁₋₂₎
<i>Rubus saxatilis</i>	II ₍₁₋₃₎	3 ₍₁₋₅₎	1 ₍₆₎	1 ₍₁₎	3 ₍₁₋₃₎	3 ₍₆₋₇₎	2 ₍₃₎
<i>Crepis sibirica</i>	I ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎		2 ₍₁₎	2 ₍₄₋₅₎	2 ₍₄₋₅₎
<i>Solidago virgaurea</i>	III ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	3 ₍₁₋₂₎	3 ₍₁₋₃₎	2 ₍₁₎
<i>Aconitum septentrionale</i>	II ₍₁₋₃₎	3 ₍₁₋₄₎	1 ₍₁₎		2 ₍₁₎	2 ₍₃₎	2 ₍₅₋₆₎
<i>Melica nutans</i>	II ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₃₎		3 ₍₁₋₂₎	3 ₍₁₋₃₎	2 ₍₁₎
<i>Thalictrum minus</i>	I ₍₁₎	1 ₍₁₎			1 ₍₁₎	2 ₍₂₎	2 ₍₃₎
<i>Geranium sylvaticum</i>					1 ₍₁₎	3 ₍₁₎	2 ₍₂₋₄₎
<i>Paeonia anomala</i>		1 ₍₁₎				2 ₍₁₋₂₎	2 ₍₂₎
<i>Pleurospermum uralense</i>		1 ₍₁₎			1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₂₎
<i>Hieracium altipes</i>					1 ₍₂₎	2 ₍₁₋₂₎	2 ₍₁₎
<i>Valeriana wolgensis</i>		1 ₍₁₎			1 ₍₁₎	2 ₍₁₋₂₎	
<i>Stellaria holostea</i>			1 ₍₁₎		2 ₍₁₋₂₎		
<i>Anemonastrum biarmiense</i>						2 ₍₁₎	
<i>Galium boreale</i>						1 ₍₂₎	1 ₍₁₎

Т а б л и ц а 23 (продолжение)

Тип насаждения	Hylacomiosa				Herbosa		
	1	2	3*	4	5	6	7
Ассоциация (тип сообщества*)						a	
Субассоциация							
Число описаний	9	4	1	1	4	3	2
<i>Cirsium heterophyllum</i>	I ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	3 ₍₁₋₃₎	2 ₍₁₎	
<i>Orthilia secunda</i>	III ₍₁₎	2 ₍₁₎			2 ₍₁₎	1 ₍₁₎	
<i>Angelica sylvestris</i>	I ₍₁₎	3 ₍₁₎	1 ₍₁₎		3 ₍₁₋₂₎	2 ₍₁₎	2 ₍₁₎
<i>Fragaria vesca</i>	II ₍₁₎	2 ₍₁₎	1 ₍₁₎		1 ₍₁₎	2 ₍₁₎	2 ₍₁₎
<i>Geranium albiflorum</i>	II ₍₁₋₃₎	2 ₍₂₋₃₎	1 ₍₂₎		2 ₍₁₎	1 ₍₁₎	1 ₍₂₎
<i>Rubus arcticus</i>	III ₍₁₋₃₎	2 ₍₁₎			2 ₍₁₋₂₎	1 ₍₁₎	
<i>Atragene sibirica</i>	I ₍₁₎	2 ₍₁₋₃₎	1 ₍₁₎		1 ₍₂₎	2 ₍₁₎	2 ₍₂₋₃₎
<i>Dryopteris expansa</i>	II ₍₁₎	2 ₍₁₎			3 ₍₁₎		2 ₍₁₎
<i>Hieracium laevigatum</i>	II ₍₁₎		1 ₍₁₎	1 ₍₃₎	1 ₍₃₎	2 ₍₁₎	1 ₍₁₎
<i>Milium effusum</i>	II ₍₁₎	2 ₍₁₋₃₎			3 ₍₁₋₂₎	1 ₍₁₎	2 ₍₁₎
<i>Avenella flexuosa</i>	II ₍₁₎			1 ₍₁₎	2 ₍₁₋₂₎		
<i>Lathyrus vernus</i>	II ₍₁₎		1 ₍₂₎			1 ₍₁₎	2 ₍₂₋₃₎
<i>Actaea erythrocarpa</i>		2 ₍₁₎				1 ₍₁₎	1 ₍₁₎
<i>Antennaria dioica</i>	I ₍₁₎			1 ₍₂₎		2 ₍₁₎	
<i>Calamagrostis obtusata</i>	II ₍₁₎				2 ₍₃₋₄₎		
<i>Dryopteris carthusiana</i>	I ₍₁₎	1 ₍₁₎			3 ₍₁₎		1 ₍₁₎
<i>Equisetum pratense</i>		2 ₍₁₎			2 ₍₂₎		1 ₍₁₎
<i>Paris quadrifolia</i>		2 ₍₁₎			1 ₍₁₎		2 ₍₁₎
<i>Stellaria bungeana</i>		2 ₍₁₎			1 ₍₁₎		1 ₍₁₎
<i>Vicia sylvatica</i>	I ₍₃₎		1 ₍₁₎		2 ₍₁₎	1 ₍₂₎	2 ₍₂₎
<i>Vicia cracca</i>	I ₍₂₎						1 ₍₁₎
<i>Мохово-лишайниковый ярус</i>							
<i>Hylacomium splendens</i>	V ₍₁₋₈₎	3 ₍₅₋₈₎	1 ₍₈₎	1 ₍₁₎	4 ₍₁₋₄₎	1 ₍₄₎	2 ₍₆₋₈₎
<i>Pleurozium schreberi</i>	V ₍₃₋₈₎	4 ₍₃₋₈₎	1 ₍₃₎	1 ₍₆₎	4 ₍₁₋₆₎	2 ₍₁₋₈₎	2 ₍₄₋₅₎
<i>Polytrichum commune</i>	V ₍₁₋₅₎	1 ₍₁₎	1 ₍₃₎		3 ₍₁₋₆₎	1 ₍₁₎	

Т а б л и ц а 23 (продолжение)

Тип насаждения	Hylocomiosa				Herbosa		
	1	2	3*	4	5	6	7
Ассоциация (тип сообщества*)						a	
Субассоциация							
Число описаний	9	4	1	1	4	3	2
<i>Brachythecium sp.</i>	II ₍₂₋₄₎	2 ₍₂₋₃₎	1 ₍₃₎		2 ₍₃₋₆₎		
<i>Cladonia rangiferina</i>	II ₍₁₎			1 ₍₄₎	1 ₍₁₎	2 ₍₁₎	1 ₍₁₎
<i>C. stellaris</i>	I ₍₁₎			1 ₍₄₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	2 ₍₁₎
<i>Dicranum fuscescens</i>	IV ₍₁₋₂₎	4 ₍₁₎			2 ₍₂₎	1 ₍₁₎	
<i>D. polysetum</i>	I ₍₂₎						
<i>D. scoparium</i>	III ₍₁₋₃₎	1 ₍₁₎		1 ₍₃₎	1 ₍₁₎	1 ₍₁₎	
<i>D. species</i>							2 ₍₄₎
<i>Polytrichum juniperinum</i>				1 ₍₂₎	1 ₍₁₎		
<i>Ptilidium sp.</i>	I ₍₂₎						
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	III ₍₁₋₃₎	1 ₍₁₎					
<i>R. subpinatus</i>		1 ₍₂₎	1 ₍₁₎		1 ₍₃₎		
<i>R. squarrosum</i>	I ₍₂₎	1 ₍₃₎					
<i>R. triquetrum</i>	II ₍₁₋₃₎	1 ₍₆₎	1 ₍₃₎		1 ₍₃₎		

Примечание. Ассоциации: 1 — асс. *Populetum tremulae myrtilloso-hylocomiosum*, 2 — асс. *P.-T. gymnocarpioso-hylocomiosum*, 3 — тип сообщества *P.-T. saxatili ruboso-hylocomiosum*, 4 — асс. *P.-T. vaccinoso-hylocomiosum*, 5 — асс. *P.-T. gymnocarpiosum*, 6 — асс. *P.-T. saxatili ruboso-calamagrostidosum* (а — субасс. *saxatili rubosum*), 7 — асс. *P.-T. mixto herboso-aconitosum*. Виды, встреченные редко и с единичным (1) обилием: древостой: *Larix sibirica* — 5, *Salix caprea* — 1, 2; подлесок: *Daphne mezereum* — 2, 5, 7; *Padus avium* — 5; *Ribes hispidulum* — 5, 6, 7; *Rosa majalis* — 5; травяно-кустарничковый ярус: *Agrostis tenuis* — 5; *Angelica archangelica* — 2, 6; *Artemisia vulgaris* — 5; *Cacalia hastata* — 5; *Calamagrostis lapponica* — 4; *Campanula patula* — 6; *Carex digitata* — 3, 5, 6; *Coeloglossum viride* — 1, 3; *Conioselinum tataricum* — 6, 7; *Cortusa matthioli* — 6; *Crepis paludosa* — 3; *Cypripedium guttatum* — 6; *Dactylorhiza hebridensis* — 5; *Dendranthema zawadskii* — 6; *Deschampsia cespitosa* — 2, 5; *Diplasium sibiricum* — 2; *Elymus caninus* — 6; *Equisetum scirpoides* — 2; *Erigeron acris* — 6; *Heracleum sibiricum* — 7; *Hieracium hypoglaucum* — 6, 7; *H. murrorum* — 1, 6; *H. species* — 5; *Hierochlœ odorata* — 2; *Listera cordata* — 1; *Poa palustris* — 5; *P. species* — 6; *Polygala amarella* — 6; *Pyrola media* — 5; *Ranunculus polyanthemos* — 6; *R. propinquus* — 5; *Taraxacum perfiljevii* — 6; *Thalictrum simplex* — 1; *Thymus talijevii* — 6; *Trollius europaeus* — 1, 7; *Vaccinium uliginosum* — 4; *Veratrum lobelianum* — 3; *Veronica longifolia* — 1; *Viola biflora* — 2; *V. palustris* — 5; мохово-лишайниковый ярус: *Cladonia arbuscula* — 1; *C. deformis* — 1; *C. fimbriata* — 1; *C. furcata* — 6; *C. uncialis* — 4; *Lobaria pulmonaria* — 1; *Lophozia sp.* — 1; *Plagiomnium medium* — 5; *Ptilidium ciliare* — 1; *Sphagnum sp.* — 2

На долю *Picea obovata* и *Abies sibirica* приходится от 1 до 3 единиц по составу, иногда в I пологе отмечается примесь *Pinus sibirica* и *P. sylvestris* (до 1 единицы). Диаметр стволов деревьев коррелирует с высотой стволов и возрастом насаждений, изменяется от 8—12 см в молодняках до 50—70 см в древостоях XIII—XIV классов возраста. Во втором пологе обычно доминирует *Picea obovata* (4—10 единиц), заметным может быть участие *Abies sibirica* (до 4 единиц). В подзоне северной тайги (выше кордона Укьюдин) на водоразделе рек Илыч и Укью отмечены сообщества осинников, в которых II полог сложен *Betula pubescens* (10 единиц по составу). Высота деревьев в перестойных насаждениях достигает 18 м, диаметр стволов — 24—36 см. В приспевающих и спелых древостоях осинников зеленомошных II полог формируют деревья высотой 10—14 м с диаметром стволов 12—22 см. Часто в насаждениях присутствует разреженный III полог, сложенный особями *Picea obovata*, *Abies sibirica*, высотой 4—8 м с диаметром стволов 6—10 см. Подлесок всегда имеется, но обычно разреженный. Наиболее часто встречающиеся его компоненты — *Juniperus communis*, *Lonicera pallasii* и *Rosa acicularis*. Отличительной чертой осинников данного типа является наличие мощного покрова из зеленых мхов, главным образом *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*.

Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса осинников зеленомошных изменяется от 10—30 % в бруснично-зеленомошных сообществах до 80—85 % в папоротничково-зеленомошных фитоценозах. Его облик чаще всего определяет *Vaccinium myrtillus*. Значение удельного проективного покрытия этого вида не опускается ниже 20 % независимо от ассоциации, а значение коэффициента участия (КУ) наибольшее — 0.76. Также с ценотических позиций заметную роль играют такие виды, как *Gymnocarpium dryopteris* (КУ 0.39), *Vaccinium vitis-idaea* (0.22), *Trientalis europaea* и *Linnaea borealis* (по 0.2) и др. Всего в составе осинников зеленомошных зарегистрировано 83 вида сосудистых растений, 17 видов мхов и 8 видов лишайников. Средняя величина показателя α -разнообразия для таксономической группы сосудистых растений составила 29 видов на 400 м² при видовой насыщенности конкретных сообществ от 18 до 46 таксонов. В зависимости от особенностей травяно-кустарничкового яруса в рамках данного типа насаждений можно выделить четыре ассоциации (табл. 23).

Наиболее широко распространены сообщества ассоциации ***Populetum tremulae myrtilloso-hylocomiosum***, ранее описанные на территории резервата А. А. Корчагиным (1940) и С. В. Дёгтевой (Ценотическая и флористическая структура ..., 2001), а для таежной зоны Республики Коми А. Н. Лашенковой (1954в) и С. В. Дёгтевой

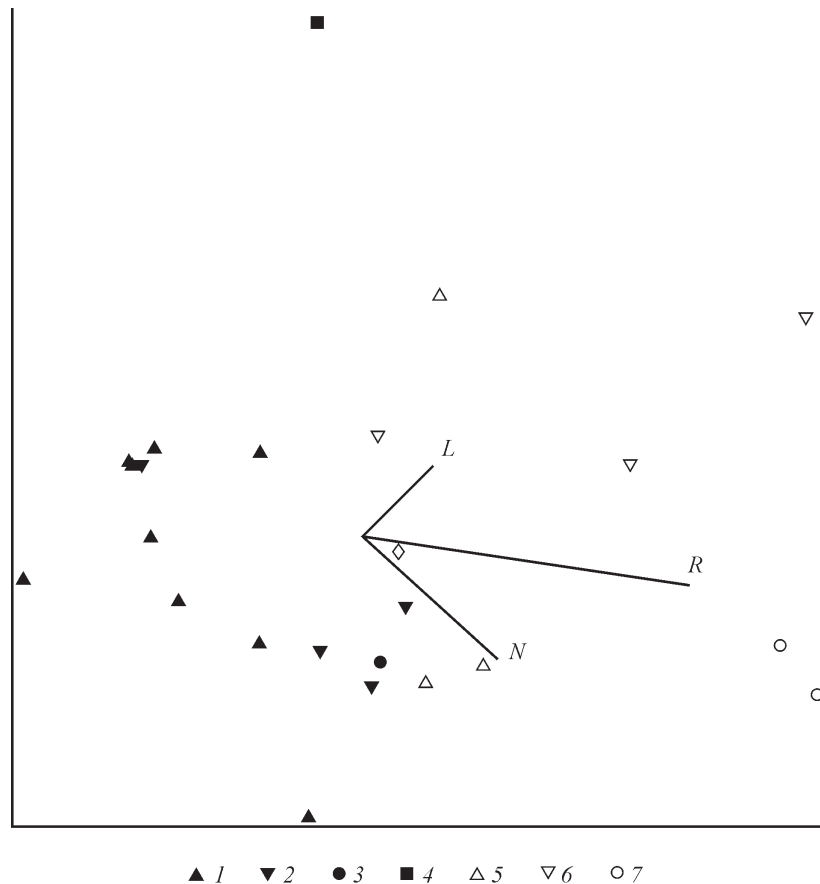


Рис. 13. Положение геоботанических описаний осинников в осях DCA с векторами экологических факторов.

1 — *Populetum tremulae myrtilloso-hylocomiosum*, 2 — *P.-T. gymnocarpioso-hylocomiosum*, 3 — *P.-T. saxatili ruboso-hylocomiosum*, 4 — *P.-T. vaccinioso-hylocomiosum*, 5 — *P.-T. gymnocarpiosum*, 6 — *P.-T. saxatili ruboso-calamagrostidosum*, 7 — *P.-T. mixto herboso-aconitosum*. *N* — богатство почв, *R* — кислотность, *L* — освещенность. Черным цветом отмечены осинники зеленомошные, прозрачным — осинники травянные.

(Леса Республики Коми, 1999; Ценогическая и флористическая структура ..., 2001). За пределами республики сообщества данного синтаксона распространены достаточно широко (Яковлев, Воронова, 1959; Ипатов, 1960б; Гаврилов, Карпов, 1962; Ниценко, 1972; Виликайнен, 1975; Бибилова, 1998). Для травяно-кустарничкового яруса фитоценозов рассматриваемой ассоциации характерно достаточно высокое общее проективное покрытие (обычно 60—80 %) наряду с относи-

Коэффициенты корреляции Пирсона и Кендалла с осями ординации,
осинники, N = 23

Фактор	Ось 1			Ось 2		
	r	r-sq	tau	r	r-sq	tau
F	-0.295	0.087	-0.181	-0.076	0.006	0.008
N	0.588	0.346	0.481	-0.556	0.31	-0.367
R	0.912	0.832	0.730	-0.358	0.128	-0.311
L	0.430	0.185	0.262	0.418	0.175	0.246

Примечание. Экологические факторы по Г. Элленбергу: F — увлажнение, N — богатство почв, R — кислотность, L — освещенность.

тельно невысоким разнообразием видового состава (11—28 таксонов на 400 м²). Явно доминирует *Vaccinium myrtillus*. Относительное проективное покрытие остальных видов, среди которых наиболее часто встречаются *Trientalis europaea*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Diphasiastrum complanatum* и *Linnaea borealis*, не превышает 20 %. Список сосудистых растений данного синтаксона насчитывает 59 видов (видовая насыщенность конкретных сообществ 18—35, в среднем 26 видов на 400 м²). Мхи и лишайники покрывают до 90 % почвы. Наибольшая роль принадлежит *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и *Polytrichum commune*, часто присутствуют *Ptilium crista-castrensis*, *Dicranum fuscescens* и *D. scoparium*.

К участкам пологих склонов и плоских водораздельных пространств с наиболее плодородными подзолистыми почвами (рис. 13, табл. 24) приурочены осинники, принадлежащие ассоциации *Populetum tremulae gymnocarpioso-hylocomiosum*, для травяного покрова которых характерно увеличение видового разнообразия (19—46 видов сосудистых растений на пробных площадях, в среднем 33 вида на 400 м²), доминирование папоротника *Gymnocarpium dryopteris* и увеличение роли таких требовательных к богатству почв видов, как *Rubus saxatilis*, *Oxalis acetosella*, *Aconitum septentrionale* и *Calamagrostis purpurea*. Два последних обеспечивают вертикальную расчлененность травостоя, достигая высоты 150 см. Всего в составе сообществ рассматриваемой ассоциации отмечено 60 видов сосудистых растений. Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса снижается до 40—60 % при сохранении доминантов, типичных для насаждений зеленомошного типа.

На склоне к долине Илыча над выходами подстилающих известь-содержащих пород сформировался осинник зеленомошный, под пологом которого в травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Rubus*

saxatilis. В качестве наполнителей выступают *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Linnaea borealis*, *Maianthemum bifolium*, *Melica nutans* и *Calamagrostis purpurea*. Величина ОПП яруса составляет 40—60 %, в нем зарегистрировано 32 вида. Напочвенный покров почти сплошной (ОПП до 80 %), его облик определяет *Hylocoium splendens*. Ранее для территории Республики Коми С. В. Дёгтевой (Ценотическая и флористическая структура ..., 2001) были выделены две ассоциации осинных лесов травяных с доминированием *Rubus saxatilis* — **осинник разнотравно-костяничный** и **осинник костянично-вейниковый**. Однако они отнесены к травяному типу насаждений. Входящие в их состав сообщества характеризуются практически полным отсутствием напочвенного покрова. Имеющегося в нашем распоряжении материала пока недостаточно для определения ранга описанного фитоценоза. Поэтому на данный момент мы рассматриваем его как тип сообществ ***Populetum tremulae saxatili ruboso-hylocomiosum***. Отметим, что в аналогичных экотопах в долине р. Ильч встречаются еловые и березовые леса с преобладанием в нижних ярусах *Rubus saxatilis* и зеленых мхов.

Последней ассоциацией осинников зеленомошных является ***Populetum tremulae vaccinoso-hylocomiosum*** — синтаксон, сообщества которого на территории Республики Коми встречаются не часто, но отмечены во многих районах (Леса Республики Коми, 1999; Ценотическая и флористическая ..., 2001). Фитоценозы с доминированием в травяно-кустарничковом ярусе *Vaccinium vitis-idaea* занимают экотопы с более бедными, легкими по механическому составу почвами (рис. 13). На территории резервата отмечены в окрестностях кордона Усть-Ляга. Видовая насыщенность сообществ невелика (25 видов сосудистых растений на 400 м²). Травяно-кустарничковый ярус разреженный (ОПП до 30 %). В его составе кроме брусники заметную роль играют *Melampyrum pratense*, *Vaccinium myrtillus* и *Diphasiastrum complanatum*. В напочвенном покрове увеличивается доля лишайников (*Cladonia rangiferina* и *C. stellaris*), однако доминирует *Pleurozium schreberi*. В границах заповедника сообщества данного синтаксона ранее описаны не были. За пределами республики осинники кустарничково-зеленомошные описаны А. А. Ниценко (1972).

Осинники травяные (*Populeta tremulae herbosa*)

Осинники данного типа насаждений на территории северной части заповедника приурочены как к долинным, так и склоновым экотопам и встречаются на суглинисто-подзолистых и дерново-подзолистых почвах (Ценотическая и флористическая ..., 2001).

Возраст древостоев и их таксационные показатели значительно варьируют. Отмечены как 30—40-летние насаждения, формирующиеся на гарях в окрестностях кордона Усть-Ляга (высота деревьев основного полога 6—12 м, диаметр 6—25 см, сомкнутость крон — 0.9), так и древостои IX—XI классов возраста в среднем течении р. Илыч (высота деревьев 18—22 м, диаметр стволов 20—40 см, сомкнутость крон — 0.5—0.8). В составе древесного яруса более зрелых насаждений обычно выделяется I полог (сомкнутость 0.5—0.7) с доминированием *Populus tremula* (7—10 единиц) и II полог (сомкнутость 0.1—0.4, высота 4—10 м), сложенный в основном *Picea obovata* (5—10 единиц по составу) и *Abies sibirica* (4—5 единиц). В нем также отмечена примесь *Betula pubescens*, *Pinus sibirica* и *Larix sibirica*. Наиболее активно во всех сообществах осинников травяного типа возобновляются темнохвойные породы. Под пологом насаждений всегда присутствует разреженный подлесок, в котором отмечено 10 видов, в том числе *Juniperus communis*, *Lonicera pallasii*, *Rubus idaeus* и *Sorbus sibirica*. Мохово-лишайниковый ярус угнетен хорошо развитым травостоем.

Среди наиболее ценотически значимых видов травяно-кустарничкового яруса, по сравнению с осинниками зеленомошными, больше растений, требовательных к богатству почв элементами минерального питания. Роль *Vaccinium myrtillus* снижается (КУ 0.14). На ведущие позиции наряду с *Gymnocarpium dryopteris* (0.44), *Rubus saxatilis* (0.39), *Maianthemum bifolium* (0.28), выходят *Melica nutans* (0.14) и представители высокотравья: *Aconitum septentrionale*, *Crepis sibirica*, (по 0.18). Общее проективное покрытие яруса составляет 40—90 %.

Увеличивается видовая насыщенность конкретных сообществ — на пробных площадях фиксировали от 22 до 47 видов сосудистых растений (среднее значение показателя α -разнообразия — 38 видов на 400 м²). Видовое богатство для данного типа насаждений составляет 96 видов. Зарегистрировано 12 видов мхов и 3 вида лишайников. Синтаксономическое разнообразие осинников травяных представлено тремя ассоциациями (табл. 22).

Сообщества ассоциации *Populetum tremulae gymnocarpiosum* описаны на пойменных и надпойменных террасах, а также в пределах водораздельных пространств левых притоков р. Илыч. Развиваются в экотопах с нормальным увлажнением и почвами со средним уровнем богатства (Ценотическая и флористическая .., 2001; рис. 13). Травяно-кустарничковый покров хорошо развит (ОПП 70—85 %), в нем доминирует *Gymnocarpium dryopteris*. Заметного участия (ранги до 5 баллов) в конкретных фитоценозах могут достигать *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*. Характерной чертой является наличие таких видов, как *Oxalis acetosella*, *Equisetum pratense* и *Calamagrostis*

obtusata. Всего в сообществах рассматриваемой ассоциации зафиксировано 70 видов сосудистых растений. Средняя видовая насыщенность пробной площади размером 400 м² составила 35 видов сосудистых при размахе конкретных значений показателя α -разнообразия от 22 до 43 видов. Покрытие мохово-лишайникового яруса может достигать 30 %, доминируют *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*. Сообщества рассматриваемой ассоциации распространены в Республике Коми (Леса Республики Коми, 1999; Ценотическая и флористическая ..., 2001) и на северо-западе России (Ипатов, 1960б; Ниценко, 1972; Бибилова, 1998).

При классификации осинников подзон южной и средней тайги Республики Коми С. В. Дёгтевой (Ценотическая и флористическая ..., 2001) была выделена ассоциация, облик травостоев в которых определяют *Rubus saxatilis* или *Calamagrostis arundinacea* (в восточных районах — *C. obtusata*), либо эти виды содоминируют. По признаку доминирования/содоминирования фитоценотически замещающих видов она подразделена на три субассоциации. Встречающиеся в Печоро-Илычском заповеднике осинники, в травяно-кустарничковом ярусе которых наиболее обильна *Rubus saxatilis*, могут рассматриваться как субассоциация *saxatili rubosum* ассоциации *Populetum tremulae saxatili ruboso-calamagrostidosum*. Они отмечены на приречных склонах с выходами коренных пород (Ценотическая и флористическая ..., 2001). Почвы в этих экотопах менее кислые (рис. 13). В образовании травяного покрова заметную роль наряду с костянкой играют *Gymnocarpium dryopteris*, *Melica nutans*, *Solidago virgaurea*, *Chamaenerion angustifolium* и *Crepis sibirica*. Мохово-лишайниковый покров угнетен, в нем доминирует *Pleurozium schreberi*. На пробных площадях фиксировали от 34 до 44 видов сосудистых (в среднем 38 видов). Всего зарегистрировано 65 видов сосудистых растений.

Стоит отметить наличие на территории заповедника сходных по составу и структуре нижних ярусов фитоценозов других лесных формаций, как лиственных, так и хвойных. Это свидетельствует о вторичном происхождении данного синтаксона.

Ассоциация *Populetum tremulae mixto herboso-aconitosum* (табл. 23), которая включает в себя сообщества, сходные с фитоценозами, ранее описанными С. В. Дёгтевой (Ценотическая и флористическая ..., 2001) в ранге ассоциации **осинник аконитовый**. Осинники с преобладанием *Aconitum septentrionale* характерны для европейского северо-запада России (Ипатов, 1960б; Гаврилов, Карпов, 1962; Ниценко, 1972; Бибилова, 1998) и Сибири (Демиденко, 1978; Данилин, 1988). Т. В. Бибилова указывает, что эта ассоциация типична для подзоны южной тайги. В Республике

Коми по имеющимся к настоящему времени данным (Ценотическая и флористическая ..., 2001) она распространена исключительно в подзоне средней тайги.

Характерной чертой таких сообществ, приуроченных в северной части Печоро-Илычского заповедника к склонам прииличских чугр, где почвы наименее кислые (рис. 13), является наличие хорошо выраженного (сомкнутость 0.3—0.4) подлеска, сложенного *Lonicera pallasii*, *Spiraea media* и др. Покрытие травяного покрова достигает 70 %. Основной подъярус высотой 100—150 см образует *Aconitum septentrionale*. Заметна роль таких видов, как *Crepis sibirica*, *Geranium sylvaticum*, *Thalictrum minus* и *Paeonia anomala*. В нижнем подъярусе отмечены *Rubus saxatilis*, *Gymnocarpium dryopteris* и *Atragene sibirica*. Видовая насыщенность в пределах пробных площадей колеблется от 37 до 47 видов сосудистых растений, всего в составе сообществ ассоциации отмечено 52 таксона. Мхи обычно приурочены к пням, колодам, основаниям стволов деревьев и не образуют сплошного напочвенного покрова.

Возможно, при накоплении фактического материала статус данного синтаксона будет уточнен.

При обследовании лесной растительности верхнего и среднего течения р. Илыч в границах Печоро-Илычского заповедника были описаны семь формаций, включающие две субформации светлохвойных, темнохвойных и лиственных лесов. Проведена детальная классификация, в результате которой выделено 80 ассоциаций и 9 типов сообществ из пяти типов леса, распределенных по формациям следующим образом: сосняки — 3, лиственничники — 2, ельники — 29, пихтарники — 11, кедровники — 4, березняки — 15, березовые криволесья и редколесья — 18, осинники — 7. При этом 26 ассоциаций для территории Печоро-Илычского заповедника выделены и охарактеризованы впервые.

Высокое типологическое разнообразие еловых и березовых лесов обусловлено широкой экологической амплитудой видов-эдификаторов. Сообщества обеих формаций занимают обширные области экологического пространства (рис. 14, см. вклейку, табл. 25), отмечены в долинных и водораздельных экотопах предгорий Северного Урала, а также в составе растительного покрова горной ландшафтной зоны. Березовые редколесья и криволесья характерны исключительно для подгольцового пояса Северного Урала, однако занимают разнообразные типы местообитаний, чем и объясняется их заметное ценотическое разнообразие. Лиственничные редколесья также приурочены к подгольцовому поясу, но занимают более узкий спектр экотопов. Они характеризуются наиболее бедными почвами. Пихтарники и осинники в силу особенностей экологической валентности видов-

**Коэффициенты корреляции Пирсона и Кендалла с осями ординации,
леса Ильич, N = 457**

Фактор	Ось 1			Ось 2		
	r	r-sq	tau	r	r-sq	tau
F	0.597	0.356	0.409	-0.365	0.133	-0.216
N	-0.527	0.278	-0.463	-0.330	0.109	-0.216
R	-0.546	0.298	-0.424	-0.484	0.234	-0.391
L	0.715	0.511	0.514	-0.176	0.031	-0.120

Примечание. Экологические факторы по Г. Элленбергу: F — увлажнение, N — богатство почв, R — кислотность, L — освещенность

эдификаторов формируются в более узком спектре местообитаний, тяготеют к экотопам, приуроченным к склонам увалов и горных хребтов, речным долинам с несколько более богатыми нормально увлажненными почвами. С этим связано их меньшее синтаксономическое разнообразие.

Ординация геоботанических описаний показала (рис. 14), что сообщества лиственных лесов по сравнению с коренными хвойными насаждениями сдвигаются в область экологического пространства, соответствующую местообитаниям с несколько более богатыми и менее кислыми почвами. Для березовых криволесий и редколесий отмечено увеличение фактора освещенности. Это отражает специфику биотопов коренных и производных насаждений, образующих климаксовые циклы и биотопические системы ассоциаций.

ГЛАВА 6

ДИНАМИКА ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

6. 1. Динамические ряды лесной растительности

На исследованной территории выявлены пять типов леса: лишайниковый, зеленомошный, долгомошный, травяной и сфагновый, которые занимают экотопы, четко дифференцированные по важнейшим экологическим факторам — влажности почв и их обеспеченности азотом (рис. 14, табл. 25). В большинстве из них можно выделить климаксовые циклы ассоциаций и биотопические системы ассоциаций.

Фитоценозы лишайникового типа леса приурочены к местообитаниям с наиболее сухими и бедными щебнистыми почвами, расположенными в верхней части подгольцового пояса горной ландшафтной зоны. Для подобных экотопов более характерны сообщества горных тундр. Древесная растительность в них играет подчиненную роль и представлена исключительно березовыми редколесьями и криво-лесьями (табл. 26). Насаждения данного типа представлены двумя ассоциациями и одним типом сообществ, которые отнесены к кустарничковому циклу сухих местообитаний. По видовому составу и ценотической роли отдельных таксонов в нижних ярусах сообществ они практически не отличаются от фитоценозов кустарничково-лишайниковых тундр. Это свидетельствует о том, что в экстремальных условиях верхних ярусов горных хребтов Северного Урала эди-

фикационная роль деревьев резко снижена. В травяно-кустарничковом ярусе наиболее обильны *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Empetrum hermaphroditum* и *Avenella flexuosa*. К числу константных, но малообильных видов относятся *Bistorta major*, *Diphasiastrum alpinum*, *Festuca ovina*, *Juncus trifidus* и *Trientalis europaea*. В напочвенном покрове наиболее обильны лишайники из рода *Cladonia* (*C. arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. uncialis*) или *Cetraria islandica*. Мхи играют подчиненную роль. Максимальные значения удельного покрытия (до 5—15%) отмечены для *Dicranum flexicaule*, *D. scoparium*, *Pleurozium schreberi* и *Polytrichum strictum*. С учетом состава насаждений и подроста выявленные синтаксоны можно рассматривать как биотопическую систему ассоциаций.

Насаждения зеленомошного типа леса занимают на исследованной территории наибольшие площади. Они приурочены к местообитаниям с небогатыми почвами и нормальным увлажнением. Данный тип леса объединяет климаксовые циклы ассоциаций и деструкционные системы ассоциаций темнохвойных (еловых, пихтовых, кедровых) и светлохвойных (лиственничных) насаждений, а также биотопические системы ассоциаций лиственных лесов (березовых, осиновых), имеющих вторичное происхождение. Для него характерно большое синтаксономическое разнообразие: 26 ассоциаций и два типа сообществ, которые можно объединить в три цикла (табл. 26). Центральное положение в осях важнейших экологических факторов занимают фитоценозы кустарничкового цикла свежих местообитаний. К нему относятся 12 ассоциаций и два типа сообществ. В травяно-кустарничковом ярусе лесных сообществ рассматриваемого цикла наиболее обильны кустарнички, прежде всего, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, а также *V. uliginosum* и *Empetrum hermaphroditum*. Из трав наибольшую ценотическую роль играет *Avenella flexuosa*, а в экотопах с несколько более влажными почвами возрастает удельное обилие *Equisetum sylvaticum* и *Carex globularis*. Упомянутые виды могут достигать ранга содоминантов. В хорошо развитом, часто сплошном напочвенном покрове господствуют/согосподствуют *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*, обычны виды родов *Brachythecium*, *Dicranum*, *Rhythidiadelphus*, *Polytrichum commune* и *Ptilium crista-castrensis*.

Сообщества бореально-мелкотравного цикла свежих местообитаний, включающего 12 ассоциаций (табл. 26), формируются в экотопах с несколько более богатыми почвами, которые расположены на незаливаемых участках склонов террас речных долин, в том числе на выходах коренных пород по берегам р. Илыч, и горных склонах (горно-лесной и реже подгольцовый пояса). Травяно-кустарничковый ярус становится более разнообразным по видо-

вому составу, в нем происходит снижение проективного покрытия кустарничков. Среди представителей данной биоморфы наибольшими значениями удельного покрытия (до 20—33 %) отличается только *Vaccinium myrtillus*. Одновременно возрастают постоянство и обилие травянистых растений, более требовательных к содержанию в почвах элементов минерального питания: *Gymnocarpium dryopteris*, *Oxalis acetosella* и *Rubus saxatilis*. В долинах рек типичными, но менее обильными компонентами травяно-кустарничкового покрова являются *Aconitum septentrionale*, *Calamagrostis purpurea*, *Chamaenerion angustifolium*, *Cirsium heterophyllum*, *Geranium albiflorum*, *Milium effusum* и *Melica nutans*. При повышении влагообеспеченности почв в долинных местообитаниях под пологом лесов усиливаются ценогические позиции *Equisetum pratense* и *E. sylvaticum*. Напочвенный покров имеет типичный для данного типа леса состав, но выражен в разной степени (ОПП от 40 до 95 %). Самые обильные его компоненты — *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*. На более влажных участках пойменных местообитаний встречаются *Sphagnum angustifolium* и *Plagiomnium ellipticum*. Цикл объединяет климаксовые ассоциации темнохвойных лесов (ельников, пихтарников) и системы ассоциаций производных насаждений (березняков, осинников), находящихся на разных стадиях демутации (табл. 26).

Фитоценозы папоротникового цикла свежих местообитаний, включающего две климаксовые ассоциации еловых и пихтовых лесов зеленомошного типа леса (табл. 9, 14), приурочены к склонам приречных парм и чугр с бедными почвами. Под их пологом абсолютно доминирует *Dryopteris expansa*. Постоянно, но в небольшом обилии регистрируются *Gymnocarpium dryopteris*, *Linnaea borealis*, *Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea* и *Vaccinium myrtillus*. Напочвенный покров хорошо выражен (ОПП 60—80 %), в нем доминируют (содоминируют) *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*.

Леса долгомошного типа на исследованной территории не занимают больших площадей и не отличаются высоким синтаксономическим разнообразием (описаны девять ассоциаций и три типа сообществ). Отмечены климаксовые ассоциации темнохвойных лесов (ельников, кедровников) и биотопические системы ассоциаций березняков (табл. 26). Они занимают экотопы с влажными небогатыми почвами, приуроченные в предгорьях к плоским участкам надпойменных террас и водораздельных пространств, а в горной ландшафтной зоне — к мезопонижениям на склонах, где в зимнее время происходит накопление значительного количества снега. В предгорьях производные березняки долгомошные формируются на горях ельников зеленомошных в результате заболачивания экотопов. В процессе демутационных сукцессий на их месте постепенно развиваются климаксовые ассоциации

**Циклы ассоциаций и типов сообществ основных
р. Илыч в границах**

Тип леса, цикл ассоциаций	Формация		
	Сосняк	Ельник	Пихтарник
Кустарничковый цикл сухих местообитаний			<i>Лишайниковый</i>
Кустарничковый цикл свежих местообитаний		<i>Piceetum fruticulosohylocomiosum</i>	<i>Зеленомошный</i>
		<i>Piceetum myrtilloshylocomiosum</i>	<i>Abietetum myrtilloshylocomiosum</i>
		<i>Piceetum equisetosocaricosomyrtilloshylocomiosum</i>	
Бореально-мелкотравный цикл свежих местообитаний		<i>Piceetum myrtillogymnocarpiosohylocomiosum</i>	<i>Abietetum myrtillogymnocarpiosohylocomiosum</i>
		<i>Piceetum oxalidosohylocomiosum</i>	<i>Abietetum oxalidosohylocomiosum</i>

типов леса предгорных и горных ландшафтов бассейна
Печоро-Илычского заповедника

Кедровник	Березняк	Осинник	Березовое редколесье и криволесье	Лиственничное редколесье
<i>mun</i>			<i>Tortuoso-Betuletum uliginosi- vaccinosum</i> (Корчагин, 1940) <i>Tortuoso-Betuletum myrtillosum</i> (Корчагин, 1940) Т.с. <i>Montano- Betuletum avenelloso- myrtilloso- cetrariosum</i>	
<i>mun</i>				
Т.с. <i>Cembretum (Pinetum sibiricae)</i>	<i>Betuletum vaccinoso- saxatili ruboso- hylocomiosum</i>	<i>Populetum tremulae vaccinoso- hylocomiosum</i>	<i>Montano-Betuletum fruticuloso- hylocomiosum</i>	<i>Montano- Laricetum empetroso- myrtilloso- hylocomiosum</i>
Т.с. <i>Cembretum (Pinetum sibiricae)</i>	<i>Betuletum avenelloso- myrtilloso- hylocomiosum</i>	<i>Populetum tremulae myrtilloso- hylocomiosum</i>	<i>Montano-Betuletum avenelloso- myrtilloso- hylocomiosum</i>	
	<i>Betuletum myrtilloso- gymnocarpioso- hylocomiosum</i>	<i>Populetum tremulae gymnocarpioso- hylocomiosum</i>	<i>Montano-Betuletum globulari caricoso- myrtilloso-hyloco- miosum</i> <i>Montano-Betuletum gymnocarpioso- myrtilloso-hyloco- miosum</i>	

Тип леса, цикл ассоциаций	Формация		
	Сосняк	Ельник	Пихтарник
		<i>Piceetum saxatili ruboso-hylocomiosum</i> <i>Piceetum pratensi equisetoso-hylocomiosum</i> <i>Piceetum sylvatici equisetoso-hylocomiosum</i>	<i>Abietetum saxatili ruboso-hylocomiosum</i>
			Долгомошный
Кустарничковый цикл влажных местообитаний		<i>Piceetum myrtilloso-polytrichosum</i>	
Бореально-мелкотавный цикл влажных местообитаний		Т.с. <i>Piceetum avenelloso-polytrichosum</i> Т.с. <i>Piceetum gymnocarpioso-polytrichosum</i> <i>Piceetum myrtilloso-globulari caricoso-chamaemosum</i> (Корчагин, 1940)	
Высокотравный цикл влажных местообитаний			

Т а б л и ц а 26 (продолжение)

Кедровник	Березняк	Осинник	Березовое редколесье и криволесье	Лиственничное редколесье
		<i>Populetum tremulae saxatili ruboso-hylocomiosum</i>		
<i>mun</i>	<i>Betuletum myrtilloso-polytrichosum</i> <i>Betuletum uliginosi vaccinoso-polytrichosum</i> <i>Betuletum avenelloso-polytrichosum</i>		<i>Montano-Betuletum avenelloso-myrtilloso-polytrichosum</i>	
<i>Cembretum myrtilloso-globulari caricosum</i> (Корчагин, 1940)	<i>Betuletum globulari caricoso-polytrichosum</i>		<i>Montano-Betuletum nardo-polytrichosum</i> Т.с. <i>Montano-Betuletum purpureaea calamagrostidoso-polytrichosum</i>	

Тип леса, цикл ассоциаций	Формация		
	Сосняк	Ельник	Пихтарник
			<i>Травяной</i>
Бореально-мелкотравный цикл		<i>Piceetum oxalidoso-gymnocarpiosum</i>	<i>Abietetum gymnocarpiosum</i>
Папоротниковый цикл		<i>Piceetum sylvatici equisetosum</i>	
		<i>Piceetum expansae dryopteridosum</i>	<i>Abietetum phegopteridoso-expansae dryopteridosum</i>
		<i>Piceetum sibirici diplasietosum</i>	<i>Abietetum sibirici diplasietosum</i> <i>Abietetum distentifolii athyriosum</i>
Высокотравный цикл		<i>Piceetum aconitosum</i>	<i>Abietetum aconitosum</i>
		<i>Piceetum aconitoso-calamagrostosum</i>	<i>Abietetum aconitoso-calamagrostosum</i>
			<i>Abietetum aconitoso-pratensi equisetosum</i>
		<i>Piceetum purpureae calamagrostidosum</i>	
		<i>Piceetum obtusato-calamagrostosum</i>	
		<i>Betuleto-Piceetum geranioso-calamagrostosum</i> (Корчагин, 1940)	<i>Abietetum geranioso-calamagrostosum</i>
		<i>Piceetum mixto-magnoherbosum</i> <i>Piceetum filipendulosum</i>	

Т а б л и ц а 26 (продолжение)

Кедровник	Березняк	Осинник	Березовое редколесье и криволесье	Лиственничное редколесье
<i>mun</i>	<i>Betuletum avenelloso- juniperosum</i>	<i>Populetum tremulae gymnocarpiosum</i>	<i>Montano-Betuletum avenellosum</i>	<i>Montano- Laricetum avenellosum</i>
	<i>Betuletum gymnocarpiosum</i>		<i>Montano- Betuletum athyriosum</i>	
	<i>Betuletum aconitosum</i>	<i>Populetum tremulae mixto herboso- aconitosum</i>		
	<i>Betuletum pur- pureae calam- agrostidosum</i>		<i>Montano-Betuletum calamagrostidosum</i>	
	<i>Betuletum saxatili ruboso- calamagrosti- dosum</i>	<i>Populetum tremulae saxatili ruboso-calama- grostidosum</i>		
	<i>Betuletum mixto- herbosum</i>		<i>Montano-Betuletum albiflori geraniosum Montano-Betuletum mixto-herbosum</i>	

Тип леса, цикл ассоциаций	Формация		
	Сосняк	Ельник	Пихтарник
			<i>Сфагновый</i>
Кустарничковый цикл сырых местообитаний		<i>Piceetum gymnocarpiosmyrtilloso-sphagnosum</i> <i>Piceetum globulari caricoso-myrtilloso-sphagnosum</i>	
Бореально-мелкотравный цикл сырых местообитаний	<i>Pinetum globulari caricoso-sphagnosum</i>	<i>Piceetum globulari caricoso-sylvatici equisetoso-sphagnosum</i> Т. с. <i>Piceetum pratensi equisetoso-phagno-sum</i>	
Папоротниковый цикл сырых местообитаний			Т. с. <i>Abietetum expansae dryopteridoso-sphagnosum</i>
Высокотравный цикл сырых местообитаний		<i>Piceetum purpureae calamagrostidoso-sylvatici equisetoso-sphagnosum</i> <i>Piceetum geranioso-sphagnosum</i>	
Травяно-болотный цикл сырых местообитаний	<i>Pinetum rostratae caricoso-sphagnosum</i> <i>Pinetum vaginati eriophoroso-sphagnosum</i>	<i>Piceetum vaginati eriophoroso-globulari caricoso-sphagnosum</i>	

Примечание. Т. с. — тип сообщества.

Т а б л и ц а 26 (продолжение)

Кедровник	Березняк	Осинник	Березовое редколесье и криволесье	Лиственный редколесье
<i>mun</i>	<i>Betuletum globulari caricoso- sylvatici equisetos- sphagnosum</i>			
<i>Cembretum caricoso- calamagro- stosum</i> (Корчагин, 1940)	<i>Betuletum purpureae calamagro- stidoso- sphagnosum</i>		<i>Montano-Betuletum calamagrostidoso- sphagnosum</i>	
			<i>Montano-Betuletum juncoso-caricoso- sphagnosum</i>	
			<i>Montano-Betuletum rostratae caricoso- sphagnosum</i>	

долгомошных лесов. Ю. П. Юдин (1954г) отмечал, что в Республике Коми темнохвойные леса долгомошного типа не относятся к числу длительно существующих и при дальнейшем развитии заболачивания трансформируются в насаждения сфагнового типа.

Синтаксоны, выделенные для долгомошного типа леса, объединены в три цикла (табл. 26). Фитоценозы кустарничкового цикла влажных местообитаний по облику травяно-кустарничкового яруса сходны с сообществами кустарничкового цикла свежих местообитаний. К числу наиболее ценотически значимых видов относятся *Vaccinium myrtillus*, реже *V. uliginosum*. Сохраняется высокое постоянство типичных представителей таежно-лесной ЭЦГ: *Avenella flexuosa*, *Carex globularis*, *Linnaea borealis*, *Melampyrum pratense*, *Rubus arcticus* и *Trientalis europaea*. Значения показателя α -разнообразия составляют в среднем 22–24 вида на 400 м². В напочвенном покрове при явном доминировании *Polytrichum commune* всегда встречаются пятна других зеленых мхов (*Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*) и сфагнов (*Sphagnum girgensohnii* и *S. angustifolium*).

Для сообществ бореально-мелкотравного цикла влажных местообитаний характерно увеличение ценотической значимости травянистых растений. В тех случаях, когда сомкнутость крон насаждений невысокая, под их пологом происходит увеличение обилия *Avenella flexuosa*, этот вид выступает в качестве явного доминанта (асс. ***Betuletum avenelloso-polytrichosum***, тип сообществ ***Piceetum avenelloso-polytrichosum***). В горной ландшафтной зоне на участках, испытывающих регулярное воздействие выпаса оленей, в травяно-кустарничковом ярусе березовых криволесий долгомошных наиболее обильным видом становится *Nardus stricta*. Разрастание злаков приводит к угнетению напочвенного покрова, величина ОПП которого не превышает 30—40 (60) %.

В местообитаниях, где увлажнение почв становится слабо проточным, под пологом лесов долгомошного типа происходит усиление ценотической роли влаголюбивых трав, прежде всего *Carex globularis*, а также *Equisetum sylvaticum* и *Rubus chamaemorus*. Нами на горях, расположенных в предгорной ландшафтной зоне на междуречьях притоков Илыча, выявлены производные березняки разных классов возраста, классифицированные в ранге ассоциации ***Betuletum globulari caricoso-polytrichosum***. Они сформировались на месте темнохвойных лесов зеленомошного типа в процессе демутиации, протекающей на фоне заболачивания, и могут рассматриваться как элемент биотопической системы ассоциаций. А. А. Корчагин (1940) приводит для северной половины заповедника ассоциации ***Piceetum myrtilloso-globulari caricoso-chamaemorosum*** и ***Cembretum myrtilloso-globulari caricosum***, которые можно считать климаксовыми.

Высокотравный цикл влажных местообитаний на данном этапе исследований включает лишь тип сообщества *Montano-Betuletum purpurea calamagrostidoso-polytrichosum*. Имеющихся сведений о его месте в динамических рядах явно недостаточно.

Леса травяного типа формируются в местообитаниях с нормальным увлажнением проточного характера и довольно богатыми почвами, которые приурочены к долинам водотоков, склонам парм, чугр и хребтов Северного Урала. Для них характерно наличие густого, разнообразного по видовому составу травостоя. Напочвенный покров, напротив, угнетенный, мозаичной структуры. В данном типе леса выявлено 34 ассоциации, объединенные в три цикла (табл. 26). Из них 20 — климаксовые ассоциации преимущественно темнохвойных (еловых и пихтовых), а также светлохвойных (лиственничных) лесов и редколесий, остальные могут рассматриваться как биотопические системы ассоциаций производных (березовых и осиновых) насаждений травяного типа.

Сообщества бореально-мелкотравного цикла приурочены к склонам надпойменных террас речных долин, горных хребтов (горнолесной и подгольцовый пояса). В экотопах, характеризующихся наименее богатыми для данного типа леса почвами, в случаях, когда уровень освещенности под пологом насаждений высокий, облик травяного покрова определяет *Avenella flexuosa*. Такие сообщества наиболее типичны для подгольцового пояса гор. К числу климаксовых может быть отнесена ассоциация *Montano-Laricetum avenellosum*.

В экотопах с богатыми почвами и нормальным увлажнением, расположенных на надпойменных террасах речных долин и изредка в пределах водораздельных пространств, обычны климаксовые еловые и пихтовые леса, в травостоях которых доминирует/содоминирует *Gymnocarpium dryopteris* и значительного обилия достигает *Oxalis acetosella*. Выявлены вторичные лиственные леса ассоциаций *Betuletum gymnocarpiosum* и *Populetum tremulae gymnocarpiosum*. Травяной ярус, развитый под их пологом, по составу и обилию видов сходен с таковым ельников и пихтарников ассоциаций *Piceetum oxalidoso-gymnocarpiosum* и *Abietetum gymnocarpiosum*, но отличается несколько более высокой видовой насыщенностью. Значения показателя α -разнообразия сосудистых растений в рассматриваемых ассоциациях высокие составляют в среднем 35—37 видов на 400 м².

Папоротниковый цикл объединяет преимущественно климаксовые ассоциации темнохвойных (еловых и пихтовых) лесов. Они занимают склоны надпойменных террас, парм и чугр, а также горных хребтов до высоты 550 м над ур. м. Для данных экотопов характерны влажные небогатые почвы. Под пологом лесов развит густой (ОПП 80—95 %) травостой, облик которого определяют папоротники.

Чаще всего в роли доминанта выступает *Dryopteris expansa*, которому могут сопутствовать *Gymnocarpium dryopteris* и *Phegopteris connectilis*. В предгорной и горной ландшафтных зонах отмечены леса папоротникового цикла, где под пологом господствует *Diplazium sibiricum*, в подгольцовом поясе гор — пихтовые и березовые редколесья, в травостоях которых преобладает *Athyrium distentifolium*. На высотном градиенте в темнохвойных лесах рассматриваемого цикла происходит закономерная смена эдификаторов, возрастает доля *Abies sibirica*. Сообщества ассоциации **Montano-Betuletum athyriosum**, встречающиеся в подгольцовом поясе, могут рассматриваться как элемент биотопической системы ассоциаций. Всего данный цикл включает шесть ассоциаций (табл. 26).

Сообщества высокотравного цикла формируются в поймах рек и долинах ручьев, стекающих по склонам увалов и горных хребтов. Данные местообитания отличаются богатыми влажными почвами. Характер увлажнения преимущественно проточный. В этих экологических условиях, при оптимальном сочетании факторов влажности почв и их обеспеченности элементами минерального питания, под пологом лесных фитоценозов на смену видам таежно-лесной ЭЦГ приходят растения таежной лугово-лесной и долинных ЭЦГ (лесной, лесо-луговой и лугово-лесной): *Aconitum septentrionale*, *Calamagrostis purpurea*, *Chamaenerion angustifolium*, *Cirsium heterophyllum*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium albiflorum*, *Milium effusum* и *Thalictrum minus*. Березняки, образующие биотопические системы ассоциаций, имеют первичную природу и формируются на аллювиальных наносах, сменяя во времени пойменные луга (асс. **Betuletum aconitosum**, **Betuletum purpureae calamagrostidosum**, **Betuletum saxatili ruboso-calamagrostidosum**, **Betuletum mixto-herbosum**) или луга подгольцового пояса гор Северного Урала (асс. **Montano-Betuletum calamagrostidosum**, **Montano-Betuletum albiflori geraniosum**, **Montano-Betuletum mixto-herbosum**). Другая часть лиственных лесов высокотравного цикла имеет вторичное происхождение и возникла на склонах приильчских чугр после пожаров (асс. **Populetum tremulae saxatili ruboso-calamagrostidosum**, **Populetum tremulae mixto herboso-aconitosum**). Климатический цикл включает 11 ассоциаций еловых и пихтовых лесов (табл. 26).

Заболоченные местообитания в предгорных и горных ландшафтах изученной территории занимают небольшие площади на плоских участках водораздельных пространств, по краям болотных массивов, в притеррасных понижениях речных пойм, заболоченных долинах ручьев, основаниях склонов нагорных террас или под каменными россыпями. Для таких экотопов характерны повышенное увлажнение застойного характера, ухудшение аэрации почв,

оформление в их профилях отчетливо выраженного торфяного горизонта. Здесь формируются светлохвойные (сосновые), темнохвойные (еловые, кедровые, пихтовые) и лиственные (березовые) насаждения сфагнового типа леса. В нем выделены пять циклов ассоциаций (табл. 26).

Кустарничковый цикл сырых местообитаний представлен двумя климаксовыми ассоциациями еловых лесов: *Piceetum gymnocarpioso-myrtilloso-sphagnosum* и *Piceetum globulari caricoso-myrtilloso-sphagnosum*. В травяно-кустарничковом ярусе сообществ сохраняется высокое обилие *Vaccinium myrtillus*. При этом заметную ценотическую роль играют влаголюбивые травы таежно-лесной ЭЦГ, прежде всего *Carex globularis*, а также *Equisetum sylvaticum*. При дальнейшем развитии заболачивания их значимость в формировании травяно-кустарничкового покрова насаждений сфагнового типа леса возрастает. Такие фитоценозы отнесены нами к ассоциациям, включенным в бореально-мелкотравный цикл сырых местообитаний. Крайние позиции в ряду заболачивания лесных сообществ, приуроченных к экотопам с бедными кислыми почвами, занимают фитоценозы ассоциаций травяно-болотного цикла сырых местообитаний. Под их пологом наибольшую ценотическую значимость имеют виды болотной ЭЦГ.

Леса высокотравного цикла сырых местообитаний характеризуются несколько более богатыми почвами. Они приурочены к долинам рек и ручьев предгорной ландшафтной зоны, горно-лесного и подгольцового поясов гор. В процессе заболачивания здесь формируются насаждения ели, кедра и березы, под пологом которых развивается травостой с доминированием *Calamagrostis purpurea* и напочвенный покров с преобладанием сфагновых мхов (*Sphagnum girgensohnii*, *S. angustifolium* и *S. balticum*). По всей видимости, они сменяют насаждения травяного типа леса.

В склоновых экотопах с повышенным увлажнением почвы отмечены пихтарники сфагновые, предварительно отнесенные к папоротниковому циклу сырых местообитаний. Они встречаются крайне редко. Возникают, вероятно, в результате заболачивания сообществ пихтарников папоротниковых.

Данные о циклах ассоциаций различных типов леса (табл. 26) могут быть использованы для построения гипотетических схем сукцессионных смен растительного покрова в пойменных и водораздельных местообитаниях северной части Печоро-Илычского заповедника (рис. 15—18).

На исследованной территории в поймах рек лесные сообщества формируются на завершающих этапах первичных сукцессий растительности на аллювиальных наносах. На первых этапах таких

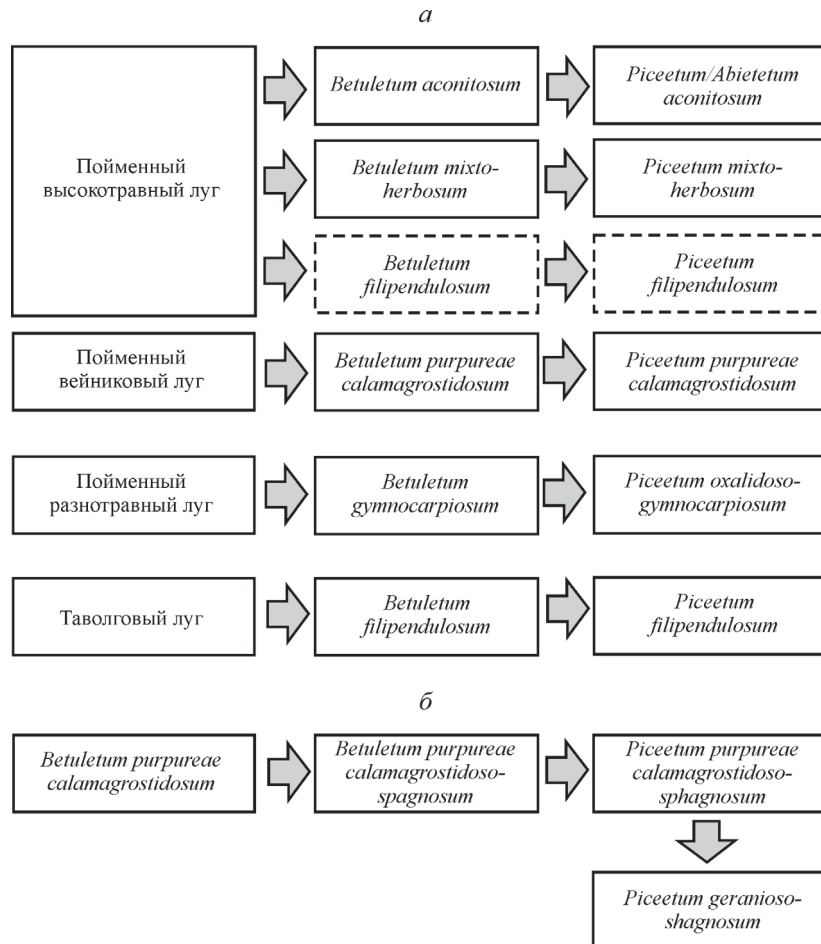


Рис.15. Схемы первичных сукцессий растительного покрова северной части Печоро-Ильчского заповедника.

а – без заболачивания, б – с заболачиванием.

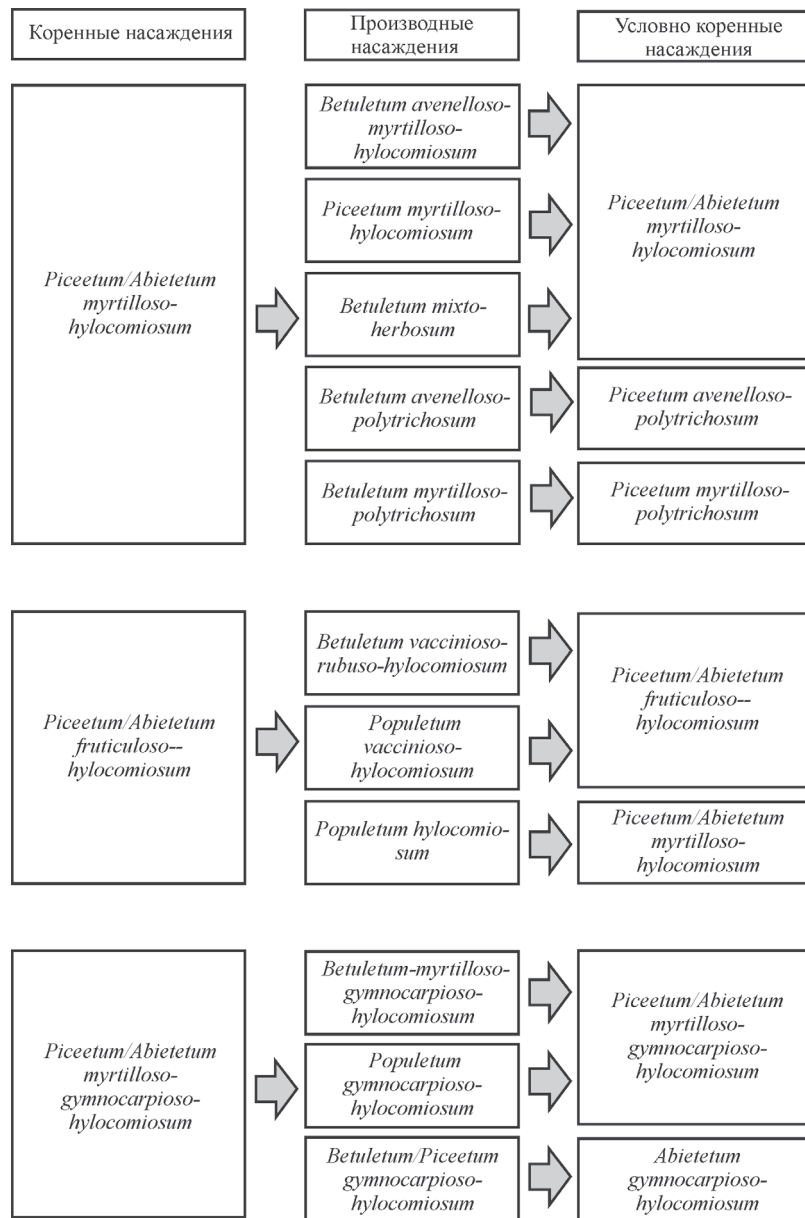


Рис. 16. Схемы вторичных (демутационных) сукцессий в северной части Печоро-Ильчского заповедника без заболачивания.

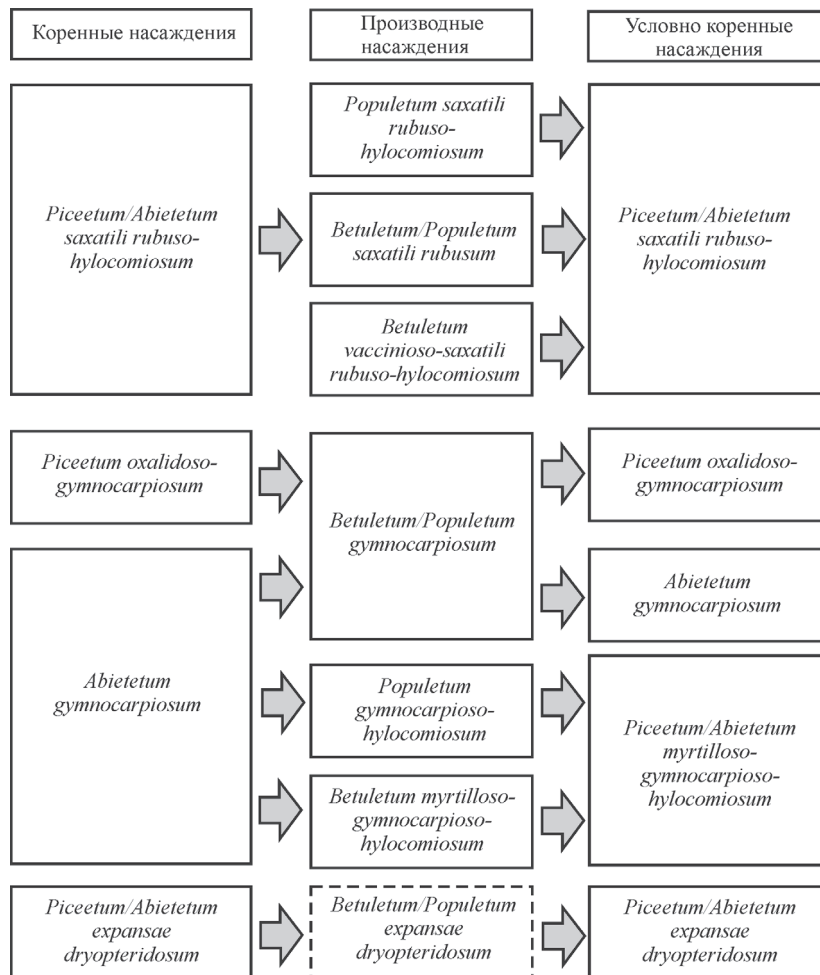


Рис. 17. Схемы вторичных (демутационных) сукцессий в северной части Печоро-Илычского заповедника без заболачивания.

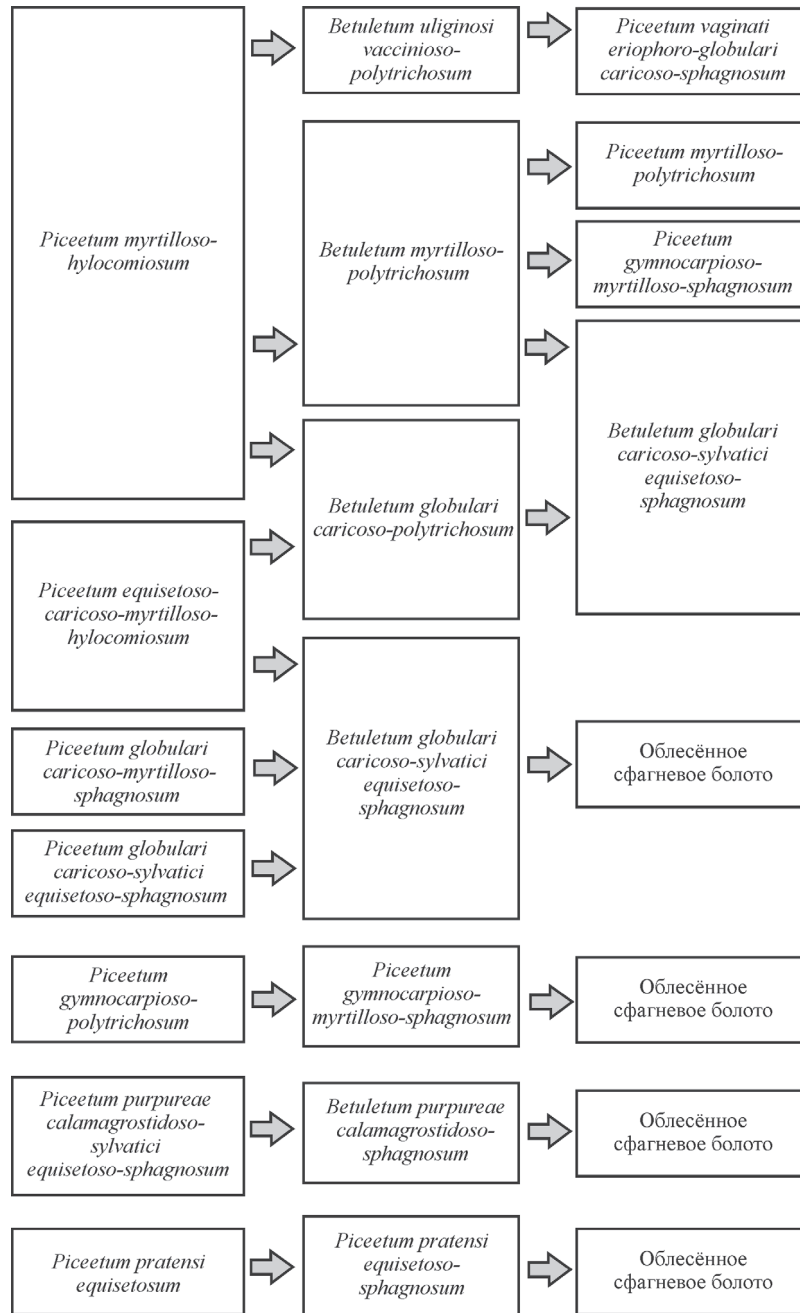


Рис. 18. Схемы вторичных (демутационных) сукцессий в северной части Печоро-Илычского заповедника с заболачиванием.

смен развиваются растительные группировки, а затем сообщества многолетних травянистых растений (Самбук, 1930; Корчагин, 1940; Дёгтева, 2008; Анализ первичных сукцессий ..., 2010). В условиях заповедного режима без регулярного использования (сенокосение, выпас) на пойменных лугах поселяются кустарники (в первую очередь представители рода *Salix*) либо лиственные деревья, кроны которых постепенно смыкаются. Формируются долинные березняки первичного происхождения (рис. 15), которые относятся к травяному типу леса. В дальнейшем, при изменениях режима поёмности такие сообщества замещаются темнохвойными лесами травяного типа (Самбук, 1930; Корчагин, 1940; Флора ..., 1997; Дёгтева, Новаковский, 2009, 2012; Анализ первичных сукцессий ..., 2010). Рассматриваемые сукцессионные смены могут протекать как на фоне сохранения режима увлажнения, так и условиях заболачивания. Для экотопов, где характер увлажнения не меняется радикально, прослеживается несколько динамических рядов. На месте фитоценозов ассоциаций *Betuletum aconitosum*, *Betuletum mixto-herbosum*, по-видимому, развиваются темнохвойные сообщества ассоциаций *Piceetum aconitosum* либо *Abietetum aconitosum*. В верхнем и среднем течении Илыча в пойме реки и долинах ее притоков широко распространены луга с доминированием/содоминированием *Calamagrostis purpurea* (Корчагин, 1940; Дёгтева, 2008). Анализ синтаксономического разнообразия лесных сообществ позволяет заключить, что они сменяются во времени фитоценозами асс. *Betuletum purpureae calamagrostidosum*, а затем асс. *Piceetum purpureae calamagrostidosum*. Привлекая литературные данные о ценотическом разнообразии лиственных лесов подзон южной и средней тайги Республики Коми (Ценотическая и флористическая структура ..., 2001), можно предположить, что долинные ельники таволговые (асс. *Piceetum filipendulosum*) с большой вероятностью могли сформироваться на месте сообществ ассоциации *Betuletum filipendulosum*.

На месте разнотравных лугов, приуроченных к пойменным террасам более высоких уровней с довольно богатыми почвами и нормальным увлажнением, в результате экспансии лиственных деревьев образуются фитоценозы ассоциации *Betuletum gymnocarpiosum*. Им на смену приходят фитоценозы ассоциации *Piceetum oxalidosogymnocarpiosum* (рис. 15).

При формировании лесных сообществ в речных долинах в условиях близкого залегания грунтовых вод или периодического затопления экотопа могут происходить изменения условий увлажнения почвы, которые приводят к заболачиванию. Примером таких смен (рис. 15) в пределах исследованной территории являются переходы

от незаболоченных березняков вейниковых к насаждениям сфагнового типа (*березняк вейниково-сфагновый*, *ельник вейниково-сфагновый*, *ельник гераниево-сфагновый*).

На водораздельных пространствах, где облик растительного покрова определяют леса зеленомошного типа, в результате пожаров и ветровалов (Корчагин, 1940; Флора и растительность ..., 1997) происходят вторичные (демутационные) сукцессии. После катастрофических воздействий на месте коренных темнохвойных сообществ начинают формироваться леса, древостои которых сложены *Betula pubescens* и *Populus tremula*. Лиственные породы, способные к быстрому возобновлению (Пономарёв, 1932; Сукачёв 1938; Морозов, 1949; Ниценко, 1972; Восточноевропейские ..., 2004; Ценотическая и флористическая ..., 2001), получают преимущество на первых этапах демутационной сукцессии. На определенном этапе развития их насаждения образуют биотопические системы ассоциаций.

Отличительной особенностью исследованной территории является то, что здесь преобладают коренные и условно коренные сообщества темнохвойной тайги. Доля площадей, занимаемая первичными и производными насаждениями лиственных деревьев невелика, а их синтаксономическое разнообразие существенно ниже, чем в подзоне средней тайги (Ценотическая и флористическая ..., 2001). В то же время в процессе демутационных сукцессий формируются достаточно сложные экотопические системы ассоциаций (рис. 16, 17), включающие наряду с биотопическими системами ассоциаций лиственных лесов климаксовые циклы ассоциаций и деструкционные системы ассоциаций темнохвойных насаждений.

Так, на месте фитоценозов ассоциаций климаксового цикла *Piceetum myrtilloso-hylocomiosum*, *Abietetum myrtilloso-hylocomiosum* после катастрофического воздействия огня или ветра развиваются производные мелколиственные леса, принадлежащие к четырём синтаксонам зеленомошного и долгомошного типов леса (*Betuletum avenelloso-myrtilloso-hylocomiosum*, *Populetum tremulae myrtilloso-hylocomiosum*, *B. avenelloso-polytrichosum*, *B. myrtilloso-polytrichosum*), которые в свою очередь сменяются условно коренными темнохвойными сообществами ассоциаций *Piceetum myrtilloso-hylocomiosum*, *Abietetum myrtilloso-hylocomiosum*, *Piceetum avenelloso-polytrichosum*, *P. myrtilloso-polytrichosum*.

Ельники и пихтарники долгомошные при дальнейшем заболачивании сменяются лесами сфагнового типа. Не исключено, что долгомошные березняки и осинники могут сразу сменяться темнохвойными сообществами сфагновой группы типов (рис. 18). Завершающим этапом вторичных сукцессий с заболачиванием почвы являются сфагновые болота.

6. 2. Динамика растительного покрова при восстановительных сукцессиях на горях

Для более детального анализа процессов восстановления коренных лесов на территории северной части резервата наиболее удобным объектом являются сообщества ельников и березняков зеленомошного типа леса, который занимает в заповеднике наибольшие площади. После пожаров на выгоревших участках ельников зеленомошных происходит активная инвазия *Betula pubescens* с последующим развитием березовых древостоев и их сменой на березово-еловые, а затем и еловые фитоценозы. Мы располагаем описаниями производных березняков зеленомошных с древостоями разных классов возраста (от I до XIII), выполненными в сообществах сходных экотопов. Их можно рассматривать как гипотетический временной ряд, отражающий демулационную сукцессию на горях.

Древостои в производных насаждениях различного возраста претерпевают закономерные изменения (табл. 27). С увеличением класса возраста увеличиваются значения таких параметров, как высота и диаметр стволов деревьев. Значения показателя сомкнутости крон снижаются, но не сильно. По-видимому, это связано с тем, что одновременно с естественным изреживанием особей в популяциях березы происходит постепенное усиление позиций ценопопуляций видов хвойных деревьев, приводящее к усложнению состава яруса и оформлению в нем вертикальных пологов. В насаждениях I класса возраста, которые описаны на горях 2001 г. в окрестностях кордона Укьюдин, в составе основного полога доминирует *Betula pubescens*, иногда отмечается примесь *Populus tremula*. Число стволов березы варьирует от 36 до 76 тыс. на 1 га. Численность подроста осины — 1000—2000 особей на 1 га. Высота — до 3 м. Под пологом лиственных пород достаточно активно возобновляется *Picea obovata* (12—31 тыс. шт. на 1 га), высота подроста ели не превышает 0.5 м.

Производные березняки зеленомошные занимают довольно обширные площади на горях в окрестностях кордона Усть-Ляга (междуречье Ыджидляги и Ичетляги). В 1989 г. С. В. Дёгтевой (Флора и растительность ..., 1997; Флористическая и ценотическая ..., 2001) были описаны сформировавшиеся здесь насаждения *Betula pubescens*, относящиеся ко II—III классу возраста (табл. 27). В составе основного полога древостоев на этой стадии демулации преобладает береза (6—10 единиц по составу), появляются *Picea obovata* (до 4 единиц), *Abies sibirica*, *Pinus sibirica* (оба вида единично). На несколько более богатых почвах спутником березы является *Populus tremula* (единичные экземпляры). В описанных сообществах иногда присутствует разреженный верхний полог древостоя, сложенный де-

Таксационные параметры берёзовых насаждений зеленомошного типа леса, сформировавшихся на гарях в бассейне р. Илыч

Возрастная группа насаждения	Класс возраста насаждения	Амплитуда высоты стволов, м	Амплитуда диаметра стволов, см	Общая сомкнутость крон
Молодняки	I	0.5–3	2–4	0.7–0.9
	II–III	6–12	6–15	0.4–0.8
Средневозрастные	IV	8–12	8–24	0.4–0.7
	V	12–16	10–24	0.4–0.8
Приспевающие	VI	14–18	16–26	0.4–0.8
Спелые	VII–VIII	18–22	24–44	0.4–0.8
Перестойные	XIII–XIV	22–24	24–70	0.5–0.7

Примечание. Римскими цифрами указаны классы возраста древостоев. Класс возраста составляет 10 лет.

ревьями ели, достигающими высоты 15—16 м. По всей видимости, они являются остатками коренного насаждения, которые не погибли во время пожара. В подросте наиболее многочисленны ель и береза.

В 2007 г. на междуречье рек Ичетляга и Ыджидляга Ю. А. Дубровским были описаны берёзовые леса IV класса возраста (табл. 27). Для насаждений характерно усложнение структуры древесного яруса. Присутствует разреженный верхний полог из ели высотой до 16 м. Также отмечены обгоревшие еловые остолопы высотой 12—15 м. Основным является II полог сомкнутостью 0.4—0.6, который сложен *Betula pubescens* (8—10 единиц по составу) и *Picea obovata* (1—2 единицы). Выражен III древесный полог высотой 6—8 м. В его состав примерно в равных пропорциях (по 4—6 единиц) входят деревья березы и ели с диаметром стволов 6—12 см. Сомкнутость крон III полога — 0.1—0.2. Число стволов березы в насаждении варьирует в пределах 8—12 тыс. шт. на 1 га. Отмечено активное возобновление ели и пихты, численность подроста березы по сравнению с более молодыми насаждениями снижается, что, вероятно, является следствием светолюбия мелколиственных пород.

Берёзовые древостои V класса возраста (табл. 27) описаны в среднем течении р. Илыч в окрестностях о-ва Бияизъяди и кордона Исперед. В составе основного полога доминирует *Betula pubescens* (8—10 единиц). Отмечены также *Populus tremula*, *Picea obovata*, *Abies sibirica* и *Pinus sibirica*. Сомкнутость I полога достигает 0.3—

0.6. II полог высотой 8—10 м обычно сложен березой (до 6 единиц по составу) и елью (до 6 единиц), иногда появляется пихта (до 8 единиц). Число стволов *Betula pubescens* продолжает снижаться и достигает 1076—2210 шт. на 1 га. Одновременно увеличивается число стволов *Picea obovata* (до 162—522 шт. на 1 га). Высота подроста — 1.5—3 м. Наиболее активно возобновляется *Picea obovata*. Подрост остальных видов деревьев отмечен единично.

Высота деревьев I полога в березовых насаждениях VI класса возраста, описанных в окрестностях кордона Усть-Ляга и в среднем течении р. Илыч неподалеку от кордона Исперед, достигает 14—18 м (табл. 27). В нем чаще сохраняется доминирование *Betula pubescens* (5—10 единиц по составу), участие *Picea obovata* в отдельных случаях может достигать 5 единиц по составу. До 1 единицы по составу может достигать доля в насаждениях *Populus tremula* и *Abies sibirica*. Сомкнутость полога 0.2—0.7. II полог (сомкнутость 0.2—0.6) сформирован деревьями березы (2—8 единиц по составу), ели (2—8 единиц), пихты (до 5 единиц), кедра (единично), которые достигают в высоту 8—14 м. Число стволов *Betula pubescens* варьирует в пределах от 597 до 1273 шт., *Picea obovata* — от 147 до 237 шт. на 1 га. Достаточно сомкнутый второй полог насаждений со значительным участием темнохвойных деревьев изменяет световой режим сообществ и оказывает влияние на процесс возобновления в популяциях древесных растений. Наиболее активно в таких условиях возобновляется ель, подрост березы приурочен к «окнам» древостоя или вообще отсутствует. В насаждениях начинается процесс смены вида-эпификатора.

Основной полог производных насаждений VII—VIII классов возраста (табл. 27), описанных в среднем течении р. Илыч в окрестностях о-ва Бияизьяди и устья реки Ыджид-Анью, сложен преимущественно *Betula pubescens* (5—8 единиц по составу) и *Picea obovata* (2—4 единицы). Отмечены единичные деревья *Populus tremula*, *Abies sibirica*, *Pinus sibirica* и *P. sylvestris*. Сомкнутость полога 0.2—0.5. В составе II полога (сомкнутость 0.1—0.3), который располагается на высоте 12—16 м, роль березы снижается (1—6 единиц по составу), на лидирующие позиции выходит ель (3—10 единиц); до 7 единиц состава может приходиться на пихту. В структуре древесного яруса описываемых насаждений появляется третий полог высотой 6—10 м, с сомкнутостью крон до 0.2. В его состав входят *Picea obovata*, *Abies sibirica* и *Pinus sibirica*. Число стволов *Betula pubescens* в насаждениях составляет 104—768 шт., *Picea obovata* — 125—658 шт. на 1 га. Отмечено активное возобновление ели и пихты. Молодые деревца березы чаще отсутствуют или встречаются единично. Из описания древесного яруса фитоценозов видно, что

происходит процесс выхода ели в верхний полог древостоев, а также выпадение березы из нижних пологов насаждений и замена ее видами хвойных, типичными для коренных лесов — елью и пихтой. Практически полное отсутствие подроста *Betula pubescens* говорит о том, что без катастрофических воздействий (пожаров, ветровалов) на смену березовому сообществу придет условно коренной еловый или пихтово-еловый лес.

В верхнем пологе (сомкнутость 0.3-0.5) перестойных насаждений XII—XIV классов возраста, которые описаны в окрестностях кордона Укьюдин (подзона северной тайги) и в окрестностях кордона Шежимдикост (подзона средней тайги), доминирует *Betula pubescens* (5—10 единиц по составу), 3—4 единицы приходится на *Picea obovata*, до 2 единиц может достигать участие *Abies sibirica* (табл. 14). Отмечены также *Populus tremula* и *Pinus sibirica*. Второй полог высотой 16—18 м достаточно сомкнутый (0.3—0.4) и сформирован елью (3—6 единиц), березой (1—4 единицы) и пихтой (4—6 единиц). В третьем пологе доминируют хвойные: *Picea obovata* — 5—10 единиц, *Abies sibirica* — 2—10 единиц. Отмечены единичные стволы *Betula pubescens* и *Pinus sibirica*. Высота полога 6—12 м. Число стволов березы снижается до 64—232 шт. на 1 га. Число стволов ели составляет 193—387 шт. на 1 га. Довольно активно возобновляются *Picea obovata* и *Abies sibirica*, постоянно присутствует *Pinus sibirica*. Высота подроста до 3 м. Подрост *Betula pubescens* на пробных площадях отсутствует. Таким образом, перестойные елово-березовые сообщества XII—XIV классов возраста представляют собой завершающую стадию распада вторичного лиственного насаждения и этап формирования условно коренного сообщества темнохвойной тайги.

Смена эдификаторов лесных сообществ приводит к трансформации нижних ярусов фитоценозов, смене доминантов травяно-кустарничкового яруса. Начальные стадии этих процессов на протяжении долгих лет находятся в фокусе исследований ученых (Мелехов, 1954, 1968; Некоторые вопросы типологии ..., 1972; Ильчуков, 2003; Крышень, 2006; Уланова, 2007, и др.). С. В. Дёгтевой (Ценотическая и флористическая ..., 2001; Дёгтева, 2002) были получены данные о трансформации нижних ярусов лесных сообществ в процессе демультипликативной смены пород на вырубках и гарях в подзонах южной и средней тайги Республики Коми. Нами на основании анализа серии описаний вторичных березняков зеленомошных разного возраста и коренных ельников зеленомошных предпринята попытка проследить изменение ценотической роли видов травяно-кустарничкового яруса в процессе пирогенной динамики лесных сообществ в условиях территории с заповедным режимом. Для этого были рассчитаны коэффициенты участия (Ипатов, 1998) в сообществах березняков

разного возраста, березово-еловых и еловых лесов зеленомошной группы типов насаждений. На территории Печоро-Илычского заповедника такие исследования проводились впервые.

По данным литературы (Ценотическая и флористическая ..., 2001; Дёгтева, 2002, Восточно-европейские ..., 2004), в подзоне средней тайги наиболее широко распространены сукцессии, для которых характерна смена доминантов травяно-кустарничкового покрова на ранних этапах.

Наибольшее внимание обращают на себя виды, присутствие которых в составе травяно-кустарничкового яруса на ранних стадиях восстановительных сукцессий усиливается (табл. 28). Большинство из них являются светолюбивыми (*Avenella flexuosa*, *Chamaenerion angustifolium*, *Rubus arcticus*, *Solidago virgaurea* и *Deschampsia cespitosa*), принадлежат к таежно-лесной, таежной лугово-лесной и долинной луговой ЭЦГ и получают преимущества в условиях открытых пространств на начальных этапах формирования древостоев. Увеличение роли *Vaccinium uliginosum* происходит вследствие увеличения влажности почвы в некоторых экотопах, о чем косвенно свидетельствует и наличие пятен *Polytrichum commune* в напочвенном покрове. Специфическими элементами травяно-кустарничкового яруса исследованных молодняков из *Betula pubescens* являются представители рода *Festuca* (*F. ovina*, *F. pratensis* и *F. rubra*), а также *Hieracium altipes* и *Lathyrus pratensis*. Коэффициенты участия данных видов невелики (от 0.002 до 0.025).

С развитием насаждений и снижением под их пологом интенсивности светового потока происходит постепенное снижение величин КУ упомянутых ранее растений и восстановление ценотических позиций типичных таежно-лесных видов, менее требовательных к условиям освещения (табл. 28). Наибольшее увеличение значений КУ среди растений данной ЭЦГ зафиксировано для *Gymnocarpium dryopteris*, *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium* и некоторых других, выступающих в качестве видов-наполнителей и согосподствующих видов в различных ассоциациях спелых и перестойных березняков и ельников зеленомошного типа. В ходе сукцессии усиливают свои позиции и крупные папоротники (*Dryopteris carthusiana* и *D. expansa*), которые практически отсутствуют на начальных этапах восстановления лесных сообществ после пожаров. Специфическими для перестойных зеленомошных березняков являются такие виды, как *Equisetum pratense*, *Paris quadrifolia*, *Orthilia obtusata*, *Pyrola media* и *Viola biflora*. Несколько видов (*Athyrium filix-femina*, *Calamagrostis epigeios*, *Dactylorhiza fuchsii* и *Valeriana wolgensis*) отмечены в составе рассматриваемого типа леса только под пологом еловых насаждений.

Коэффициент участия видов, формирующих травяно-кустарничковый ярус, на разных этапах деградационной сукцессии в лесах зеленомошного типа

Вид	Березняки различных классов возраста								Ельники
	I	II-III	IV	V	VI	VII-VIII	XII-XIII		
<i>Усиливают ценоотические позиции</i>									
<i>Начальные стадии сукцессии</i>									
<i>Rubus arcticus</i>	0.014	0.321	0.196	0.097	0.083	0.020	0.003	0.056	
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	0.583	0.236	0.023	0.087	0.025	0.039	0.003	0.044	
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	0.056	0.417	0.357	0.156	0.000	0.191	0.003	0.146	
<i>Melampyrum pratense</i>	0.014	0.259	0.064	0.111	0.148	0.078	0.104	0.010	
<i>Avenella flexuosa</i>	0.208	0.432	0.128	0.295	0.235	0.078	-	0.033	
<i>Luzula pilosa</i>	0.125	0.111	0.064	0.083	0.097	0.049	-	0.024	
<i>Solidago virgaurea</i>	0.014	0.205	0.041	0.056	0.019	0.039	-	0.029	
<i>Descampsia cespitosa</i>	0.167	0.065	-	-	0.002	-	0.056	0.001	
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	-	0.062	-	0.014	0.025	0.039	-	0.004	
<i>Melica nutans</i>	-	0.023	-	-	-	0.004	-	0.001	
<i>Cirsium heterophyllum</i>	-	0.043	-	-	-	0.008	-	+	
<i>Agrostis tenuis</i>	-	0.006	-	-	-	-	-	+	

Таблица 28 (продолжение)

Вид	Березники различных классов возраста										Ельники	
	I	II-III	IV	V	VI	VII-VIII	XI-XIII					
<i>Vaccinium uliginosum</i>	0.014	0.037	—	—	0.002	—	—	—	—	—	—	—
<i>Antennaria dioica</i>	—	0.019	0.003	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Завершающий этап сукцессии</i>												
<i>Maianthemum bifolium</i>	0.014	0.002	0.064	0.097	0.102	0.152	0.243	0.049	0.102	0.102	0.049	0.049
<i>Oxalis acetosella</i>	0.056	0.037	0.010	0.125	0.173	0.250	0.125	0.104	0.173	0.250	0.125	0.104
<i>Equisetum sylvaticum</i>	0.014	0.012	0.125	0.049	0.093	—	0.031	0.102	0.093	—	0.031	0.102
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	—	0.077	0.153	0.208	0.302	0.438	0.503	0.123	0.302	0.438	0.503	0.123
<i>Lycopodium annotinum</i>	—	0.039	0.003	0.069	0.054	0.117	0.271	0.041	0.054	0.117	0.271	0.041
<i>Dryopteris carthusiana</i>	—	0.009	—	0.003	0.014	0.002	0.056	0.008	0.014	0.002	0.056	0.008
<i>Dryopteris expansa</i>	—	0.002	—	0.010	0.086	0.018	0.031	0.030	0.086	0.018	0.031	0.030
<i>Diphasiastrum complanatum</i>	—	0.023	—	0.014	0.012	0.082	0.042	0.009	0.012	0.082	0.042	0.009
<i>Rubus saxatilis</i>	—	0.032	—	0.017	0.006	0.047	0.007	0.009	0.006	0.047	0.007	0.009
<i>Geranium albidum</i>	—	0.006	—	0.003	—	0.020	0.003	0.008	—	0.020	0.003	0.008
<i>Aconitum septentrionale</i>	—	—	—	0.017	—	0.064	0.003	0.003	—	0.064	0.003	0.003
<i>Orthilia secunda</i>	—	0.009	0.003	0.003	—	0.008	—	0.010	—	0.008	—	0.010
<i>Milium effusum</i>	—	0.002	—	—	0.037	0.047	0.021	0.005	0.037	0.047	0.021	0.005

<i>Goodyera repens</i>	-	-	-	-	0.006	0.018	0.003	0.005
<i>Equisetum pratense</i>	-	-	-	-	-	0.002	0.003	0.007
<i>Paris quadrifolia</i>	-	-	-	-	-	0.002	0.003	+
<i>Stellaria bungeana</i>	-	-	-	-	-	0.002		0.001
<i>Orthilia obtusata</i>	-	-	-	-	-	-	0.014	+
<i>Pyrola media</i>	-	-	-	-	-	-	0.003	+
<i>Viola biflora</i>	-	-	-	-	-	-	0.003	+

Не меняют ценоотические позиции

Все этапы сукцессии

<i>Vaccinium myrtillus</i>	0.542	0.347	0.804	0.521	0.792	0.734	0.688	0.326
<i>Linnaea borealis</i>	0.056	0.151	0.304	0.111	0.208	0.164	0.292	0.113
<i>Trientalis europaea</i>	0.056	0.173	0.125	0.139	0.210	0.172	0.167	0.063
<i>Carex globularis</i>	0.028	0.006	0.214	0.014	0.069	0.008	0.031	0.038
<i>Calamagrostis purpurea</i>	0.042	0.012	-	0.014	0.019	0.078	0.031	0.014
<i>Pyrola minor</i>	-	0.025	0.003	0.003	-	0.031	0.003	0.012
<i>Atragene sibirica</i>	0.014	0.006	-	0.010	-	0.018	-	0.001
<i>Calamagrostis obtusata</i>	-	0.003	-	0.014	0.025	0.002	-	0.005
<i>Stellaria holostea</i>	-	0.006	-	-	0.009	0.004	-	0.002
<i>Actaea erythrocarpa</i>	-	0.002	-	0.007	-	0.002	-	+

Таблица 28 (продолжение)

Вид	Березняки различных классов возраста								Ельники
	I	II-III	IV	V	VI	VII-VIII	XI-XIII		
<i>Fragaria vesca</i>	-	0.002	-	0.014	-	-	-	-	0.001
<i>Galium boreale</i>	-	0.006	-	0.003	-	-	0.008	-	+
<i>Angelica sylvestris</i>	-	0.025	-	-	0.002	-	0.008	-	+
<i>Anemonastrum biarmense</i>	-	0.002	-	-	0.009	-	-	-	+
<i>Bistorta major</i>	-	-	-	0.003	0.002	-	-	-	+
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	-	0.014	-	-	0.002	-	-	-	+
<i>Carex brunnescens</i>	0.056	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Carex cinerea</i>	-	0.002	-	-	-	-	-	-	+
<i>Carex rhizina</i>	-	-	-	0.007	-	-	-	-	+
<i>Crepis paludosa</i>	-	-	-	-	-	-	0.008	-	+
<i>Crepis sibirica</i>	-	-	-	-	-	-	0.002	-	+
<i>Cyripedium guttatum</i>	-	-	-	0.003	-	-	0.006	-	+
<i>Diplasium sibiricum</i>	-	-	-	-	-	-	0.008	-	+
<i>Equisetum scirpoides</i>	-	-	-	0.003	-	-	-	-	+
<i>Geranium sylvaticum</i>	-	0.006	-	-	-	-	-	-	+
<i>Hieracium murorum</i>	-	-	-	-	0.002	-	-	-	0.001

<i>Hieracium vulgatum</i>	-	-	-	-	0.006	-	0.003	+
<i>Lathyrus vernus</i>	-	0.002	-	-	-	0.008	-	+
<i>Listera cordata</i>	-	-	-	0.003	0.009	-	-	0.001
<i>Lycorodium clavatum</i>	-	0.002	-	-	-	-	-	+
<i>Paeonia anomala</i>	-	-	-	0.014	-	0.008	-	+
<i>Phegopteris connectilis</i>	-	-	-	-	0.002	-	-	0.001
<i>Pleurospermum uralense</i>	-	0.002	-	-	-	-	-	+
<i>Pyrola rotundifolia</i>	-	-	0.003	0.003	-	-	0.003	+
<i>Ranunculus propinquus</i>	-	0.003	-	-	-	0.002	-	+
<i>Rubus chamaemorus</i>	-	-	-	0.003	0.002	-	-	0.001
<i>Rubus humilifolius</i>	-	-	-	0.003	-	-	-	+
<i>Thalictrum minus</i>	-	-	-	0.003	-	0.002	-	+
<i>Thalictrum simplex</i>	-	-	-	-	-	0.008	-	+
<i>Veratrum lobelianum</i>	-	-	0.003	-	0.002	-	-	+
<i>Vicia sylvatica</i>	-	0.002	-	-	-	0.008	-	+

Примечание. Класс возраста насаждений обозначен римскими цифрами; коэффициент участия менее 0.001 отмечен (+); прочерк – вид отсутствует.

При анализе изменения ценотической роли видов травяно-кустарничкового яруса при восстановительных сукцессиях лесов зеленомошной группы типов был выявлен ряд видов, которые оказались относительно толерантными к пирогенному воздействию и практически не меняли свою роль в формировании травяно-кустарничкового яруса при демулационной сукцессии (табл. 28).

Среди них наибольшее внимание обращает на себя *Vaccinium myrtillus*. При анализе восстановительных сукцессий на вырубках подзон средней и южной тайги Республики Коми (Дёгтева, 2002) было показано достоверное снижение постоянства и обилия черники в травяно-кустарничковом покрове. Из наших данных следует, что в условиях заповедного режима территории в процессе демулационных пирогенных сукцессий в зеленомошном типе леса этот вид практически не меняет свои ценотические позиции и остается одним из доминантов нижних ярусов производных березняков с момента достижения насаждениями II—III классов возраста. Среди других видов, которые, по-видимому, демонстрируют широкую экологическую амплитуду, большинство из которых относится к таежно-лесной ЭЦГ, можно отметить *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*, *Carex globularis*, *Calamagrostis purpurea*, *Pyrola minor* и др.

Значительное число видов, не меняющих свои ценотические позиции в результате пирогенного воздействия, свидетельствует о более быстром, чем на вырубках, восстановлении структуры нижних ярусов лесных сообществ и об устойчивости комплекса трав и кустарничков, типичных для коренных темнохвойных лесов, являющихся климаксовыми сообществами таежной зоны.

Таким образом, на ранних стадиях демулационной пирогенной сукцессии в зеленомошном типе леса формируется сомкнутый древостой из *Betula pubescens* (II—III классы возраста). При увеличении возраста насаждений происходит усложнение структуры древесного яруса. Береза и осина в результате изменения светового режима под пологом леса замедляют темпы возобновления уже в производных сообществах III класса возраста. В то же время происходит активное формирование нижнего полога из видов хвойных деревьев. В спелых насаждениях с доминированием *Betula pubescens* они начинают выходить в I полог древостоя. Начиная с X—XI класса возраста происходит распад производного лиственного насаждения и его замена сначала лиственно-хвойным (XII—XIV классы возраста), а затем и хвойным древостоем. Число стволов березы в процессе демулационной сукцессии снижается с 36—76 тыс. шт. до 64—232 шт. на 1 га. Наиболее активная дифференциация насаждений березы (период наибольшего сокращения числа стволов) происходит в молодых древостоях. В результате описанных процессов формируются ело-

вые древостои с типичной для темнохвойной тайги разновозрастной структурой. Активное возобновление *Picea obovata* уже на ранних стадиях формирования древостоев (12—31 тыс. шт. подроста ели на 1 га) свидетельствует об ускоренном процессе восстановления коренного сообщества.

Изучение изменения ценотической роли представителей травяно-кустарничкового яруса при демутации позволило выявить виды, получающие преимущества в условиях улучшения светового режима на гарях и под пологом производных лиственных лесов (*Rubus arcticus*, *Chamaenerion angustifolium*, *Avenella flexuosa*, *Luzula pilosa*, *Solidago virgaurea*, *Deschampsia cespitosa* и др.), растения, восстанавливающие свое значение в процессе вторичной пирогенной сукцессии (*Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Equisetum sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris* и др.), а также виды, относительно толерантные к воздействию пожаров (*Vaccinium myrtillus*, *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*, *Carex globularis*, *Calamagrostis purpurea* и др.). Показано, что в исследованной части Печоро-Ильчского заповедника процессы трансформации травяно-кустарничкового яруса сообществ зеленомошного типа леса при пожарах менее интенсивны, чем изменения, происходящие на вырубках таежной зоны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате многолетних исследований, проведенных на территории крупной особо охраняемой природной территории федерального значения, Печоро-Илычского государственного природного биосферного заповедника, получены новые данные о видовом и ценотическом разнообразии, динамике лесных сообществ в предгорных и горных ландшафтах, относящихся к бассейну р. Илыч в верхнем и среднем течении. Установлено, что наибольшие площади в лесном покрове занимают темнохвойные фитоценозы, прежде всего ельники. На склонах парм и чугр предгорной полосы и горных хребтов Северного Урала на высотах 420—550 м над ур. м. отчетливо выражен пояс пихтарников. Кедровые леса относятся на территории заповедника к числу редких растительных сообществ. Они встречаются в предгорной и горной (горно-лесной и подгольцовый пояса) ландшафтной зонах. Светлохвойные леса также занимают в растительном покрове исследованной территории подчиненное положение и не отличаются большим синтаксономическим разнообразием. Сосняки встречаются в заболоченных местообитаниях предгорной ландшафтной зоны, которые занимают крайние позиции на градиенте увлажнения. Лиственничные редколесья распространены локально, в верхней части подгольцового пояса на хребтах Щука-Ёльиз и Кычильиз, где приурочены к экотопам с наиболее сухими и бедными почвами. Лиственные леса, образующие биотопические системы ассоциаций, имеют различное происхождение. Березняки из *Betula pubescens* формируются в процессе первичных сукцессий на аллювиальных наносах, сменяя во времени сообщества травянистых многолетников. На участках гарей и ветровалов происходят де-

мутационные сукцессии с формированием березняков и осинников вторичной природы. В предгорьях лиственные насаждения занимают наиболее значительные площади на склонах приильчских чугр и плоских участках междуречий в окрестностях кордонов Усть-Ляга, Шежимдикост, а также на участке от устья р. Ыджид-Анью до кордона Исперед. В формировании растительного покрова подгольцового пояса хребтов Макар-из, Турынья-нёр, Маньхамбо, Щука-Ёльиз заметную роль играют березовые криволесья и редколесья.

Проведен формационный анализ флор лесных сообществ. В лесных сообществах верхнего и среднего течения р. Илыч (в границах Печоро-Илычского заповедника) выявлено 297 видов сосудистых растений, принадлежащих к 165 родам и 60 семействам. Это чуть менее 40 % от общего числа видов, известных на сегодняшний день для флоры сосудистых растений данного резервата (Улле, 2005). С фитогеографической точки зрения флору изученных лесных сообществ можно охарактеризовать как бореальную (204 вида, или 69.9 %) с преобладанием видов сосудистых растений с евразийскими и голарктическими ареалами (39 и 36.6 % соответственно). По жизненной форме абсолютное большинство растений, характерных для лесов (236 видов, или 80.8 %), относится к травам. Анализ отношения видов, произрастающих в лесах, к фактору общего богатства почв показывает, что наибольшее их число (130, или 44.8 %) является олигомезотрофами. По отношению к фактору увлажнения наибольшую долю (50.7 %) в списке составляют мезофиты (148 видов). Среди выделенных эколого-ценотических групп видов наибольшим разнообразием отличаются долинные ЭЦГ, растения которых предпочитают наиболее благоприятные с точки зрения факторов увлажнения и богатства почвы экотопы долин крупных и малых водотоков. К ним относятся 110 видов (39.7 %).

В результате анализа лесных ценофлор установлено, что наиболее богатой во флористическом отношении является формация ельников (223 вида), играющая определяющую роль в сложении растительного покрова резервата и отличающаяся широкой экологической амплитудой. По сравнению с объединенной ценофлорой лесов для ценофлор темнохвойных лесов характерно увеличение доли бореальных видов (до 73.4 %), снижение значения представителей других северных фракций (до 17.4 %), сохранение соотношения долготных элементов и явное доминирование таежно-лесных видов (21.4 %). Лиственные леса (березняки и осинники) характеризуются большей видовой насыщенностью сосудистыми растениями, чем хвойные, что связано с особенностями формируемых ими биотопов, прежде всего увеличением богатства почв и освещенности под пологом насаждений (Ценотическая и флористическая ..., 2001; Дёгтева,

2005а, 2005б). Для сообществ березняков и осинников зарегистрировано увеличение доли неморальных и неморально-бореальных видов, а также растений из долинных эколого-ценотических групп. Березовые редколесья и криволесья отличаются специфическими особенностями флористического состава, сближающими их с сообществами горных тундр (увеличение доли таксонов северных широтных групп).

При классификации лесной растительности исследованной части Печоро-Ильчского заповедника составлен продромус, включающий 80 ассоциаций и 9 типов сообществ из пяти основных типов леса (лишайникового, зеленомошного, долгомошного, травяного и сфагнового). Они занимают экотопы, четко дифференцированные по важнейшим экологическим факторам — влажности почв и их обеспеченности азотом. В них выделено 16 циклов, включающих климаксовые ассоциации хвойных насаждений и биотопические системы ассоциаций лиственных насаждений. Они отражают динамику лесного покрова. На основе анализа циклов ассоциаций предложены гипотетические схемы сукцессионных смен растительного покрова в пойменных и водораздельных экотопах. Впервые для территории резервата выявлено и охарактеризовано 26 синтаксонов ранга ассоциации.

Установлено, что синтаксономическое разнообразие хвойных лесов в предгорных и горных ландшафтах бассейна р. Ильч существенно выше, чем лиственных. Это не типично для подзон южной и средней тайги Республики Коми (Ценотическая и флористическая ..., 2001) и служит еще одним доказательством того, что лесные экосистемы заповедной территории длительное время развиваются в режиме спонтанной динамики и не испытывают существенного воздействия антропогенного фактора.

В результате изучения трансформации структуры древостоев в ходе демулационной сукцессии на примере сообществ березняков разного возраста, березово-еловых и еловых лесов зеленомошного типа показано, что на ранних стадиях пирогенной демулации формируется сомкнутый древостой из *Betula pubescens*. При увеличении возраста насаждений число стволов березы снижается с 36—76 тыс. шт./га в древостоях I класса возраста до 64—232 шт./га в насаждениях XIV класса возраста, происходит усложнение структуры древесного яруса. С X—XI класса возраста начинается распад производного лиственного насаждения и его замена сначала лиственно-хвойным (XII—XIV классы возраста), а затем и хвойным древостоем. Активное возобновление *Picea obovata* уже на ранних стадиях формирования древостоев (12—31 тыс. шт. подростов ели на 1 га в молодняках березы I класса возраста) свидетельствует об ускоренном процессе восстановления климаксового сообщества.

Установлено, что на гарях и под пологом лиственных лесов в условиях улучшения светового режима получают преимущества травянистые растения: *Rubus arcticus*, *Chamaenerion angustifolium*, *Avenella flexuosa*, *Luzula pilosa*, *Solidago virgaurea*, *Deschampsia cespitosa* и др.). В процессе смены видов-эдификаторов постепенно восстанавливают свое ценотическое значение виды таежно-лесной ЭЦГ: *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Equisetum sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris* и др. Относительную толерантность к пирогенным воздействиям демонстрируют *Vaccinium myrtillus*, *Linnaea borealis*, *Melampyrum pratense*, *Trientalis europaea*, *Carex globularis*, *Calamagrostis purpurea* и др. Состав и структура нижних ярусов лесных сообществ в ходе демулационных сукцессий на гарях Печоро-Илычского заповедника восстанавливаются быстрее, чем на вырубках подзоны средней тайги Республики Коми.

Полученные данные отражают современное состояние видового и ценотического разнообразия лесных сообществ предгорных и горных ландшафтов Печоро-Илычского заповедника на территории, относящейся к бассейну р. Илыч. Они могут быть использованы при дальнейшем мониторинге лесного покрова и его картографировании. Для уточнения предложенных классификационных построений необходимо продолжение исследований, особенно в горной ландшафтной зоне.

ЛИТЕРАТУРА

Абатуров А. В., Браславская Т. Ю., Кулешов А. П., Алейников А. А. Некоторые особенности возрастной структуры темнохвойных лесов Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, **2010**. Вып. 16. С. 4—9.

Абатуров Ю. Д., Зворыкина К. В., Ильюшенко А. Ф. Типы березовых лесов центральной части южной тайги. М., **1982**. 155 с.

Абатуров Ю. Д., Зворыкина К. В., Орлов А. Я., Письмеров А. В. Типы леса // Коренные темнохвойные леса южной тайги (резерват «Кологривский лес»). М., **1988**. С. 48—129.

Абесадзе Т. К. Видовой состав березовых лесов Подмосковья (на примере севера Московской Мещеры) // Науч. тр. Московск. лесотехнич. ин-та. М., **1983**. Вып. 148. С. 26—29.

Аврорин Н. А. Материалы о типах лесов горного Алтая // Тр. Ин-та по изучению леса АН СССР. М., **1933**. Т. 1. С. 99—131.

Александрова В. Д. Классификация растительности: Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л., **1969**. 275 с.

Алёхин В. В. Объяснительная записка к геоботаническим картам (современной и восстановительной) бывшей Нижегородской губернии (в масштабе 1 : 500000). Л., **1935**. 67 с.

Анализ первичных сукцессий в пойменных ландшафтах Печоро-Илычского заповедника на примере острова Пуштади // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, **2010**. Вып. 16. С. 42—49.

Анучин Н. П. Лесная таксация. М.; Л., **1952**. 532 с.

Атлас Коми АССР. М., **1964**. 112 с.

Атлас почв Республики Коми / Под ред. Г. В. Добровольского, А. И. Таскаева, И. В. Забоевой. Сыктывкар, **2010**. 356 с.

- Атлас Республики Коми по климату и гидрологии. М., 1997. 116 с.
- Бакалин В. А., Константинова Н. А., Железнова Г. В.** К флоре печеночников Северного Урала (Республика Коми) // Ботанические исследования на охраняемых природных территориях Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2001. С. 208—216. (Тр. Коми НЦ УрО РАН, № 165).
- Бибикова Т. В.** Классификация осиновых лесов северо-запада России // Ботан. журн. 1998. Т. 83, № 3. С. 48—57.
- Биоразнообразие** и сукцессионный статус темнохвойных лесов Шезимпечорского и Большепорожского ботанико-географических районов Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, 2007. Вып. 15. С. 28—47.
- Бобровский М. В.** Лесные почвы Европейской России: биотические и антропогенные факторы формирования. М., 2010. 359 с.
- Бовкунов А. Д., Семиколенных А. А., Алейников А. А., Ухтомский В. Г.** Основные типы почв темнохвойных лесов нижнего участка бассейна реки Большая Порожня (приток р. Печора) // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, 2010. Вып. 16. С. 22—30.
- Бологов Г. А.** Типы леса и лесных культур восточных районов зоны хвойно-широколиственных лесов // Тр. Воронеж. лесн. опыт. станции. Воронеж, 1940. Т. 4. С. 3—30.
- Боч М. С., Василевич В. И.** Комплексные работы Верхне-Печорской экспедиции на территории заповедника // Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника. Сыктывкар. 1976. Вып. 13. С. 5—19.
- Боч М. С., Василевич В. И.** Болота верховьев рек Печоры и Илыча (Северное Приуралье) // Болота Европейского Севера СССР. Петрозаводск, 1980. С. 42—75.
- Булохов А. Д.** Леса опочковых равнин юго-западной части Брянско-Жиздренского Полесья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78, вып. 2. С. 126—132.
- Варсанофьева В. А.** Геоморфологический очерк Ылыча // Тр. Ин-та по изуч. Севера. 1929. Вып. 42. 121 с.
- Варсанофьева В. А.** Геологическое строение территории Печорско-Илычского государственного заповедника // Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника. 1940. Вып. 1. С. 5—214.
- Варсанофьева В. А.** Геоморфология // Производительные силы Коми АССР. М.; Л., 1953. Т. I, ч. IV. С. 257—322.
- Василевич В. И.** О растительных ассоциациях ельников Северо-Запада // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 12. С. 1604—1613.
- Василевич В. И.** О методах классификации растительности // Ботан. журн. 1985. Т. 70, № 12. С. 1596—1604.
- Василевич В. И.** Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 6. С. 28—40.
- Василевич В. И.** Незаболоченные березовые леса Северо-Запада Европейской России // Ботан. журн. 1996. Т. 81, № 11. С. 1—13.
- Василевич В. И.** Заболоченные березовые леса Северо-Запада Европейской России // Ботан. журн. 1997. Т. 82, № 11. С. 19—29.

Василевич В. И. Мелколиственные леса Северо-Запада европейской России: циклы растительных ассоциаций // Ботан. журн. **2000**. Т. 85, № 2. С. 46—53.

Василевич В. И. Еловые леса Кировской области // Ботан. журн. **2003**. Т. 88, № 7. С. 1—11.

Василевич В. И. Ельники черничные европейской России // Ботан. журн. **2004**. Т. 89, № 11. С. 1728—1739.

Василевич В. И. Современное состояние проблемы классификации растительности // Актуальные проблемы геоботаники. III Всеросс. школа-конфер. Лекции. Петрозаводск, **2007**. С. 226—241.

Василевич В. И., Бибикова Т. В. Ельники кисличные европейской России // Ботан. журн. **2004**. Т. 89, № 10. С. 1573—1587.

Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья. Л., **1980**. 254 с.

Виликайнен М. И. Фитоценологическая характеристика двух типов осинников южной Карелии и встречаемость в них лекарственных растений // Ресурсы ягодных и лекарственных растений и методы их изучения. Петрозаводск, **1975**. С. 139—143.

Виликайнен М. И., Воронова Т. Г., Щербаков Н. М. Фитоценологическая и хозяйственная характеристика основных типов лесов Прибеломорской низменности // Биологическая и хозяйственная продуктивность лесных фитоценозов Карелии. Петрозаводск, **1977**. С. 4—14.

Виликайнен М. И., Кучко А. А. К характеристике березовых лесов северной Карелии // Лесные ресурсы Карелии. Петрозаводск, **1974**. С. 17—23.

Водопьянова Н. С. Типологическая характеристика лесной растительности Тайшетского района // Растительность районов первоочередного освоения Тайшет-Братского промышленного комплекса. Иркутск, **1964**. С. 4—34.

Волкова Е. А., Галанина О. В., Макарова М. А., Храмцов В. Н. Очерк растительности района Лужской губы Ленинградской области // Ботан. журн. **1999**. Т. 84, № 12. С. 21—38.

Воропанов П. В. Ельники Севера. М.; Л., **1950**. 179 с.

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: В 2 кн. / Под ред. О. В. Смирновой. М., **2004**.

Втюрин Г. М. Горные почвы верховьев Печоры // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, **2005**. Вып. 14. С. 7—11.

Высокотравные таежные леса на востоке европейской части России // Растительность России, **2009**. № 15. С. 3—26.

Гаврилов К. А., Карпов В. Г. Главнейшие типы леса и почвы Вологодской области в районе распространения карбонатной морены // Тр. Института леса и древесины. **1962**. Т. 52. С. 5—118.

Гельтман В. С. Типы березовых лесов Полесской низменности. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, **1958**. 24 с.

Говорухин В. С. Краткий очерк ботанических исследований в 1929 г. на Северном Урале // Сев. Азия. **1929а**. № 2. С. 121—126.

Говорухин В. С. Растительность бассейна р. Илыч // Тр. общ. изучения Урала, Сибири и Дальнего Востока. **1929б**. Т. 1, вып. 1. С. 7—106.

Государственная почвенная карта России М 1:1 000 000. Объяснительная записка к листу Р-40 (Красновишерск) / Отв. редакторы Е. Н. Руднева, В. Д. Тонконогов. Сыктывкар, **2005**. 56 с.

Горчаковский П. Л. Таежные и лесостепные березняки Приобья // Сб. тр. по лесн. хоз-ву. **1949**. Вып. 2. С. 62—100.

Горчаковский П. Л. Пихтовая тайга Среднего Урала // Записки Уральского отд. Географического об-ва. Свердловск, **1954**. С. 12—77.

Горчаковский П. Л. Темнохвойная тайга Среднего Урала и прилегающей части Северного Урала // Материалы по классификации растительности Урала. Свердловск, **1959**. С. 18—22.

Горчаковский П. Л. Флора и растительность высокогорий Урала // (Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР). Вып. 48. 270 с. **1966**.

Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск, **1969**. 286 с. (Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР; Вып. 66).

Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М., **1975**. 283 с.

Горчаковский П. Л., Харитонова О. В. Синантропизация растительного покрова Печоро-Илычского биосферного заповедника в высотном градиенте // Экология. **2007**. № 6. С. 403—408.

Гофман Э. Северный Урал и береговой хребет Пай-хой. СПб., **1856**.

Гроздов Б. В. Типы леса Брянской, Смоленской и Калужской областей. Брянск, **1950**. 55 с.

Данилин М. А. Осиновые леса Сибири. Красноярск, **1988**. 175 с.

Дёгтева С. В. Мелколиственные леса среднего течения р. Илыч // Флора и растительность южной части бассейна реки Печора. Сыктывкар, **1992**. С. 21—33. (Тр. Коми науч. центра УрО Рос. АН; № 126).

Дёгтева С. В. Флористический состав среднетаежных осинников Республики Коми. Сыктывкар, **1998**. 28 с. (Сер. перепристов «науч. докл». Коми НЦ УрО РАН; Вып. 404).

Дёгтева С. В. Классификация березняков подзон южной и средней тайги Республики Коми. I. Березняки травянистые (*Betuleta herbosa*) // Растительность России. **2001**. № 2. С. 3—37.

Дёгтева С. В. Лиственные леса подзон южной и средней тайги Республики Коми. Автореф. дис. ... док. биол. наук. Сыктывкар, **2002**. 37 с.

Дёгтева С. В. Параметры экологического пространства и флористическое разнообразие лесных формаций европейского северо-востока России // Экология. **2005а**. № 3. С. 180—185.

Дёгтева С. В. Растительный покров особо охраняемых ландшафтов в бассейне среднего течения реки Илыч // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, **2005б**. Вып. 14. С. 180—185.

Дёгтева С. В. Сообщества травянистых растений Печоро-Илычского заповедника // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в на-

чале XXI века: Материалы всероссийской конференции (Петрозаводск, 22—27 сентября 2008 г.). Петрозаводск, **2008**. Ч. 5. С. 77—80.

Дёгтева С. В., Дубровский Ю. А. Лесная растительность северной части Печоро-Илычского биосферного заповедника // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения: Матер. междунар. науч. конф. Пенза, **2008а**. Ч. I. С. 193—194.

Дёгтева С. В., Дубровский Ю. А. Ценогическое и флористическое разнообразие березовых криволесий и редколесий северной части Печоро-Илычского заповедника // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Матер. III Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола; Пушино, **2008б**. С. 134—135.

Дёгтева С. В., Дубровский Ю. А. Разнообразие пихтовых лесов Печоро-Илычского заповедника // Ботанические исследования на Урале: Матер. междунар. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. памяти П. Л. Горчаковского. Пермь, **2009а**. С. 95—100.

Дёгтева С. В., Дубровский Ю. А. Растительный покров особо охраняемых горных ландшафтов истоков р. Кожим-ю (Печоро-Илычский заповедник) // Почвы и растительный мир горных территорий. М., **2009б**. С. 158—163.

Дёгтева С. В., Дубровский Ю. А. Динамика растительного покрова при восстановительных сукцессиях на гарях темнохвойных лесов Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, **2010**. Вып. XVI. С. 35—41.

Дёгтева С. В., Дубровский Ю. А. Динамика растительного покрова в ходе послепожарных демулационных сукцессий на территории Печоро-Илычского биосферного заповедника // Развитие геоботаники: история и современность: Сб. матер. Всерос. конф. СПб., **2011**. С. 37—38.

Дёгтева С. В., Дубровский Ю. А. Горные березовые редколесья Печоро-Илычского заповедника (Северный Урал) // Изв. Самарского научного центра РАН. **2012**. Т. 14, № 1(4). С. 994—998.

Дёгтева С. В., Дубровский Ю. А., Шубина Т. П. Ценогическое и флористическое разнообразие березовых криволесий и редколесий северной части Печоро-Илычского заповедника // Ботан. журн. **2009**. Т. 94, № 7. С. 1037—1056.

Дёгтева С. В., Ипатов В. С. Сероольшаники Северо-Запада РСФСР. Л., **1987**. 252 с.

Дёгтева С. В., Новаковский А. Б. Эколого-ценогические группы сосудистых растений в ландшафтах бассейна Печоры в верхнем и среднем течении // Вестник Поморского университета. **2008**. № 4. С. 21—29.

Дёгтева С. В., Новаковский А. Б. Система эколого-ценогических групп в растительном покрове ландшафтов бассейна верхнего и среднего течения р. Печора // Ботан. журн. **2009**. Т. 94, № 6. С. 805—824.

Дёгтева С. В., Новаковский А. Б. Эколого-ценогические группы сосудистых растений в фитоценозах ландшафтов бассейна верхней и средней Печоры. Екатеринбург: УрО РАН, **2012**. 180 с.

Демиденко В. П. Осинники Среднего Приобья. Новосибирск, **1978**. 160 с.

Денисов С. А. Типы березняков Среднего Поволжья // Разработка путей рационального использования лесных ресурсов Среднего Поволжья. Йошкар-Ола, 1986. С. 64—68. (Рук. деп. в ЦБНТИлесхоз 26.11.1986 г., № 538-ех).

Дубровский Ю. А. Видовое разнообразие и структура растительного покрова в высотном градиенте в пределах западного макросклона Северного Урала // Сибирский ботанический вестник: электронный журнал. 2007а. Т. 2, Вып. 2. С. 3—8.

Дубровский Ю. А. Разнообразие лесных сообществ субальпийского пояса Северного Урала // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. докл. I (XIV) Всерос. молодеж. науч. конф. (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 3—6 апреля 2007 г.). Сыктывкар, 2007б. С. 71—74.

Дубровский Ю. А. Лесная растительность северной части Печоро-Илычского биосферного заповедника // Молодежь и наука на Севере: Матер. докл. I (XIV) Всерос. молодеж. науч. конф. (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 14—18 апреля 2008 г.). Сыктывкар, 2008а. Т. III. С. 70—72.

Дубровский Ю. А. Разнообразие лесной растительности северной части Печоро-Илычского биосферного заповедника // Мониторинг и оценка состояния растительного мира: Матер. Междунар. науч. конф. (Минск, 22—26 сентября 2008 г.). Минск, 2008б. С. 150—152.

Дубровский Ю. А. Леса предгорных и горных ландшафтов Печоро-Илычского заповедника (бассейн реки Илыч) // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. докл. XVII Всерос. молодеж. науч. конф. Сыктывкар, 2010а. С. 4—9.

Дубровский Ю. А. Разнообразие лесной растительности в высотном и экологическом градиенте в пределах западного макросклона Северного Урала (Печоро-Илычский заповедник) // Молодежь в науке — 2009: приложение к журналу „Весті Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі”. Серия биологических наук; серия медицинских наук. Минск, 2010б. Ч. 4. С. 75—79.

Дубровский Ю. А. Разнообразие лесной растительности в высотном и экологическом градиенте на Северном Урале // Актуальные проблемы ботаники и экологии: Матер. Междунар. конф. молодых ученых. Симферополь, 2010в. С. 208—210.

Дубровский Ю. А., Дёгтева С. В. Лесная растительность северной части Печоро-Илычского биосферного заповедника // Биоразнообразие: проблемы и перспективы развития: Матер. докл. Междунар. науч. конф., посвящ. 135-летию со дня рождения И. И. Спрыгина (г. Пенза, 13—16 мая 2008 г.). Пенза, 2008а. Ч. I. С. 193—194.

Дубровский Ю. А., Дёгтева С. В. Разнообразие и динамика лесной растительности бассейна реки Илыч в границах Печоро-Илычского биосферного заповедника // Экология арктических и приарктических территорий: Матер. междунар. симпоз. Архангельск, 2010а. С. 328—332.

Дубровский Ю. А., Дёгтева С. В. Ценофлоры основных лесных формаций Печоро-Илычского биосферного заповедника // Сравнительная флористика: Матер. Всерос. школы-семинара по сравнит. флористике

(Тр. Рязанского отделения Русского ботан. общества). Рязань, **2010б**. Вып. 2, ч. 2. С. 201—203.

Дубровский Ю. А., Жангуров Е. В., Дымов А. А. Горные лиственничники Урала (западный макросклон) // Молодежь и наука на Севере: Матер. II Всерос. (XVII) молодеж. научн. конф. Сыктывкар, **2013**. С. 37—38.

Дулин М. В. Заметки по флоре печеночников Печоро-Ильчского государственного природного заповедника // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения: Матер. докл. Междунар. научн. конф., посвящ. 135-летию со дня рождения И. И. Спрыгина (г. Пенза, 13—16 мая 2008 г.). Пенза, **2008**. Ч. I. С. 194—197.

Дулин М. В. Печеночники скальных выходов бассейна р. Ильч (Республика Коми) // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. докл. XIX Всерос. молодеж. науч. конф. Сыктывкар, **2012**. С. 23—25.

Дылис Н. В., Лесков А. И., Юдин Ю. П. Геоботанический очерк Ижма-Печорского междуречья Коми АССР // Рук. фонды Коми НЦ УрО РАН. **1935**. 179 с. Ф. 1. Оп. 2. Ед. хр. 27.

Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников. Л., **1984**. 174 с.

Ермаков Н. Б. Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Гемибореальные леса. Классификация и ординация. Новосибирск, **2003**. 232 с.

Жангуров Е. В., Дубровский Ю. А., Сандула А. Н. Почвообразование на карбонатных породах и флористическое своеобразие водоохраных лесов среднего течения р. Ильч (Северный Урал) // Современное состояние и перспективы развития особо охраняемых территорий европейского Севера и Урала: Матер. докл. Всерос. науч.-практ. конф. Сыктывкар, **2011**. С. 62—66.

Жангуров Е. В., Дымов А. А., Дубровский Ю. А. Почвы и растительность экотона лесо-горная тундра хребта Кычыл-из (Северный Урал) // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. докл. XIX Всерос. молодеж. науч. конф. Сыктывкар, **2012а**. С. 130—132.

Жангуров Е. В., Дымов А. А., Дубровский Ю. А. Почвы подгольцового и горно-тундрового высотного поясов Северного Урала (хребет Кычыл-из) // Матер. VI Съезда Всерос. общества почвоведов им. В. В. Докучаева. Петрозаводск, **2012б**. Кн. 3. С. 62—64.

Железнова Г. В., Шубина Т. П. Мохообразные Печоро-Ильчского заповедника (аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников. М., **1998**. Вып. 65. 34 с.

Житенёв Д. В., Серебряный М. М. Печоро-Ильчский заповедник // Заповедники Европейской части РСФСР. М., **1988**. Т. 1. С. 224—247.

Забоева И. В. Почвы и земельные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар, **1975**. 356 с.

Забоева И. В., Казаков В. Г. Особенности почвенного покрова Предуралья Коми АССР // Экологические исследования природных ресурсов севера Нечерноземной зоны. Сыктывкар, **1977**. С. 9—22.

Земля девственных лесов. Сыктывкар, **2000**. 159 с.

- Зибзеев Е. Г.** Березовые криволиесья высокогорий Кузнецкого Алатау // Ботан. журн. **2006**. Т. 91, № 6. С. 892—903.
- Золотовский М. В.** Очерк растительности Алтайского государственного заповедника // Тр. Алтайского гос. заповедника. М., 1938. Вып. 2. С. 5—94.
- Игошина К. Н.** Растительность субальп Среднего Урала // Тр. БИН АН СССР. **1952**. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 8. С. 289—354.
- Игошина К. Н.** Растительность Урала // Тр. БИН АН СССР. **1964**. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 16. С. 83—230.
- Ильчуков С. В.** Возобновление вырубков из-под сосняков // Трансформация экосистем Севера в зоне интенсивной заготовки древесины. Сыктывкар, **1997**. С. 71—77. (Тр. Коми НЦ УрО РАН, № 154).
- Ильчуков С. В.** Динамика структуры лесного покрова на сплошных вырубках (подзона средней тайги Республики Коми). Екатеринбург, **2003**. 119 с.
- Ипатов В. С.** Березняки Восточных районов Ленинградской области // Уч. зап. ЛГУ. **1960а**. № 290. С. 154—164.
- Ипатов В. С.** Типы осиновых лесов северо-запада РСФСР // Вестн. ЛГУ. **1960б**. № 3: Биология, вып. 1. С. 23—40.
- Ипатов В. С.** Об оценке данных проективного учета // Ботан. журн. **1964**. Т. 49, № 3. С. 382—386.
- Ипатов В. С.** Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Ботан. журн. **1990**. Т. 75, № 10. С. 1380—1388.
- Ипатов В. С.** Описание фитоценоза. Методические рекомендации. СПб., **1998**. 93 с.
- Ипатов В. С., Герасименко Г. Г.** Основные теоретические подходы к динамической типологии леса // Лесоведение. **1992**. № 4. С. 3—9.
- Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Кирикова Л. А., Самойлов Ю. И., Трофимец В. И.** Автогенные сукцессии в сосняке лишайниково-зеленомошном. I. Фитоценологический анализ видового состава // Бот. журн. **1995**. Т. 80, № 9. С. 61—75.
- Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Кирикова Л. А., Трофимец В. И.** Автогенные сукцессии в сосняке лишайниково-зеленомошном. II. Экологическая система ассоциаций // Ботан. журн. **1996**. Т. 81, № 8. С. 23—34.
- Ипатов В. С., Герасименко Г. Г., Трофимец В. И.** Сухие сосновые леса на песках как один тип леса // Ботан. журн. **1991**. Т. 76, № 6. С. 818—830.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А.** Фитоценология. СПб., **1997**. 316 с.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Линдеман Т. Н.** Об оценке степени участия видов в структуре растительного покрова // Ботан. журн. **1966**. Т. 51, № 8. С. 1121—1126.
- Ипатов В. С., Тархова Т. Н.** Исследование разнгодиичной изменчивости напочвенного покрова в таёжном лесу // Ботан. журн. **1969**. Т. 54, № 12. С. 1939—1651.
- Исаченко Т. И., Лавренко Е. М.** Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л., **1980**. С. 10—20.
- Кадастр охраняемых природных территорий Республики Коми.** Ч. I. Сыктывкар, **1993**. 190 с.

Казимиров Н. И. Ельники Карелии. Л., 1971. 139 с.

Канев В. А. Флора высших сосудистых растений предгорной части среднего течения реки Илыч Печоро-Илычского биосферного заповедника // Лесной вестник. Вестник Московского государственного университета леса. 2007. №5 (54). С. 45—50.

Канев В. А. Материалы к флоре Устьпырсьинского флористического района (Печоро-Илычский природный заповедник) // Молодежь и наука на Севере: Матер. I Всерос. молодеж. науч. конф. (Сыктывкар, 14—18 апреля 2008 г.). Сыктывкар, 2008. С. 113—115.

Канев В. А., Дётева С. В., Полетаева И. И. Флора хребта Мань-Хамбо (Северный Урал, Печоро-Илычский государственный природный заповедник) // Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем: Матер. X Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Киров, 2012. Кн. 1. С. 21—25.

Каразия С. П. Типы березовых лесов Литовской ССР и возможности повышения их продуктивности // Тр. Лит НИИЛХ. 1965. Т. 9. С. 203—222.

Карпенко А. С. Камско-Печорско-Западноуральские темнохвойные леса // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 96—98.

Кириллова (Плотникова) И. А. Орхидные Печоро-Илычского заповедника (Северный Урал). Сыктывкар, 2010. 144 с.

Князева Г. А. Состояние и проблемы структурной перестройки лесного комплекса Республики Коми. М., 1996. 50 с.

Козловская Н. В. Флора Белоруссии, закономерности ее формирования, научные основы использования и охраны. Минск, 1978. 128 с.

Колесников Б. П., Зубарева Р. С., Смолоногов Е. П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. Свердловск, 1974. 176 с.

Комолова С. А., Мирин Д. М. Особенности восстановительной динамики ельников кисличного и неморально-кисличного типов // Ботан. журн. 1999. Т. 84, № 12. С. 39—49.

Коновалов Н. А., Куклина Л. А. Ельники района верховья р. Сулема в Свердловской области // Тр. Комис. по охране природы Урал. фил. АН СССР. 1964. Вып. 1. С. 85—105.

Коренные еловые леса предгорного ландшафтного района Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, 2005. Вып. 14. С. 19—25.

Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции. СПб., 2006. 337 с.

Корчагин А. А. Растительность Северной половины Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника. М., 1940. Вып. 2. 416 с.

Корчагин А. А. Еловые леса Западного Притиманья в бассейне р. Мезенской Пижмы: их строение и возобновление // Учен. зап. ЛГУ. Сер. геогр. наук. 1956. Вып. 11, № 213. С. 111—239.

Корчагин А. А., Корчагина М. В. Растительность Хибинских гор // Путеводитель по Хибинским тундрам. Л., 1932. С. 95—106.

- Корчагин А. А., Сенянинова-Корчагина М. В.** Леса Молого-Шекснинского междуречья // Тр. Дарвин. заповедника. **1957**. Т. 4. С. 291—402.
- Косолапов Д. А.** Афиллофороидные грибы окрестностей кордона Шежим-Дикост (Печоро-Илычский заповедник) // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, **2005**. Вып. 14. С. 89—94.
- Косолапов Д. А.** Афиллофороидные грибы среднетаежных лесов Европейского Северо-Востока России. Екатеринбург, **2008а**. 232 с.
- Косолапов Д. А.** Структура биоты афиллофороидных грибов Печоро-Илычского государственного природного заповедника (Республика Коми) // Современная микология в России: Матер. 2-го съезда микологов России. М., **2008б**. Т. 2. С. 70—71.
- Косолапов Д. А.** Разнообразие трутовых грибов Печоро-Илычского заповедника (Республика Коми) // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. докл. II (XVII) Всерос. молодеж. науч. конф. Сыктывкар, **2010**. С. 217—220.
- Косолапов Д. А.** Кортициоидные макромицеты Печоро-Илычского заповедника (Республика Коми) // Современное состояние и перспективы развития особо охраняемых территорий европейского Севера и Урала: Матер. докл. Всерос. науч.-практ. конф. Сыктывкар, **2011**. С. 73—76.
- Красная книга Республики Коми.** Сыктывкар, **2009**. 791 с.
- Крылов А. Г.** Типы кедровых лесов восточного Алтая // Типы лесов Сибири. М., **1963**. С. 141—160.
- Крылов Г. В.** Березовые леса Томской области. Новосибирск, **1953**. 123 с.
- Крышень А. М.** Растительные сообщества вырубок Карелии. М., **2006**. 264 с.
- Курнаев С. Ф.** Основные типы леса средней части Русской равнины. М., **1968**. 355 с.
- Лавренко А. Н., Улле З. Г., Сердитов Н. П.** Флора Печоро-Илычского биосферного заповедника. СПб., **1995**. 255 с.
- Ланина Л. Б.** Флора цветковых и сосудистых растений Печорско-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника. М., **1940**. Вып. 3. С. 5—149.
- Ланина Л. Б.** Сибирский кедр в Печоро-Илычском заповеднике // Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника. Сыктывкар, **1963**. С. 88—219.
- Лащенкова А. Н.** Геоботаническая характеристика северной части Ижмо-Печорского междуречья // Рук. фонд. Коми НЦ УрО РАН. **1949**. 140 с. Ф. 1. Оп. 2. Ед. хр. 219, 220.
- Лащенкова А. Н.** Березовые леса: равнинные // Производительные силы Коми АССР. М.; Л., **1954а**. Т. 3, ч. 1. Растительный мир. С. 126—157.
- Лащенкова А. Н.** Сосновые леса // Производительные силы Коми АССР. М.; Л., **1954б**. Т. 3, ч. 1. Растительный мир. С. 126—157.
- Лащенкова А. Н.** Осиновые леса // Производительные силы Коми АССР. М.; Л., **1954в**. Т. 3, ч. 1. Растительный мир. С. 219—222.
- Лащинский Н. Н.** Темнохвойные и мелколиственные леса Приангарской части Енисейского края // Растительный покров Красноярского края. Новосибирск., **1965**. С. 69—119.

Леонтьев А. М. Геоботанические районы Беломорско-Кулойской части Северного края // Тр. БИН АН СССР. 1937. Вып. 2. С. 81—222.

Леонтьев А. М. Плодоношение ели сибирской на верхней Печоре // Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника. Сыктывкар, 1963. С. 5—87.

Леса и лесное хозяйство Новосибирской области. Новосибирск, 1979. 270 с.

Леса Республики Коми / Под. ред. Г. М. Козубов, А. И. Таскаев, С. В. Дёгтева, В. А. Мартыненко и др. М., 1999. 332 с.

Лысенко С. В. О методах изучения внутренней структуры лесных сообществ на примере лесов Владимирской области // Лесоведение. 1968. № 1. С. 18—26.

Львов П. Н., Ипатов П. Н. Лесная типология на географической основе. Архангельск, 1976. 195 с.

Малонарушенные лесные территории России — важная категория ЛВПЦ // Леса высокой природоохранной ценности в России: опыт выявления и охраны. М., 2008. С. 21—28.

Мартыненко В. А. Флористический состав хвойных лесов Коми АССР. Сыктывкар, 1990. 20 с. (Сер. препринтов „Науч. докл.” / Коми НЦ УрО Российской АН; Вып. 249).

Мартыненко В. А. Флора северной и средней подзон тайги европейского Северо-Востока. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 1996. 31 с.

Матвеева Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб., 1998. 220 с.

Мелехов И. С. К типологии концентрированных рубок в связи с изменениями в почвенном покрове // Концентрированные рубки в лесах Севера. М., 1954. С. 110—125.

Мелехов И. С. Динамическая типология леса // Лесное хоз-во. 1968. № 3. С. 15—20.

Мониторинг биологического разнообразия лесов России. М., 2009. 453 с.

Морозов Г. Ф. Учение о лесе. М.; Л., 1949. 455 с.

Морозова О. В. Леса заповедника «Брянский лес» и Нерусско-Деснянского Полесья (синтаксономическая характеристика). Брянск, 1999. 98 с.

Назимова Д. И. Горные темнохвойные леса Западного Саяна. Опыт эколого-фитоценотической классификации. Л., 1975. 118 с.

Назимова Д. И. Алтае-Саянская горная лесорастительная область // Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск, 1980. С. 26—148.

Нат С. Леса и воды Печорского края, Вологодской губернии // Лесной журн. 1915. № 4, 5.

Науменко З. М. О типах березовых лесов Европейской части РСФСР // Изв. вузов. Лесной журн. 1971. № 5. С. 31—35.

Некоторые вопросы типологии леса и вырубок. Архангельск, 1972. 214 с.

Непомилуева Н. И. Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) на Северо-Востоке европейской части СССР. Л., 1974. 184 с.

Непомилуева Н. И. Темнохвойные леса предгорной ландшафтной зоны в бассейне среднего течения Илыча // Флора и растительность южной части

бассейна реки Печоры. Сыктывкар, 1992. С. 5—20. (Тр. Коми науч. центра УрО Российской АН; № 126).

Непомилуева Н. И., Лащенкова А. Н. Таежные эталоны европейского Северо-Востока ((охраняемые территории и генетические резерваты). Сыктывкар, 1993. 193 с.

Нешатаев Ю. Н. Методы анализа геоботанических материалов. Л., 1987. 192 с.

Нешатаева В. Ю., Нешатаев В. Ю. Растительность Полярного Урала в верхнем течении реки Сось // Проблемы экологии растительных сообществ. СПб., 2005. С. 303—342.

Никольский Л. Н., Изотов И. И. Очерк растительности полосы вдоль Порандово-Ругозерского тракта (Карелия) // Тр. БИН АН СССР. 1936. Сер. 3., Геоботаника. Вып. 3.

Ниценко А. А. Еловые леса Ленинградской области // Вестн. ЛГУ. Биология. 1960. № 9. Вып. 2. С. 5—16.

Ниценко А. А. К истории формирования современных типов мелколиственных лесов северо-запада европейской части СССР // Ботан. журн. 1969а. Т. 54, № 1. С. 3—12.

Ниценко А. А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Ботан. журн., 1969б. Т. 54, № 7. С. 1002—1006.

Ниценко А. А. Типология мелколиственных лесов европейской части СССР. Л., 1972. 138 с.

Новаковский А. Б., Дёгтева С. В. Эколого-ценотические группы видов в фитоценозах ландшафтов Северного и Приполярного Урала и Приуралья // Теор. и прикл. экология. 2008. № 1. С. 32—37.

Орлов А. Я. Почвенно-экологические основы лесоводства в южной тайге. М., 1991. 104 с.

Орлов А. Я., Кошельков С. П., Осипов В. В., Соколов А. А. Типы лесных биогеоценозов южной тайги. М., 1974. 231 с.

Особо охраняемые территории Республики Коми: итоги анализа пробелов и перспективы развития. Сыктывкар, 2011. 256 с.

Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М., 2000. 196 с.

Паламарчук М. А. Агарикоидные базидиомицеты бассейна верхнего течения р. Печора (Печоро-Илычский заповедник): Дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2005а. 165 с.

Паламарчук М. А. Агарикоидные базидиомицеты сосновых лесов Печоро-Илычского заповедника (Республика Коми) // Грибы в природных и антропогенных экосистемах: Тр. Междунар. конф., посвящ. 100-летию начала работы профессора А. С. Бондарцева в БИН им. В. Л. Комарова РАН. СПб., 2005б. Т. 2. С. 64—67.

Паламарчук М. А. Анализ микобиоты агарикоидных базидиомицетов Печоро-Илычского заповедника (предгорный ландшафтный район) // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, 2005в. Вып. 14. С. 95—98.

Паламарчук М. А. Эктомикоризные грибы лесных сообществ Печоро-Ильчского заповедника // Перспективы развития и проблемы современной ботаники: Материалы I (III) Всеросс. молодежн. научно-практич. конф. ботаников в Новосибирске (Новосибирск, 17—21 октября 2007 г.). Новосибирск, 2007. С. 172—174.

Паламарчук М. А. Грибы рода *Cortinarius* (Pers.) S.F. Grey в Печоро-Ильчском заповеднике (Республика Коми) // Молодежь и наука на Севере. Матер. докл. I Всерос. молодеж. науч. конф. (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 14—18 апреля 2008 г.). Сыктывкар, 2008. Т. III. С. 223—224.

Паламарчук М. А. Агарикоидные базидиомицеты Печоро-Ильчского заповедника и прилегающей территории. II. Предгорный район // Микология и фитопатология, 2009а. Т. 43, вып. 2. С. 125—134.

Паламарчук М. А. Ксилотрофные агарикоидные базидиомицеты Печоро-Ильчского заповедника (Северный Урал) // Хвойные бореальной зоны, 2009б. Т. 26, № 1. С. 67—71.

Паламарчук М. А. Агарикоидные базидиомицеты Печоро-Ильчского заповедника и прилегающей территории. III. Горный район // Микология и фитопатология. 2011а. Т. 45, вып. 5. С. 40—49.

Паламарчук М. А. Первые сведения об агарикоидных базидиомицетах Приполярного Урала // Микология и фитопатология. 2011б. Т. 45, вып. 4. С. 337—344.

Паламарчук М. А. Агарикоидные базидиомицеты Печоро-Ильчского заповедника (Северный Урал). Сыктывкар, 2012а. 152 с.

Паламарчук М. А. Агарикоидные базидиомицеты хребта Маньхембо (Северный Урал) // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. докл. XIX Всерос. молодеж. науч. конф. Сыктывкар, 2012б. С. 40—42.

Пахучий В. В. Девственные леса Северного Приуралья. СПб., 1999. 136 с.

Плотникова И. А. Эколого-биологические особенности и состояние ценопопуляций редких видов орхидных (Orchidaceae) в Печоро-Ильчском заповеднике: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2006. 18 с.

Плотникова И. А. Некоторые характеристики ценопопуляций корневищных видов орхидных в Печоро-Ильчском заповеднике // Тр. Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар, 2007а. Вып. 15. С. 64—70.

Плотникова И. А. Род *Epipactis* (Orchidaceae) в Печоро-Ильчском заповеднике // Проблемы региональной экологии в условиях устойчивого развития: Матер. Всерос. научно-практич. конф. (г. Киров, 27—29 ноября 2007 г.). Киров, 2007б. Вып. V, ч. 2. С. 48—51.

Плотникова И. А. Состояние ценопопуляций *Dactylorhiza hebridensis* (Wilmott) Aver. в Печоро-Ильчском заповеднике // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. докладов I (XIV) Всерос. молодеж. науч. конф. (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 3—6 апреля 2007 г.). Сыктывкар, 2007в. С. 196—198.

Плотникова И. А. Орхидные Печоро-Ильчского заповедника: распространение, численность и структура ценопопуляций (корневищные виды) // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале

XXI века: Матер. всеросс. конф. (Петрозаводск, 22—27 сентября 2008 г.). Петрозаводск, **2008а**. Ч. 3. С. 376—378.

Плотникова И. А. Оценка состояния ценопопуляций трех редких видов орхидных в Печоро-Илычском заповеднике (Северный Урал) // Мониторинг и оценка состояния растительного мира: Матер. Междунар. науч. конф. (Минск, 22—26 сентября 2008 г.). Минск, **2008б**. С. 421—423.

Плотникова И. А. Распространение и структура ценопопуляций видов рода *Dactylophiza* в Печоро-Илычском заповеднике // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения: Матер. Междунар. науч. конф., посвящ. 135-летию со дня рождения И. И. Спрыгина. Пенза, **2008в**. Ч. 1. С. 134—137.

Плотникова И. А. Семейство Orchidaceae во флоре Печоро-Илычского биосферного заповедника // Роль особо охраняемых природных территорий в решении экологических проблем: Матер. Всерос. научн. конф. (Йошкар-Ола, 2008). Йошкар-Ола, **2008**. С. 110—114.

Плотникова И. А. Состояние ценопопуляций двух видов рода *Dactylophiza* (сем. Orchidaceae) в Печоро-Илычском заповеднике // Вестник ТверскогоГУ. Сер. Биология и экология. **2008д**. Вып. 8, № 20 (80). С. 113—121.

Плотникова И. А. Структура ценопопуляций видов рода *Surgipedium* (Orchidaceae) в Печоро-Илычском заповеднике // Молодежь и наука на Севере: Матер. докл. I Всерос. молодеж. науч. конф. (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 14—18 апреля 2008 г.). Сыктывкар, **2008е**. Т. III. С. 239—241.

Плотникова И. А. Характеристика ценопопуляций *Goodyera repens* (L.) R.Br. в Печоро-Илычском заповеднике // Проблемы биоэкологии и пути их решения (II Ржавитинские чтения): Матер. Междунар. науч. конф. Саранск, **2008ж**. С. 99—100.

Плотникова И. А. Особенности распространения и охрана видов семейства Orchidaceae на Северном Урале (Печоро-Илычский заповедник) // Ботан. журн. **2010**. Т. 95, № 9. С. 1319—1330.

Плотникова И. А., Дёгтева С. В., Дубровский Ю. А. Экология и структура ценопопуляций *Coeloglossum viride* (Orchidaceae) на Северном Урале // Раст. Ресурсы. **2010**. № 4. С. 34—46.

Поварницын В. А. Кедровые леса СССР. Красноярск, **1944**. 220 с.

Поварницын В. А. Леса из сибирской пихты в СССР // Академику В. Н. Сукачёву к 75-летию со дня рождения. М.; Л., **1956**. С. 409—424.

Подзолистые почвы центральной и восточной частей европейской территории СССР (на песчаных почвообразующих породах) / Отв. ред. А. А. Роде, Н. А. Ногина, И. В. Забоева. Л., **1981**. 200 с.

Поле Ф. Ф. Материалы для познания растительности северной России: К флоре мхов северной России. Пг., **1915**. 148 с. (Тр. Имп. Ботан. сада Петра Великого; Т. 33, Вып. 10).

Полевая геоботаника. М.; Л., **1964**. Т. III. 530 с.

Пономарёв Н. А. Березы СССР. М.; Л., **1932**. 246 с.

Почвы заповедников и национальных парков России. М., **2012**. 476 с.

Почвы Печоро-Ильчского государственного заповедника: Объяснительная записка к почвенной карте масштаба 1 : 200000. **1972**. 88 с. (Рук. фонды Коми НЦ УрО РАН; Ф.3, оп.2., ед.хр. 258).

Пручкин В. Д., Бондаренко В. В., Ларин В. Б. Лесные ресурсы и лесопромышленный комплекс // Республика Коми. Природные ресурсы и производительные силы. Сыктывкар, **1999**. С. 121—131.

Пыстина Т. Н., Херманссон Я. Эпифитные лишайники на стволах *Populus tremula* L. в спелых осиновых лесах средней тайги // Биологическое разнообразие антропогенно трансформированных ландшафтов Европейского Северо-Востока России. Сыктывкар, **1996**. С. 109—119. (Тр. Коми науч. центра УрО Российской АН; № 149).

Рысин Л. П. Ассоциация ельник кислично-щитовниковый // Сообщ. Лаб. лесоведения АН СССР. **1961**. Вып. 5. С. 90—97.

Рысин Л. П. Лесная типология в СССР. М., **1972**. 216 с.

Рысин Л. П. Типы леса Восточного Подмосковья // Леса Восточного Подмосковья. М., **1979**. С. 39—125.

Рысин Л. П. Современные проблемы лесной типологии // Современные проблемы лесной типологии. М., **1983**. С. 11—14.

Рысин Л. П. Кедровые леса России. М., **2011**. 240 с.

Рысин Л. П., Савельева Л. И. Лесные заповедные участки. М., **1986**.

Рысин Л. П., Савельева Л. И. Еловые леса России. М., **2002**. 355 с.

Сабуров Д. Н. Леса Пинеги. Л., **1972**. 172 с.

Самарина И. А., Канев В. А. Дополнения к флоре высших растений в верхнем течении бассейна р. Кожим-ю // Тр. Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар, **2010**. Вып. 16. С. 137—140.

Самбук С. Г. Материалы по классификации пойменных лугов бассейна верхней Печоры // Ботан. журн. **1979**. Т. 69, № 6. С. 843—853.

Самбук Ф. В. Ботанико-географический очерк долины р. Печоры // Тр. ботан. музея АН СССР. **1930**. Вып. 22. С. 140—145.

Самбук Ф. В. Основные типы лугов в пойме Печоры // Тр. ботан. музея АН СССР. **1931**. Вып. 23. С. 23—145.

Самбук Ф. В. Печорские леса // Тр. ботан. музея АН СССР. **1932**. Вып. 24. С. 63—250.

Седельников В. П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск, **1988**. 223 с.

Седельников В. П. Флора и растительность высокогорий Кузнецкого Алатау. Новосибирск, **1979**. 168 с.

Семенова Н. А. Некоторые морфологические особенности лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в популяциях Печоро-Ильчского заповедника // Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов: Матер. II Междунар. науч.-практ. конф. Минск, **2012а**. С. 219—222.

Семенова Н. А. Некоторые особенности структуры популяции *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в Печоро-Ильчском заповеднике // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. докл. XIX Всерос. молодеж. научн. конф. Сыктывкар, **2012б**. С. 53—55.

Семиколенных А. А., Добрынин Д. В. Структура и состояние почвенного покрова в полосе экологической тропы к плато Мань-Пупунер // Тр. Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар, **2010**. Вып. 16. С. 141—147.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., **1962**. 378 с.

Система лесного хозяйства на зонально-типологической основе на Европейском Севере. Архангельск: **1983**. 88с.

Система особо охраняемых природных территорий Республики Коми (пояснительная записка к карте «Охраняемые территории Республики Коми» масштаба 1:1200000) Сыктывкар, **1996**.

Смирнов А. В. Березовые леса Прибайкалья // Изв. Сибирского отд. АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. **1966**. Вып. 1, № 4. С. 14—20.

Смирнов Н. С., Браславская Т. Ю. Растительность темнохвойных лесов нижней части бассейна реки Большая Порожня (приток р. Печора) // Тр. Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар, **2010**. Вып. 16. С. 149—156.

Смирнова А. Д. Типы еловых лесов крайнего севера Кировской области // Ботан. журн. **1943**. Т. 28, № 5. С. 171—180.

Смирнова А. Д. Типы еловых лесов крайнего севера Кировской области. I // Уч. зап. Горьковск. ун-та. **1951**. Вып. 19. С. 195—223.

Смирнова А. Д. Типы еловых лесов крайнего севера Кировской области. II // Уч. зап. Горьковск. ун-та. **1954**. Вып. 25. С. 191—226.

Соколов С. Я. К вопросу о классификации типов еловых лесов // Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. М., **1929**. С. 205—255.

Солоневич К. И. Геоботанический очерк района западной части Кемь-Ухтинского тракта (Карелия) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. **1934**. Вып. 1. С. 53—86.

Сочава В. Б. Северная граница кедра на Урале // Изв. АН СССР. **1927**. № 9—11.

Сочава В. Б. К фитосоциологии темнохвойного леса. I // Журн. Рус. Ботан. общ-ва. **1930**. Т. 15, вып. 1—2. С. 7—41.

Сочава В. Б. Темнохвойные леса // Растительный покров СССР. М.; Л., **1956**. Ч. 1. С. 139—216.

Справочник по климату СССР. Вып. 1. Температура воздуха и почвы. Л., **1965**. 360 с.

Справочник по климату СССР. Вып. 1. Архангельская и Вологодская области и Коми АССР. Метеорологические данные за отдельные годы. Архангельск, **1972**. 357 с.

Ставрова Н. И., Горшков В. В., Катютин П. Н. Виталитетная структура ценопопуляций основных лесобразующих видов в темнохвойных лесах Европейской России // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Матер. IV Всерос. науч. конф. с междунар. участием (22—26 сентября 2010 г., Йошкар-Ола). Йошкар-Ола, **2010**. С. 156—158.

Стенина А. С. Первые сведения о составе диатомовых водорослей в водотоках бассейна верхней Печоры (Печоро-Ильчский заповедник) // Тр. Печоро-Ильчского заповедника. Сыктывкар, **2005**. Вып. 14. С. 237—242.

Стенина А. С. Редкие виды рода *Navicula* Bory (Bacillariophyta) в водотоках верхней Печоры (Печоро-Илычский заповедник) // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, 2007. Вып. 15. С. 82—86.

Стенина А. С. Редкие виды семейства Naviculaceae (Bacillariophyta) в водоемах Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, 2010. Вып. 16. С. 163—169.

Сукачѳв В. Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л., 1938. 524 с.

Сукачѳв В. Н. Избранные труды в 3-х томах. Проблемы фитоценологии / Под ред. Е. М. Лавренко. Л., 1975. Т. 3. 542 с.

Сукачѳв В. Н., Зонн С. В., Мотовилов Г. П. Методические указания к изучению типов леса. М., 1957. 115 с.

Сукцессионный статус старовозрастных темновойных лесов европейской России // Успехи соврем. биологии. 2006. №1. С. 26—48.

Таскаев А. И., Дѳгтева С. В. Система особо охраняемых природных территорий Республики Коми: история формирования и перспективы развития // Урал: наука, экология. Екатеринбург, 1999. С. 78—98.

Титова А. А., Горячкин С. В. Почвы горных лугово-лесных экотонів Северного Урала // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, 2010. Вып. 16. С. 195—201.

Толмачѳв А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Уланова Н. Г. Механизмы сукцессий растительности сплошных вырубков в ельниках южной тайги // Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа-конференция. Лекции. Петрозаводск, 2007. С. 198—211.

Улле З. Г. Флористическая изученность территории Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, 2005. Вып. 14. С. 34—46.

Федотов В. В. Список редких растений Печоро-Илычского заповедника // Флора и растительность заповедников РСФСР. М., 1981. С. 18—30.

Флора и растительность Печоро-Илычского биосферного заповедника. Екатеринбург, 1997. 385 с.

Флора северо-востока Европейской части СССР как ботанико-географическая система. Сыктывкар, 1987. 24 с. (Сер. препринтов «Науч. докл.» / Коми филиал АН СССР; вып. 166)

Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. 274 с.

Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л., 1976а. Т. 2. 316 с.

Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л., 1976б. Т. 3. 293 с.

Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л., 1977. Т. 4. 311 с.

Флора сосудистых растений и мхов, биота лишайников и афиллофоридных грибов еловых лесов Республики Коми. Сыктывкар, 2007. 44 с. (Сер. препринтов «Науч. докл.» / Коми НЦ УрО РАН; вып. 495).

Флора, лишено- и микобиота ельников европейского северо-востока России // Лесной вестник. 2009. № 1(64). С. 135—144.

Флористические находки в верховьях реки Печоры (Печоро-Илычский заповедник) // Ботан. журн. 2002. Т. 87, № 2. С. 98—113.

Харитонова О. В. Анализ синантропного компонента флоры Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника. Сыктывкар, 2005. Вып. 14. С. 72—75.

Харитонова О. В. Синантропная растительность Печоро-Илычского биосферного заповедника // Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника. Сыктывкар, 2007. Вып. 15. С. 57—63.

Херманссон Я., Пыстина Т. Н., Ове-Ларссон Б., Журбенко М. П. Лишайники и лишенофильные грибы Печоро-Илычского заповедника / Под ред. Г. П. Урбанавичуса. М., 2006. 79 с. (Флора и фауна заповедников; Вып. 109).

Ценогическая и флористическая структура лиственных лесов европейского Севера. СПб., 2001. 269 с.

Чередникова Ю. С. Типы леса Западной части Кизир-Казырского междуречья // Типы лесов Сибири. Красноярск, 1969. С. 167—181.

Чернов Г. А. Аллювиальные отложения верхней Печоры и Илыча // Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника. 1940. Вып. 1. С. 215—292.

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

Чертовской В. Г. Еловые леса европейской части СССР. М., 1978. 176 с.

Чистяков А. Р., Денисов А. К. Типы лесов Марийской АССР. Йошкар-Ола, 1959.

Шенников А. П. Краткий ботанический очерк района в верховьях р. Печоры // Север. 1923. № 3—4. С. 177—188.

Шенников А. П. К ботанической географии лесного северо-востока европейской части СССР // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. 1940. Вып. 4. С. 35—46.

Шиллингер Ф. Ф. Информационный доклад о работе Печоро-Илычской экспедиции Всероссийского общества охраны природы в 1929 г. // Охрана природы. 1929. Т. 11, № 6. С. 167—185.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

Шутов В. В., Рыжова Н. В., Рыжов А. Н., Остапин А. Н. Влияние рекреационных нагрузок на флористический состав и обилие видов ельника кислично-щитовникового // Ботан. журн. 2001. Т. 86, № 2. С. 63—69.

Юдин В. В. Орогенез севера Урала и Пай-Хоя. Екатеринбург, 1994. 285 с.

Юдин Ю. П. Растительность Вымско-Вычегодской части области Коми // Рук. фонд Коми НЦ УрО РАН. 1934. 435 с. Ф. 1. Оп. 2. Ед. хр. 36а.

Юдин Ю. П. Горные березняки // Производительные силы Коми АССР. М.; Л., 1954а. Т. 3, ч. 1. Растительный мир. С. 207—219.

Юдин Ю. П. Лиственничные леса // Производительные силы Коми АССР. М.; Л., 1954б. Т. 3, ч. 1. Растительный мир. С. 157—186.

Юдин Ю. П. Растительность // Производительные силы Коми АССР. М.; Л., 1954в. Т. 3, ч. 1. Растительный мир. С. 16—41.

Юдин Ю. П. Темнохвойные леса // Производительные силы Коми АССР. М.; Л., 1954г. Т. 3, ч. 1. Растительный мир. С. 42—126.

Юркевич И. Д., Гельтман В. С. География, типология и районирование лесной растительности. Минск, 1965. 288 с.

Юркевич И. Д., Голод Д. С., Адерихо В. С. Растительность Белоруссии, ее картографирование, охрана и использование. Минск, 1979. 247 с.

Юркевич И. Д., Ловчий Н. Ф., Гельтман В. С. Леса Белорусского Полесья. Минск, 1977. 287 с.

Юрковская Т. К., Паянская-Гвоздева И. И. Широтная дифференциация растительности вдоль Российско-Финляндской границы // Ботан. журн. 1993. Т. 78, № 12. С. 72—98.

Яковлев Ф. С., Воронова В. С. Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск, 1959. 189 с.

Ярошенко Ю. А., Потапов П. В., Турубанова С. А. Малонаружные лесные территории Европейского Севера России. М., 2001. 75 с.

Cornwell W. K., Grubb P. J. Regional and local patterns in plant species richness with respect to resource availability // Oikos. 2003. Vol. 100, N 3. P. 417—428.

Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Gottingen., 1974. 97 p.

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

Hill M. O. DECORANA—a FORTAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. N.Y., 1979. 31 p.

Hill M. O., Gauch H. G. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique // Vegetatio. 1980. Vol. 42. P. 47—58.

Kenkel N. C. Trends and relationship in boreal wetland vegetation // Can. J. Bot. 1987. Vol. 67. P. 12—22.

Keyserling A., Kruserstern P. Wissenschaftliche Beobachtungen auf einer Reise in das Petschora-Land im Jahre 1843. St. Peterburg, 1846.

Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T., Viitkainen O. Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Uppsala, 2004. 359 p.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. Физико-географическая характеристика территории Печоро-Ильчского заповедника	7
1. 1. Климат	7
1. 2. Рельеф, геология и почвы	9
1. 3. Растительность	14
Глава 2. История изучения растительного покрова Печоро-Ильчского заповедника	21
Глава 3. Материалы и методы исследований	28
Глава 4. Флористические комплексы сосудистых растений лесных экосистем	37
4. 1. Анализ объединенной флоры лесных формаций	37
4. 1. 1. Таксономический анализ	37
4. 1. 2. Географический анализ	39
4. 1. 3. Биоморфологический и эколого-ценотический анализ	41
4. 2. Формационный анализ флористических комплексов	44
4. 2. 1. Анализ спектров ведущих семейств ценофлор лесных формаций	45
4. 2. 2. Фитогеографическая характеристика ценофлор	46
4. 2. 3. Эколого-ценотическая характеристика ценофлор	49
	289

Глава 5. Классификация лесной растительности верхнего и среднего течения р. Илыч	56
Глава 6. Динамика лесной растительности Печоро-Ильчского заповедника	233
6. 1. Динамические ряды лесной растительности	233
6. 2. Динамика растительного покрова при восстановительных сукцессиях на гарях	254
Заключение	266
Литература	270

Научное издание

С. В. Дёгтева, Ю. А. Дубровский

**ЛЕСНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ БАСЕЙНА Р. ИЛЫЧ
В ГРАНИЦАХ ПЕЧОРО-ИЛЫЧСКОГО ЗАПОВЕДНИКА**

Утверждено к печати

*Институтом биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук*

Редактор издательства *И. Л. Песенко*
Художник *П. Палей*
Технический редактор *О. В. Новикова*
Компьютерная верстка *Н. Р. Зянкиной*

Подписано к печати 18.02.15 Формат 60×90 ¹/₁₆.
Бумага офсетная. Гарнитура Таймс. Печать офсетная
Усл. печ. л. 18.5. Уч. изд. л. 16.5.

Санкт-Петербургская издательско-книготорговая фирма «Наука»
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
E-mail: main@nauka.nw.ru

ISBN 978-5-02-038379-1



9 785020 383791



ДЛЯ ЗАМЕТОК



— |

— |

ДЛЯ ЗАМЕТОК

— |

— |



ДЛЯ ЗАМЕТОК



— |

— |

ДЛЯ ЗАМЕТОК

— |

— |



ДЛЯ ЗАМЕТОК

