

СТРУКТУРА И ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ ПИНЕЖСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

С. Ю. Попов

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Россия

e-mail: s_yu_popov@rambler.ru

Поступила в редакцию: 11.08.2016

Государственный природный заповедник «Пинежский» располагается в Архангельской области, в северной подзоне тайги. Сосновые леса занимают не более 1/10 площади заповедника. На основе 83 описаний растительности составлена эколого-фитоценотическая классификация сосновых лесов заповедника, включившая в себя 7 ассоциаций, относящихся к 3 группам ассоциаций. Приводится их подробная характеристика и анализ биоразнообразия. Установлено, что выделенные синтаксоны хорошо различаются по фитоценотическим признакам. По условиям местообитания, таким как влажность, трофность, богатство почв азотом, кислотность ассоциации сосновых лесов делятся на две большие группы. Наиболее бедными оказались местообитания сфагновых и воронично-черничных сосняков, наиболее богатыми – чернично-зеленомошных и долгомошных. Местообитания, занимаемые ассоциациями сосновых лесов заповедника, образуют неполный экологический ряд как по трофности (олиготрофные и мезоолиготрофные), так и по влажности (отсутствуют сильно дренированные сосняки лишайниковые). Распространение ассоциаций сосновых лесов в прошлом было более широко и равномерно по всему заповеднику. В настоящее время они приурочены преимущественно к ландшафтам с карстовыми формами рельефа.

Ключевые слова: ассоциация, видовое богатство, видовая насыщенность, группы ассоциаций, неметрическое шкалирование, пространственное распространение, сосновые леса.

Введение

Сосновые леса являются одной из главных формаций таежной зоны. В Пинежском заповеднике, расположенном в северотаежной подзоне они распространены наряду с еловыми и березовыми лесами. Физико-географические и ландшафтные особенности заповедника были рассмотрены ранее разными авторами (Сабуров, 1972; Шаврина, Малков, 2000; Попов, 2016а). Здесь, лишь, напомним, что на его территории сочетаются моренные и карстовые ландшафты, что обуславливает разнообразие растительного покрова (Рыков, 1999; Попов, 2016а). Всего в заповеднике выделяется 6 ландшафтов: ледниковый с элементами карста (ЛЭК): карстово-ледниковый (КЛ), карстогенный (КГ), пластово-денудационный (ПД), долина р. Сотки (Д), склон коренного берега р. Пинеги (СКБ). Описание ландшафтов и ландшафтная карта территории приводятся в ранее выполненной работе (Попов, 2016а).

Целью данной статьи является характеристика растительности сосновых лесов Пинежского заповедника. По данным геоботанического картографирования (Попов, 2017), сосновые леса занимают незначительную часть

его территории – всего лишь 49.2 км², что составляет только лишь 9.5% от общей площади заповедника (518.07 км²) (рис. 1).

Материал и методы

Для изучения структуры и пространственного распределения сосновых лесов Пинежского заповедника в 2007–2014 гг. проводились полевые обследования, в ходе которых составлялись геоботанические описания, по GPS осуществлялась привязка точек описаний к местности. Методика составления и обработки геоботанических описаний подробно изложена нами ранее (Попов, 2016б). Всего в сосновых лесах заповедника сделано 83 описания растительности. Мхи определены автором настоящей работы при консультации д.б.н В.Э. Федосова, д.б.н. М.С. Игнатова. Названия сосудистых растений приводятся по: Пучнина, 2008; мхов – по: Игнатов, Игнатова, 2004. В 40 точках описаний были сделаны почвенные разрезы на глубину до 80 см. Определение почв производилось по: Классификация..., 1977.

Положение ассоциаций в экологическом пространстве оценивалось с помощью шкал Д.Н. Цыганова (1983), по которым определялись средневзвешенные значения (по обилию

видов) для каждого описания по факторам: увлажнения почв (Hd), кислотности (Rc), трофности (Tr), обеспеченности почв азотом (Nt) и освещенности (Lc) (Заугольнова и др., 1995; Дегтева и др., 2001). Значимость различий по этим факторам между ассоциациями и группами ассоциаций определялась с помощью

дисперсионного анализа по критерию множественных сравнений Дункана (Халафян, 2010). Ординация сообществ проводилась методом неметрического шкалирования (NMS) в пакете PC-ORD 4.0 (McCune, Mefford, 2006). Нагрузки на оси варьирования определялись по расстоянию Брэя-Кертиса (Сьеренсена).

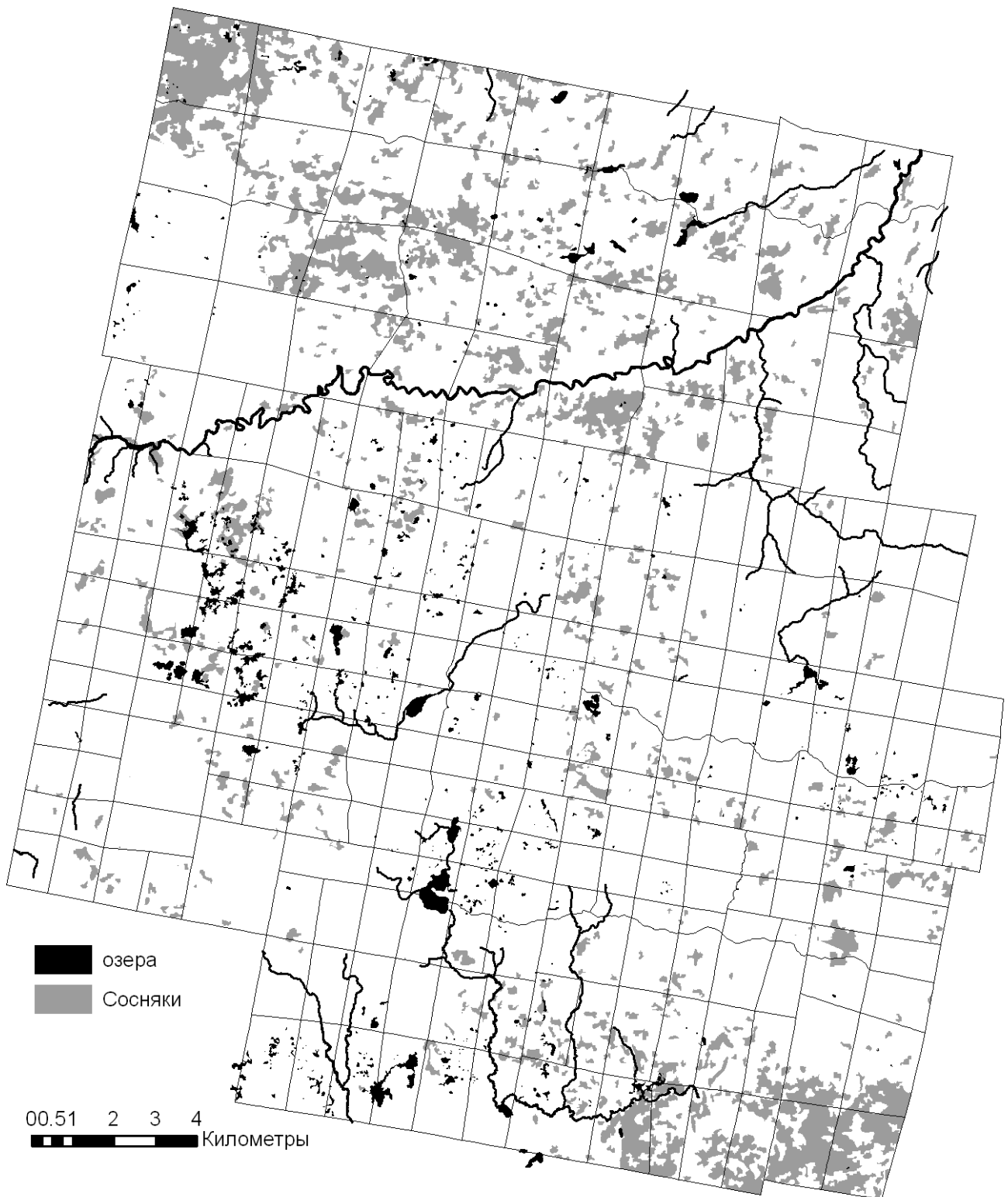


Рис. 1. Распространение сосновых лесов в Пинежском заповеднике.

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

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

Результаты и обсуждение

Фитоценологическая классификация 83 геоботанических описаний сосновых лесов Пинежского заповедника позволила выделить в этой формации 3 группы ассоциаций и 7 ассоциаций.

Группа ассоциаций: Сосняки сфагновые

В ледниковых ландшафтах по окраинам болот, основаниям и средним частям склонов водоразделов, в неглубоких западинах. Почвы торфяно-глеевые с торфяным типом гумуса, на двучленных наносах (песок/легкий суглинок) или легкосуглинистой морене.

Древостой двухъярусный, в первом ярусе 10С, во втором – 10Е или смешанный сосново-еловый, возраст первого яруса в разных насаждениях составляет от 90 до 250 лет, второго – 60–100 лет, бонитет – Va–Vб. Подрост еловый или сосновый, до 10000 шт./га.

Ассоциация: Сосняк мелкоосоково-сфагновый (*Pinetum caricis globularis-sphagnosum*)

Сосняк кустарничково-осоково-сфагновый (Пучнина, 2000); Сосняк мелкоосоково-сфагновый (Попов, Яковлева, 2008); Сосняк шаровидноосоково-сфагновый (Рысин, Савельева, 2008); *Ledo-Pinetum subass. caricetosum globularis* (Кучеров и др., 2008); Сосняк багульниково-сфагновый (Кутенков, Кузнецов, 2013).

В слабопроточных олиготрофных западинах, по окраинам болот. Постоянные виды ассоциации: *Carex globularis*, *Betula nana*, *Chamaedaphne calyculata*, *Eriophorum vaginatum*, *Oxycoccus palustris*, *Rubus chamaemorus*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*.

Видовая насыщенность 16.5, видовое богатство – 30.

Ассоциация: Сосняк пушицево-сфагновый (*Pinetum eriophoroso-sphagnosum*)

Сосняк сфагновый (Сабуров, 1972); Сосняк пушицево-сфагновый (Пучнина, 2000); Сосняк пушицево-сфагновый (Попов, Яковлева, 2008);

Сосняк пушицево-сфагновый (Рысин, Савельева, 2008); Сосняк пушицево-сфагновый (Кутенков, Кузнецов, 2013).

В неглубоких западинах или по краевым частям больших болот. Постоянные виды ассоциации *Betula nana*, *Chamaedaphne calyculata*, *Empetrum nigrum*, *Eriophorum vaginatum*, *Oxycoccus palustris*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Polytrichum strictum*, *Sphagnum angustifolium*.

Физиономически и флористически эта ассоциация сходна с пушицево-сфагновыми болотами, облесенными сосной, но отличается мощностью торфа (не более 0.5–0.7 м) и лесной формой сосны, образующей древостой (*Pinus sylvestris* f. *sylvatica*), сомкнутость которого не менее 0.4 (в отличие от болот, где сосна образует формы *uliginosa*, *wilkomii*, *litwinowii* и имеет сомкнутость от 0.4 и ниже).

Видовая насыщенность 16.3 вида на 100 м², видовое богатство – 24 вида.

Группа ассоциаций: Сосняки долгомошные

Встречаются довольно редко и приурочены к морено-ледниковому ландшафту. Почвы торфянисто-подзолистые на двучлене (песок/легкий суглинок) или легкосуглинистой морене с торфянистым типом гумуса.

Древостой одноярусный, из сосны с примесью ели и березы, возраст насаждений от 40 до 270 лет, бонитет – Va. Подрост как правило отсутствует, или редкий – еловый или сосновый, до 500 шт./га.

Ассоциация: Сосняк чернично-долгомошный (*Pinetum myrtilloso-polytrichosum*)

Сосняк чернично-вороничный (Сабуров, 1972); Сосняк чернично-долгомошный (Рысин, Савельева, 2008); *Sphagno girgensohnii-Pinetum* (Кучеров и др., 2008).

Встречается очень редко. Флористически близок к сосняку чернично-сфагновому, отличаясь от него сочетанием в покрове психрофильных видов сфагнов и зеленых мхов, а также минеральной частью почвенного профиля и типом гумуса (рис. 3). Постоянные виды ассоциации: *Carex globularis*, *Empetrum nigrum*, *Melampyrum pratense*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum russowii*, *Pleurozium schreberii*, *Sphagnum girgensohnii*.

Видовая насыщенность 19.0 вида на 100 м², видовое богатство – 25 видов.

Группа ассоциаций: Сосняки черничные

Ассоциация: Сосняк воронично-черничный (*Pinetum myrtillo-empetrosum*)

Сосняк голубично-зеленомошный (Пучнина, 2000); Сосняк лишайниково-черничный (Рысин, Савельева, 2008); Сосняк багульниково-лишайниковый (Попов, Яковлева, 2008); *Empetro-Myrtillo-Pinetum* (Кучеров, 2014).

Эта ассоциация встречается по минеральным островам среди болот или образует «кайму» вдоль некоторых верховых болот. Постоянные виды ассоциации. *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Ledum palustre*, *Cladonia stellaris*, *C. rangiferina.*, *C. arbuscula*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*.

Видовая насыщенность 13.8 вида на 100 м², видовое богатство – 23 вида.

Ассоциация: Сосняк чернично-зеленомошный (*Pinetum myrtillo-hylocomiosum*)

Сосняк черничный (Сабуров, 1972); Сосняк чернично-зеленомошный (Пучнина, 2000); Сосняк черничник (Рысин, Савельева, 2008); Сосняк с елью чернично-зеленомошный (Попов, Яковлева, 2008); *Myrtillo-Pinetum subass. typicum* (Кучеров, 2014).

Встречается в ледниковом и карстово-ледниковом ландшафтах на основной поверхности водоразделов и по их пологим склонам. Почвы грубогумусные мелкоподзолистые иллювиально-железистые на двучленных моренных отложениях (песок/легкий суглинок, супесь/легкий суглинок).

Древостой двух- или трехъярусный, в первом ярусе в примеси к сосне встречается береза, реже – лиственница и осина, во втором ярусе господство принадлежит ели. Иногда присутствует третий ярус, состоящий из ели с примесью сосны и березы. Возраст первого яруса в разных насаждениях от 75 до 230 лет, второго – от 60 до 180 лет. Бонитет – III–V. Подрост еловый, разной жизненности и разного обилия.

Широко распространенная ассоциация с постоянными видами *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Avenella flexuosa*, *Linnaea borealis*, *Melampyrum pratense*, *Pleurosium schreberi*, *Hylocomium splendens*.

Видовая насыщенность 18.0 вида на 100 м², видовое богатство – 48 видов.

Ассоциация: Сосняк бруснично-черничный (*Pinetum vacinoso-myrtillosum*)

Сосняк брусничный (Сабуров, 1972); Сосняк бруснично-зеленомошный (Пучнина, 2000); Сосняк бруснично-черничный (Рысин, Савельева, 2008); Сосняк с елью бруснично-зеленомошный (Попов, Яковлева, 2008); *Myrtillo-Pinetum subass. vaccinietosum* (Кучеров, 2014).

Древостой двухъярусный, в первом ярусе сосна, во втором ярусе господство принадлежит ели. Возраст первого яруса 200–230 лет, второго – 150–180 лет. Бонитет – IV–V. Подрост, как правило, отсутствует.

Довольно редкая в заповеднике ассоциация. Встречается исключительно по вершинам останцов в карстово-ледниковом ландшафте, на которых занимает небольшую площадь (до 1000 м²). Постоянные виды *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Pleurosium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*.

Почвы сухие грубогумусные поверхностно- и мелкоподзолистые иллювиально-железистые на двучлене (песок/легкий суглинок).

Видовая насыщенность 17.0 вида на 100 м², видовое богатство – 36 видов.

Ассоциация: Сосняк мелкотравно-черничный (*Pinetum linnaeo-myrtillosum*)

Сосняк мелкотравно-черничный (Сабуров, 1972); Сосняк мелкотравно-бруснично-зеленомошный (Пучнина, 2000); Сосняк кислично-черничный (Рысин, Савельева, 2008).

Встречается преимущественно в карстовых ландшафтах по карстогенным полям. Почвы грубогумусные мелкоподзолистые иллювиально-железистые на двучленных моренных отложениях (песок/легкий суглинок, супесь/легкий суглинок) или легкосуглинистой морене.

Древостой двухъярусный, в первом ярусе в примеси к сосне встречается береза, лиственница и осина, во втором ярусе господство принадлежит ели. Возраст первого яруса от 80 до 160 лет, второго – 60–100 лет. Бонитет – III–V. Подрост еловый, разной жизненности и разного обилия.

Постоянные виды ассоциации: *Avenella flexuosa*, *Chamaenerion angustifolium*, *Geranium sylvaticum*, *Linnaea borealis*, *Solidago virgaurea*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*.

Видовая насыщенность 24.7 вида на 100 м², видовое богатство – 43 вида.

Фитоценологические характеристики ассоциаций приводятся в табл. 1.

Таблица 1. Фитоценоотические и таксационные характеристики ассоциаций сосняков
Table 1. Phytocoenotical characteristics of pine forest associations

Ярус	Виды	Ассоциации						
		<i>Pinetum eriphorososphagnosum</i>	<i>Pinetum carici-globularis-sphagnosum</i>	<i>Pinetum myrtilloso-polytrichosum</i>	<i>Pinetum vacinioso-myrtillosum</i>	<i>Pinetum myrtillo-empetrosum</i>	<i>Pinetum myrtillo-hylocomosum</i>	<i>Pinetum linnaeo-myrtillosum</i>
A1	<i>Betula pendula</i> Roth						I1	I1
A1	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	III1		2		I1	III2	III2
A1	<i>Larix sibirica</i> Ledeb.				II2	I1	III2	V2
A1	<i>Picea obovata</i> Ledeb.	II2	I2	2		I1	II2	III2
A1	<i>Pinus sylvestris</i> L.	V3	V3	2	V3	V3	V3	V3
A1	<i>Populus tremula</i> L.						I1	II2
A2	<i>Betula pendula</i> Roth				I2		I2	I2
A2	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.		II1		II2	II2	III1	III2
A2	<i>Larix sibirica</i> Ledeb.				I3		I2	III2
A2	<i>Picea obovata</i> Ledeb.	III2	IV2		IV2	III2	IV3	IV2
A2	<i>Pinus sylvestris</i> L.	II2	II2		I2	II2	I2	III1
A2	<i>Populus tremula</i> L.						I1	II1
A3	<i>Betula pendula</i> Roth						I2	
A3	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.						I2	
A3	<i>Picea obovata</i> Ledeb.				I2	I2	I2	
A3	<i>Pinus sylvestris</i> L.					I1		
B1	<i>Betula pendula</i> Roth						I1	
B1	<i>Betula pubescens</i> Ehrh.		I1		I2		I1	II2
B1	<i>Larix sibirica</i> Ledeb.				I1			
B1	<i>Picea obovata</i> Ledeb.	III2	II2	2	III2	I2	IV3	V2
B1	<i>Pinus sylvestris</i> L.	III1	IV2		II1	II2		
B1	<i>Populus tremula</i> L.						I1	
B2	<i>Juniperus communis</i> L.				I1		III1	III1
B2	<i>Rosa acicularis</i> Lindl.				I1		III1	V1
B2	<i>Salix caprea</i> L.				I1	II2	I1	III1
B2	<i>Salix phylicifolia</i> L.			1	I1			
B2	<i>Salix pyrolifolia</i> Ledeb.				I1			
B2	<i>Sorbus aucuparia</i> L.			1	I1		IV1	V1
C	<i>Aconitum septentrionale</i> Koelle							I1
C	<i>Andromeda polifolia</i> L.	III2	II1					
C	<i>Angelica sylvestris</i> L.							
C	<i>Atragene sibirica</i> L.							II1
C	<i>Avenella flexuosa</i> L.				III2	II1	V1	IV2
C	<i>Betula nana</i> L.	V2	IV2	1				
C	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth						I1	
C	<i>Campanula rotundifolia</i> L.							I1
C	<i>Carex digitata</i> L.							I1
C	<i>Carex globularis</i> L.	III2	V4	3		II2	I2	
C	<i>Carex rostrata</i> StokesIn With.		I1					
C	<i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench	IV1	IV2					
C	<i>Chamerion angustifolium</i> (L.) Holub				II1		II1	IV1
C	<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill						I1	
C	<i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soo	II1	I1					

Продолжение табл. 1

C	<i>Diphasiastrum complanatum</i> (L.) Holub							II	II
C	<i>Empetrum nigrum</i> L.	IV2	III2	2	II1	V3	II1		
C	<i>Equisetum fluviatile</i> L.		II						
C	<i>Equisetum sylvaticum</i> L.			1	II	III1	III1	III1	
C	<i>Eriophorum vaginatum</i> L.	V4	V2						
C	<i>Geranium sylvaticum</i> L.								IV1
C	<i>Goodyera repens</i> (L.) R. Br. In Aiton & W.T. Aiton						II		
C	<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newman						II	III2	
C	<i>Hieracium murrorum</i> L. p.p.				II		II	III1	
C	<i>Lathyrus pratensis</i> L.				II				
C	<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.								III1
C	<i>Ledum palustre</i> L.	III2	III2	2		IV3	I2	I1	
C	<i>Linnaea borealis</i> L.				III1		IV1	IV1	
C	<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.				III1		II1	II1	
C	<i>Lycopodium annotinum</i> L.				II		II1	III1	
C	<i>Lycopodium clavatum</i> L.						II		
C	<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt						II	III1	
C	<i>Melampyrum pratense</i> L.	III1	II2	1	II		IV1	II2	
C	<i>Melica nutans</i> L.							II	
C	<i>Oxalis acetosella</i> L.							II1	
C	<i>Oxycoccus palustris</i> Pers.	IV2	IV2						
C	<i>Rubus chamaemorus</i> L.	III2	IV2	2					
C	<i>Rubus saxatilis</i> L.								III1
C	<i>Saussurea alpina</i> (L.) DC.								
C	<i>Solidago virgaurea</i> L.				II		III1	V1	
C	<i>Thalictrum simplex</i> L.								
C	<i>Trientalis europaea</i> L.				II		II	III1	
C	<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	II3	III1	2	V2	IV1	V4	V3	
C	<i>Vaccinium uliginosum</i> L.	IV2	V2	3	III1	V3	III2	II2	
C	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	V1	IV2	2	V3	V2	V2	V2	
C	<i>Vicia sylvatica</i> L.				II			II1	
D	<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwaegr.	II1							
D	<i>Cetraria islandica</i> (L.) Ach.				III1	I1			
D	<i>Cladonia arbuscula</i> (Wallr.) Flot.					V2	I1		
D	<i>Cladonia mitis</i> Sandst.				II				
D	<i>Cladonia rangiferina</i> (L.) Weber ex F.H. Wigg.		II		III2	V2	I1		
D	<i>Cladonia stellaris</i> (Opiz) Pouzar & Vezda				II	V3	I1		
D	<i>Cladonia uncialis</i> (L.) Weber ex F.H. Wigg.					II			
D	<i>Dicranum majus</i> Turner					II	I2		
D	<i>Dicranum montanum</i> Hedw.						I1		
D	<i>Dicranum polysetum</i> Sw.	II1	I1		IV2	IV2	III2	IV1	
D	<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.				II		I1	II1	
D	<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Bruch & al.			1	IV3	II2	V3	V3	
D	<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	III1	III1	1	V3	V2	V3	V3	
D	<i>Polytrichum commune</i> Hedw.		II1	2	I1	I2	III2	III1	
D	<i>Polytrichum strictum</i> Brid.	IV1	III1	1					
D	<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.			1			II2	II1	
D	<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.						I2		
D	<i>Sphagnum angustifolium</i> C.E.O. Jensen	V5	V4						
D	<i>Sphagnum capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.		II2	3					
D	<i>Sphagnum fallax</i> (H. Klinggr.) H. Klinggr.		I2	2					
D	<i>Sphagnum fuscum</i> (Schimp.) H. Klinggr.		I3						

Окончание табл. 1

D	<i>Sphagnum girgensohnii</i> Russow			4			I2	
D	<i>Sphagnum magellanicum</i> Brid.	III2	IV2					
D	<i>Sphagnum russowii</i> Warnst.	III1	III2	2			II	
D	<i>Sphagnum wulfianum</i> Girg.			1				
Число описаний		4	13	2	5	8	42	9
A1	Средняя сомкнутость	0.3	0.3	0.4	0.4	0.4	0.5	0.5
A2		0.4	0.3		0.5	0.3	0.4	0.3
A3					0.2	0.2	0.3	
A1	Средняя высота	12.8	12.6	7.5	19.0	13.1	20.1	19.3
A2		8.0	5.5		13.0	8.0	13.3	13.6
A3					8.0	3.0	7.0	
A1	Средний бонитет	V.0	Va.2	Va.0	5.2	Va.0	III.8	III.9
A2		Va.0	Va.6		V.0	Va.4	V.1	IV.7
A3					Va.0	Vб.0	Va.7	
A1	Средний возраст	90.0	163.7	72.5	173.0	188.8	141.9	116.3
A2		63.5	73.2		131.0	102.6	104.6	81.7
A3					70.0	50.0	89.8	

Примечание. Для видов ассоциаций с числом описаний меньше 3 приводятся только классы обилия Римскими цифрами обозначены классы постоянства: **I** – < 20%, **II** – 21–40%, **III** – 41–60%, **IV** – 61–80%, **V** – 81–100%; арабскими цифрами обозначены классы обилия: **1** – < 5%, **2** – 6–25%, **3** – 26–50%, **4** – 51–75%, **5** – 76–100% (Миркин, Наумова, 1998)

Индексные обозначения ярусов: **A1**, **A2**, **A3** – первый, второй и третий ярусы древостоя соответственно; **B1** – подрост; **B2** – подлесок; **C** – травяно-кустарничковый ярус; **D** – мохово-лишайниковый ярус

Результаты непрямой ординации методом неметрического шкалирования всего массива описаний сосняков представлены на рис. 2 и 3. Ординация групп ассоциаций показывает, что они хорошо отличаются друг от друга по фитоценотическим признакам (рис. 2). То же можно сказать и об ассоциациях, за исключением ассоциаций черничной группы. Три ассоциации в группе черничников – сосняк чернично-зеленомошный, сосняк бруснично-черничный, сосняк мелкоотравно-черничный достаточно близки флористически, но различаются фитоценотическими показателями диагностических видов (табл. 1, рис. 3). Особняком стоит ассоциация сосняк воронично-черничный, которая хорошо отличается от других ассоциаций черничной группы (рис. 3).

Нагрузка на первую составила 44.0%, на вторую – 46.0%, поэтому можно говорить, что обе эти оси имеют равный вес в распределении факторов, вызывающих разнообразие растительности сосняков. Корреляционный анализ значений осей варьирования и экологических факторов, показывает, что вертикальная ось (Axis 2) в наибольшей степени связана с влажностью, а горизонтальная – с режимом освещенности (табл. 2). Поэтому, можно говорить, что в общем и целом, на рис. 2 и 3 снизу вверх увеличивается увлажненность местообитания, а слева направо – освещенность. Другими словами, сосняки сфагновые произрастают в более увлажненных местообитаниях, чем сосняки

черничные, а полог древостоя в последних менее освещен, чем в сфагновых, долгомошных сосняках, а также в сосняке воронично-черничном. Такой же вывод можно сделать из простого визуального анализа распределения диапазонов значений влажности и освещенности на рис. 4.

Дисперсионный анализ (по критерию Дункана) показывает, что местообитания семи выявленных ассоциаций в пространстве пяти экологических факторов различаются несколько по-разному. По фактору влажности отсутствуют значимые различия между ассоциациями черничной группы с одной стороны и между ассоциациями сфагновой и долгомошной групп. На рис. 4, Nd видно, что первые 4 ассоциации (сосняки черничные) образуют обособленный кластер от последних трех (сосняков долгомошных и сфагновых). По фактору трофности лишь сосняк воронично-черничный имеет значимые различия ($p < 0.05$) от всех остальных ассоциаций. Как видно на рис. 4 (Tr) он занимает наиболее олиготрофную позицию на оси трофности. Между другими ассоциациями значимых различий по этому фактору не обнаружено. По отношению к кислотности почвы значимо различаются две большие группы – это сосняк воронично-черничный, сосняк мелкоосоково-сфагновый и сосняк пушицево-сфагновый с одной стороны и остальные ассоциации сосняков черничных и сосняк чернично-долгомошный с другой. Внутри этих групп значимых различий

между ассоциациями нет. Таким образом, на наиболее кислых почвах произрастают сосняк воронично-черничный, сосняк мелкоосоково-сфагновый и сосняк пушицево-сфагновый. Абсолютно такая же картина наблюдается по отношению к азотному питанию. На рис. 4 (Rc, Tr) указанные группы достаточно хорошо различаются. Учитывая сказанное, можно говорить, что сосняк воронично-черничный, сосняк мелкоосоково-сфагновый и сосняк пушицево-сфагновый произрастают на наименее богатых почвах, и их можно назвать олиготрофными. Остальные ассоциации сосно-

вых лесов – мезоолиготрофными, поскольку они хоть и произрастают на более богатых почвах, чем олиготрофные ассоциации, все же по абсолютным значениям балловые оценки по факторам трофности, кислотности и нитрофильности, для них недостаточно высоки. Также можно говорить, что ассоциации сосновых лесов образуют неполный экологический ряд как по увлажненности, так и по почвенному питанию. По фактору освещенности те же самые ассоциации, которые чуть выше были нами квалифицированы как олиготрофные являются и наиболее затененными (рис. 4, Lc).

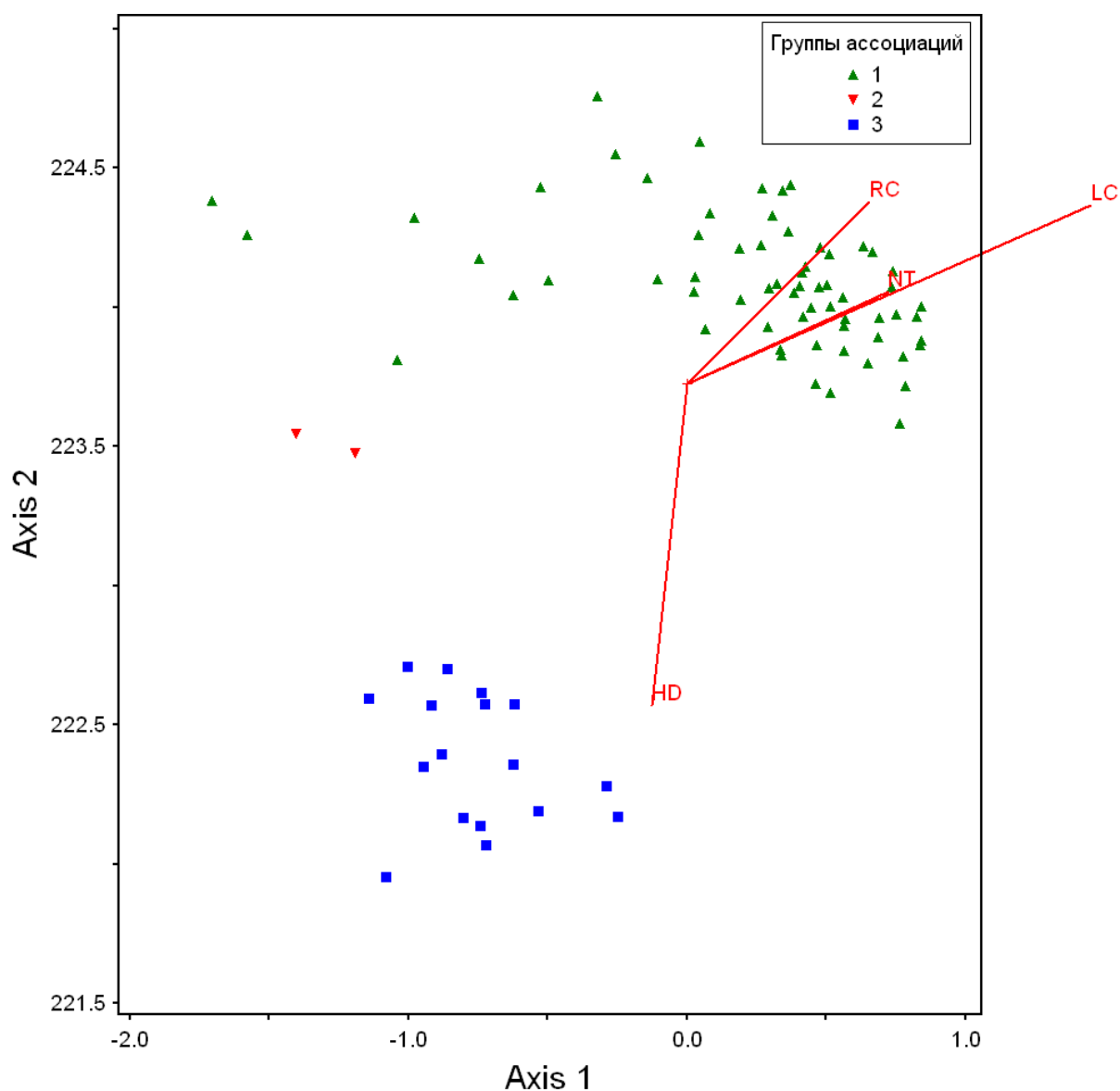


Рис. 2. Распределение групп ассоциаций сосновых лесов в осях NMS-ординации. Оси в центре облака точек соответствуют экологическим факторам Д.Н. Цыганова: LC – освещенность, RC – кислотность, NT – насыщенность азотом, HD – увлажненность. Группы ассоциаций: 1 – сосняки черничные; 2 – сосняки долгомошные; 3 – сосняки сфагновые.

Fig. 2. Distribution of association groups of pine forests along the NMS-ordination axes. Axes in centre of scatterplot represent Tsyganov's environmental factors: LC – lighting, RC – acidity, NT – nitrogen saturation, HD – moisture. Associations' groups: 1 – *Pinetum myrtillosum*; 2 – *Pinetum polytrichosum*; 3 – *Pinetum sphagnosum*.

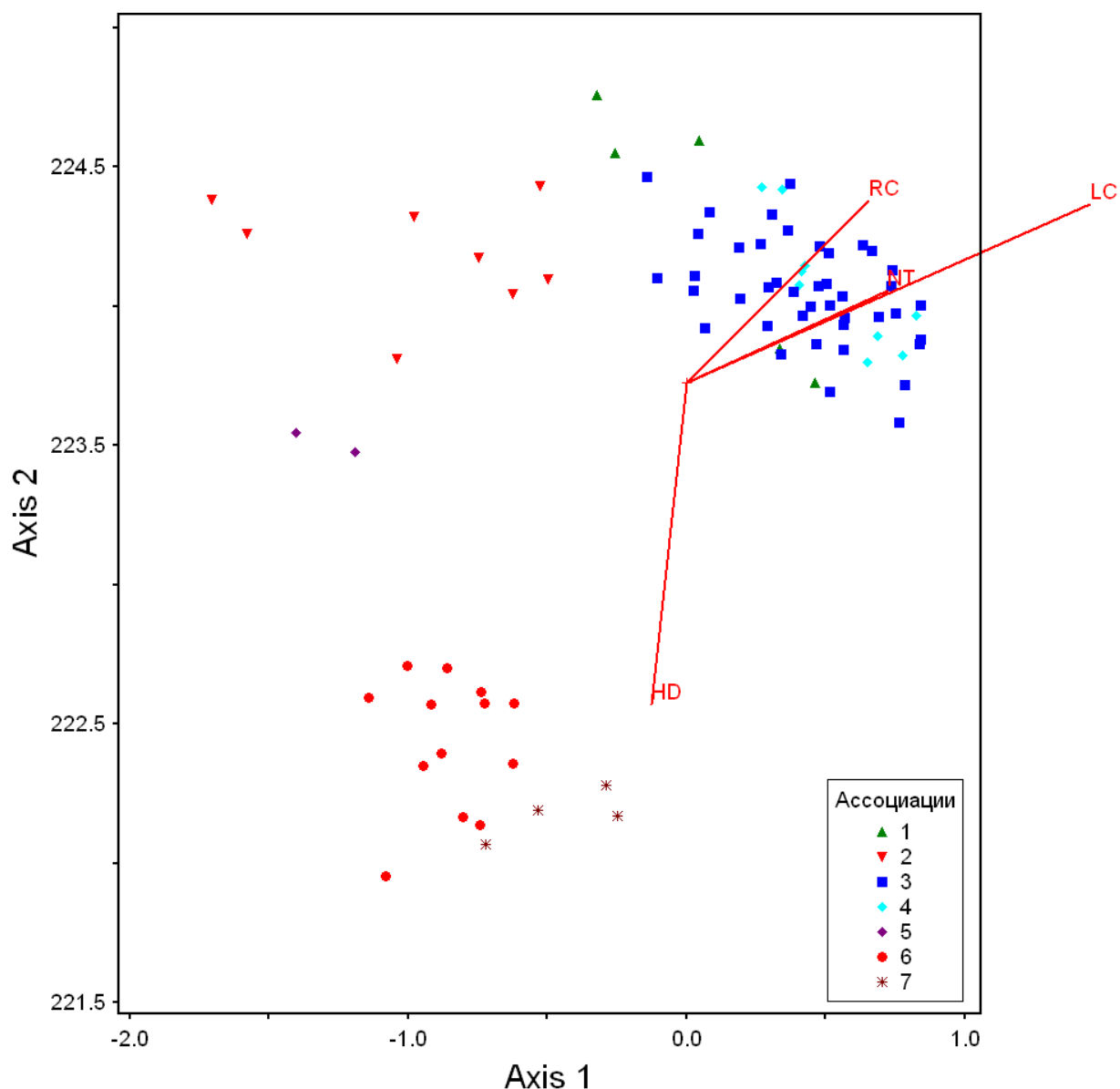


Рис. 3. Распределение ассоциаций сосновых лесов в осях NMS-ординации. Оси в центре облака точек соответствуют экологическим факторам Д.Н. Цыганова: LC – освещенность, RC – кислотность, NT – насыщенность азотом, HD – увлажненность. Ассоциации: 1 – сосняк бруснично-черничный; 2 – сосняк воронично-черничный; 3 – сосняк чернично-зеленомошный; 4 – сосняк мелкоотравно-черничный; 5 – сосняк чернично-долгомошный; 6 – сосняк мелкоосоково-сфагновый; 7 – сосняк пушицево-сфагновый.

Fig. 3. Distribution of pine forest associations along the NMS-ordination axes. Axes in centre of scatter plot represent Tsyganov's environmental factors: LC – lighting, RC – acidity, NT – nitrogen saturation, HD – moisture. Associations: 1 – *Pinetum vacinoso-myrtillosum*; 2 – *Pinetum myrtillo-empetrosum*; 3 – *Pinetum myrtillo-hylocomiosum*; 4 – *Pinetum linnaeo-myrtillosum*; 5 – *Pinetum myrtilloso-polytrichosum*; 6 – *Pinetum carici globularis-sphagnosum*; 7 – *Pinetum eriophoroso-sphagnosum*

Сравнение морфологического строения почвенных профилей показывает хорошие различия на уровне групп ассоциаций (рис. 5). Сосняки сфагновые произрастают всегда на торфяно-глеевых почвах. Сосняки долгомошные характеризуются торфянисто-глеевыми или торфянисто-подзолистыми почвами, т.е. их почвы отличаются от почв сосняков сфагновых меньшей мощностью

торфяного горизонта и меньшей степенью оглеености иллювиального горизонта. Все ассоциации черничной группы имеют грубогумусные подзолистые почвы, морфологические различия в почвенном профиле практически отсутствуют, если не считать того, что нижний минеральный горизонт сосняков воронично-черничных всегда имеет признаки оглеения (рис. 5).

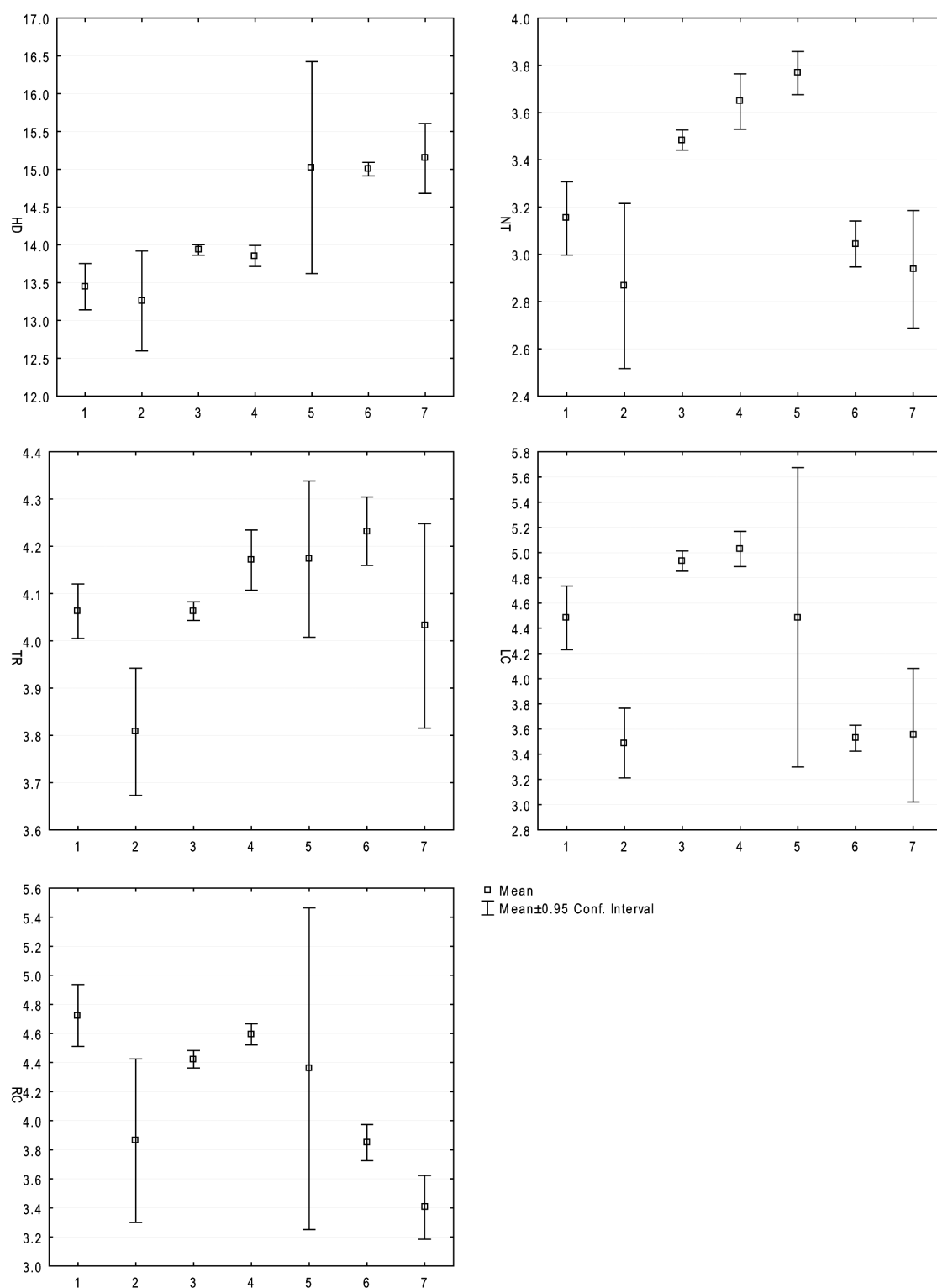


Рис. 4. Средние значения и диапазоны экологических факторов Д.Н. Цыганова для ассоциаций сосняков. По вертикальной оси: Tr – шкала трофности; Nt – шкала богатства почв азотом; Hd – шкала увлажнения почв; Rc – шкала кислотности почв; Lc – шкала освещенности-затенения. По горизонтальной оси: 1 – сосняк бруснично-черничный; 2 – сосняк воронично-черничный; 3 – сосняк чернично-зеленомошный; 4 – сосняк мелкоотравно-черничный; 5 – сосняк чернично-долгомошный; 6 – сосняк мелкоосоково-сфагновый; 7 – сосняк пушицево-сфагновый.

Fig. 4. Mean values and ranges of environmental factors according to D.N. Tsyganov in relation of pine forest associations. Vertical axis: Tr – trophic scale; Nt – nitrogen saturation scale; Hd – soil moisture scale; Rc – soil acidity scale; Lc – lighting scale, shading. Horizontal axis: 1 – *Pinetum vacinoso-myrtillosum*; 2 – *Pinetum myrtillo-empetrosum*; 3 – *Pinetum myrtillo-hylocomiosum*; 4 – *Pinetum linnaeo-myrtillosum*; 5 – *Pinetum myrtilloso-polytrichosum*; 6 – *Pinetum carici globularis-sphagnosum*; 7 – *Pinetum eriophorosum-sphagnosum*.

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

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

Экологические факторы	Оси варьирования	
	Axis 1	Axis 2
HD	-0.27	-0.81
TR	0.10	-0.38
NT	0.64	0.43
RC	0.61	0.61
LC	0.91	0.60

Видовая насыщенность в ассоциациях сосновых лесов Пинежского заповедника изменяется в пределах от 16.3 до 24.7 видов на 100 м², а видовое богатство – от 23 до 48 видов. В целом оба эти показателя меняются более или менее сходным образом (рис. 6). Наименьшими показателями в этих рядах характеризуются те же олиготрофные ассоциации – сосняк воронично-черничный, сосняк мелкоосоково-сфагновый, сосняк пушицево-сфаг-

новый. В целом, сосняки Пинежского заповедника характеризуются невысоким видовым богатством, по сравнению с ассоциациями еловых лесов, в которых этот показатель изменяется от 33 (ельники сфагновые) до 117 видов (ельники широколиственные) (Попов, 2016б).

Флористическая гетерогенность ассоциаций оценивалась с помощью индекса Уиттекера (табл. 3). В целом, все ассоциации достаточно близки между собой по этому показателю, но несколько выделяются сосняк чернично-зеленомошный и сосняк бруснично-черничный. За счет чего наибольшая гетерогенность свойственна именно этим сообществам, не очень понятно. Скорее можно было бы ожидать его в сосняке мелкотравно-черничном, который произрастает часто по склонам карстовых логов, где элювиальные условия, транзитное увлажнение и близость гипсовых пород могли бы способствовать формированию большего разнообразия, по сравнению, например, с «плагкорным» сосняком чернично-зеленомошным.

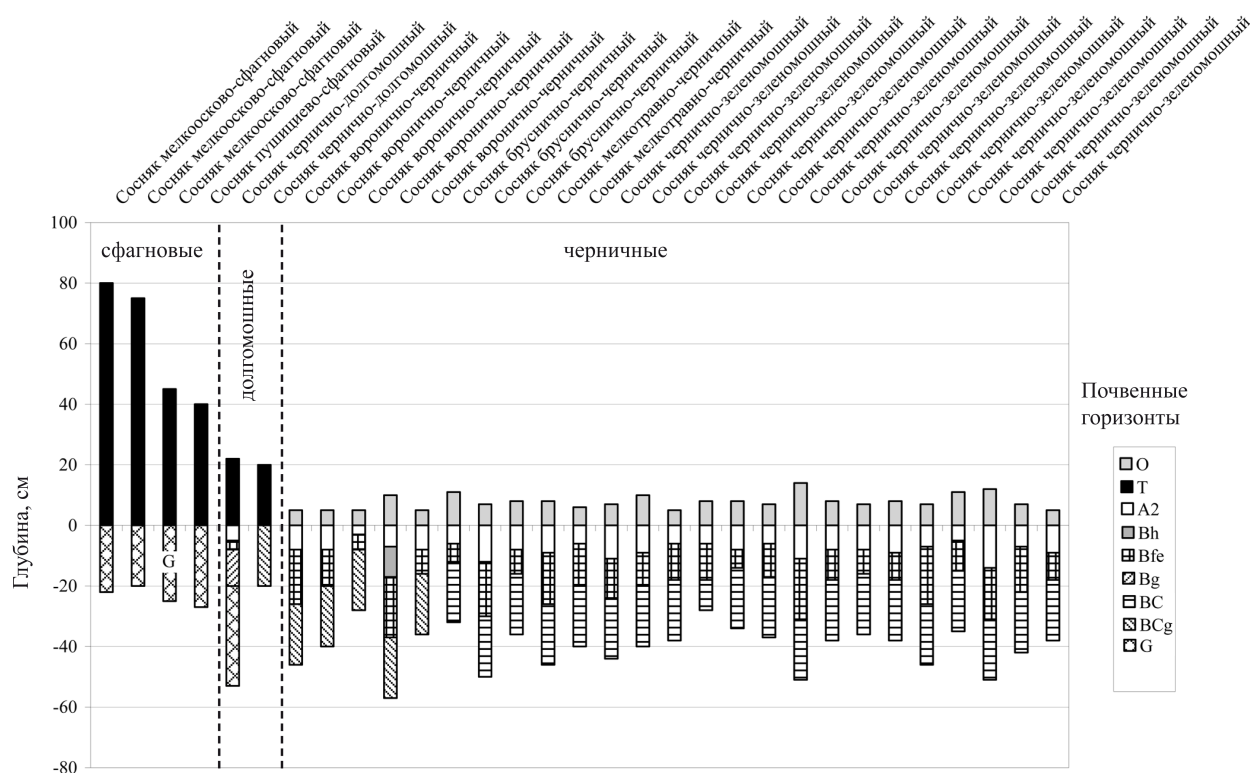


Рис. 5. Варианты морфологического строения почвенных профилей в различных группах ассоциаций сосновых лесов. О – лесная подстилка; Т – торф; А2 – подзолистый горизонт; Bh – иллювиально-гумусовый горизонт; Bfe – иллювиально-железистый горизонт; Bg – оглеенный иллювиальный горизонт; BC – материнская порода; BCg – оглеенная материнская порода; G – глеевый горизонт.

Fig. 5. Variants of the morphological structure of soil profiles in different associations’ groups of pine forests. O – forest litter; T – peat; A2 – podzolic horizon; Bh – humus pan horizon; BFE – moray pan horizon; Bg – glei illuvial horizon; BC – soil forming rock; BCg – glei soil forming rock; G – gley horizon.

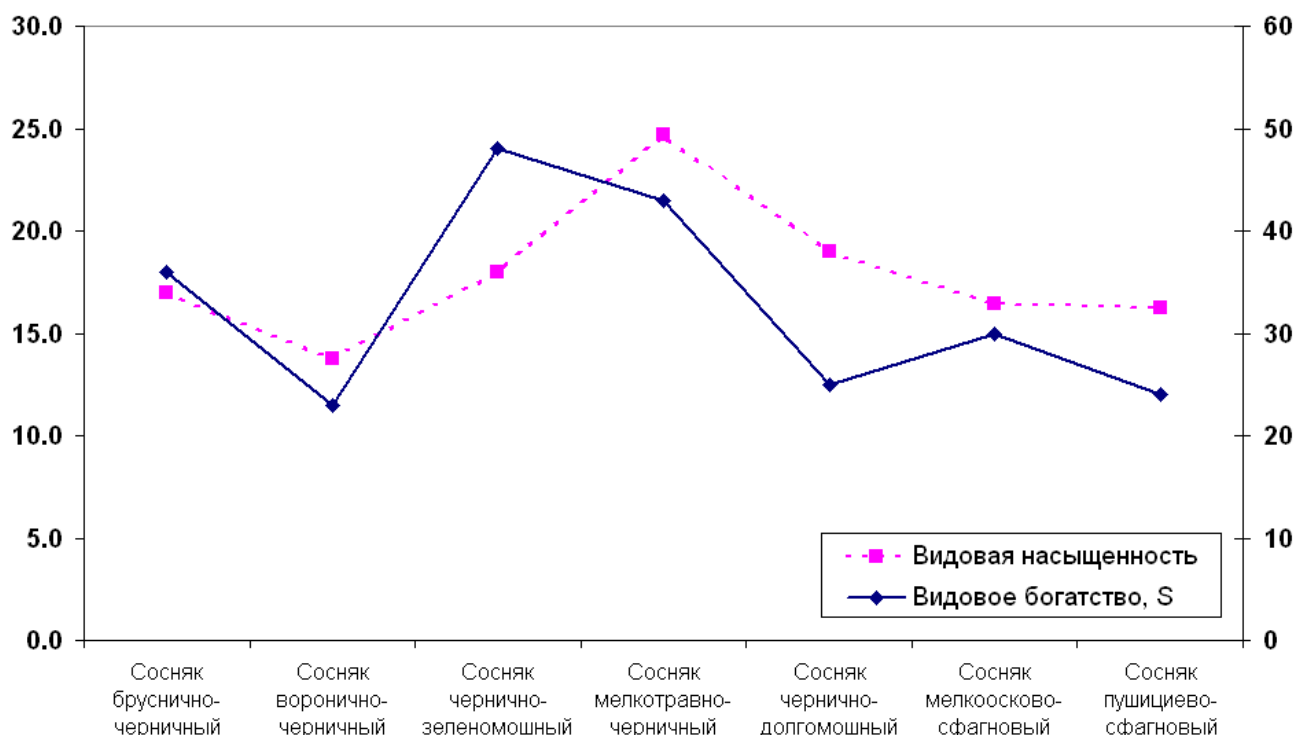


Рис. 6. Видовая насыщенность и видовое богатство ассоциаций сосняков. Левая вертикальная ось – видовая насыщенность, правая – видовое богатство.

Fig. 6. Species saturation and species richness of pine forest associations. Left vertical axis – species saturation, right vertical axis – species richness.

Таблица 3. Индекс Уиттекера по ассоциациям сосновых лесов

Table 3. Whittaker index of pine forest associations

Ассоциация	Индекс Уиттекера
Сосняк чернично-зеленомошный	2.82
Сосняк бруснично-черничный	2.25
Сосняк мелкоосоково-сфагновый	1.94
Сосняк мелкотравно-черничный	1.82
Сосняк воронично-черничный	1.80
Сосняк пушицево-сфагновый	1.57
Сосняк чернично-долгомошный	1.39

Сравнение ассоциаций по флористическому сходству (табл. 4), показывает, что ассоциации черничной группы более сходны между собой, чем с ассоциациями сфагновой и долгомошной групп, и – наоборот. Исключение составляют сосняки воронично-черничный и сосняк мелкотравно-черничный, коэффициент сходства между которыми достаточно низок, по сравнению с другими ассоциациями черничной группы, что можно объяснить только существенной разницей в местообитаниях.

Анализ пространственного распространения ассоциаций сосновых лесов показыва-

ет, что наибольшую площадь они занимают в ландшафтах с выраженными карстовыми формами (КЛ, КГ, ПД), однако почти весь набор ассоциаций (кроме сосняка бруснично-черничного) характерен только для морено-ледникового ландшафта (ЛЭК), где они занимают небольшие площади (табл. 5, рис. 7). Из 7 ассоциаций, выделенных в сосновых лесах, на карту (рис. 6) и в таблицу 5 попали только 6, поскольку сосняк бруснично-черничный обычно занимает небольшие площади (до 0.01 км²), будучи распространен по вершинам моренных останцов в ландшафтах с элементами карста.

Ассоциации заболоченных сосняков (долгомошные и сфагновые) встречаются почти исключительно в морено-ледниковом ландшафте (табл. 5). Это связано с тем, что поверхность КЛ, КГ, ПД, Д и СКБ из-за наличия карстовых форм значительно более дренирована, чем в морено-ледниковом (ЛЭК), который характеризуется высокой степенью заболоченности. Наибольшие площади по заповеднику в целом приходятся на сосняки чернично-зеленомошный и мелкотравно-черничный, которые преобладают в карстовых ландшафтах (табл. 5). Однако, еще 30 лет назад сосняк чернично-зе-

леномошный был широко распространен и в ЛЭК, судя по данным геоботанического картографирования Д.Н. Сабурова (1988). Изучение структуры древостоя сосновых лесов показывает, что они во многих местах морено-ледникового ландшафта достигли предельного возраста (240–280, иногда 300 лет). Вывал этих древостоев идет «на глазах», и на месте сосняков чернично-зеленомошных появляются ельники, что хорошо видно при сравнении геоботаниче-

ской карты 1986 г. с натурными сообществами (ель, находящаяся в этих лесах во втором ярусе, выходит в первый). Интересно отметить, что на местах нарушений полога еловых лесов (гари, вырубки) наблюдается возобновление только березы. Сосняки в заповеднике и окрестностях представлены, преимущественно, старовозрастными лесами, что, несомненно, в дальнейшем приведет к их выпадению из растительного покрова (Попов, Яковлева, 2008).

Таблица 4. Коэффициент флористического сходства Сьеренсена между ассоциациями сосняков
Table 4. Sorensen coefficient of floristic similarity between pine forest associations

Ассоциация	Сосняк бруснично-черничный	Сосняк воронично-черничный	Сосняк чернично-зеленомошный	Сосняк мелкоотравно-черничный	Сосняк чернично-долгомошный	Сосняк мелкоосоково-сфагновый	Сосняк пушицево-сфагновый
Сосняк бруснично-черничный	1.00	0.61	0.71	0.71	0.46	0.36	0.33
Сосняк воронично-черничный	0.61	1.00	0.59	0.45	0.54	0.49	0.47
Сосняк чернично-зеленомошный	0.71	0.59	1.00	0.75	0.49	0.38	0.36
Сосняк мелкоотравно-черничный	0.71	0.45	0.75	1.00	0.41	0.30	0.30
Сосняк чернично-долгомошный	0.46	0.54	0.49	0.41	1.00	0.65	0.61
Сосняк мелкоосоково-сфагновый	0.36	0.49	0.38	0.30	0.65	1.00	0.85
Сосняк пушицево-сфагновый	0.33	0.47	0.36	0.30	0.61	0.85	1.00

Таблица 5. Площади ассоциаций сосновых лесов в разных ландшафтах, км²
Table 5. Areas of pine forest associations in different landscapes, in km²

Ассоциации	Ландшафты						Всего
	долина р. Сотки	карстово-ледниковый	карстогенный	ледниковый с элементами карста	пластово-денудационный	склон коренного берега р. Пинеги	
Сосняк воронично-черничный				0.10			0.10
Сосняк чернично-зеленомошный	0.37	4.88	6.17	0.97	6.73	1.46	20.55
Сосняк мелкоотравно-черничный		10.37	5.49	0.48	4.01	1.81	22.16
Сосняк чернично-долгомошный				0.02			0.03
Сосняк мелкоосоково-сфагновый		0.13		5.58			5.71
Сосняк пушицево-сфагновый				0.67			0.68
Всего	0.37	15.38	11.66	7.81	10.74	3.28	49.24

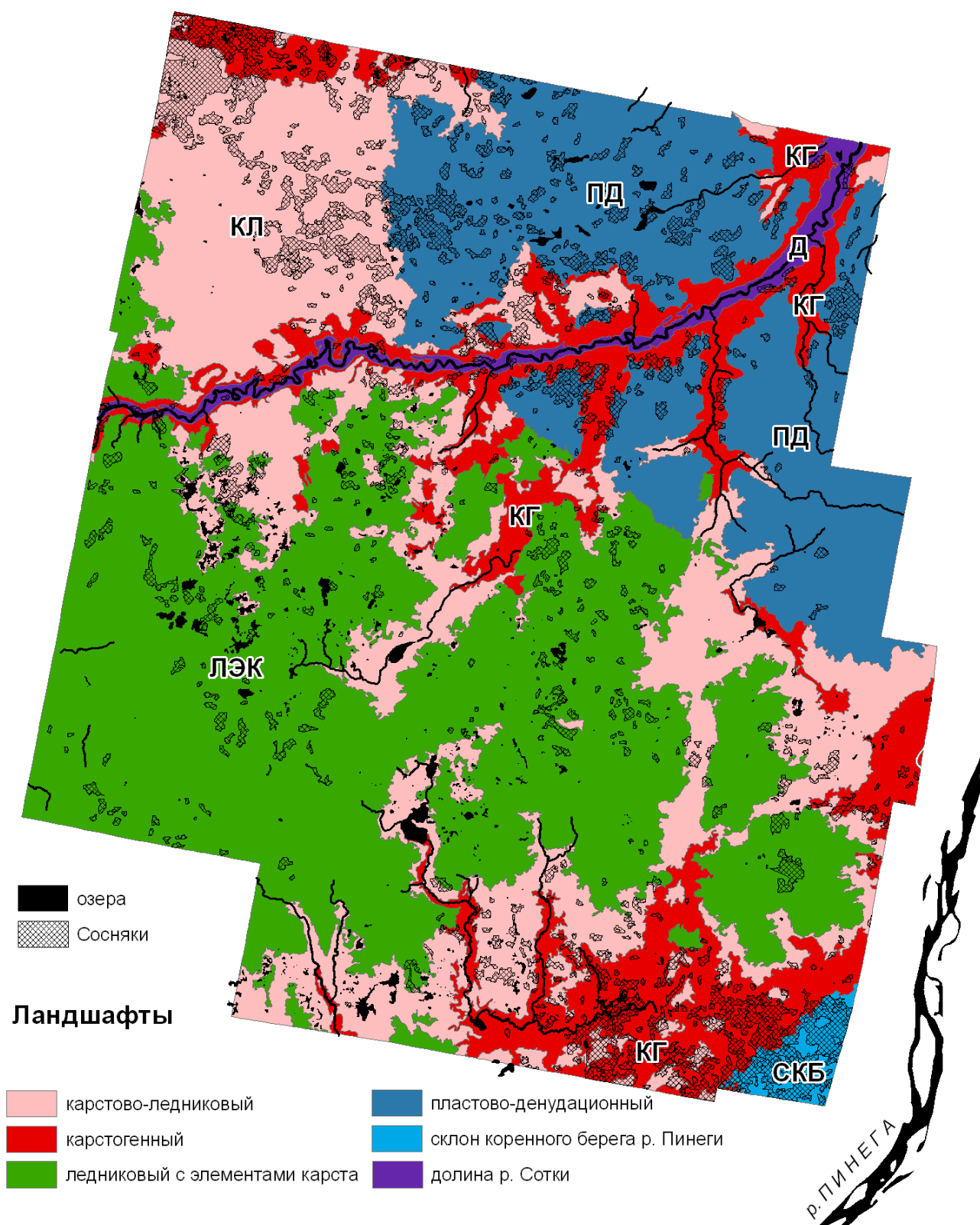


Рис. 7. Распространение сосновых лесов по ландшафтам (сокращенные обозначения названий ландшафтов см. текст).

Fig. 7. Distribution of pine forests along landscapes (abbreviations of the landscapes are in the text).

Следует отметить, что сильно дренированных местообитаний в заповеднике нет. С этим, кстати, может быть связано отсутствие сосняков лишайниковых, которые относительно ши-

роко распространены на севере Архангельской области (Сабуров, 1972; Кучеров, Зверев, 2012). Наиболее «сухие» местообитания заповедника можно квалифицировать как нормально дре-

нированные (Чертов, 1981). К промежуточным между сильно и нормально дренированными можно отнести местообитания, в которых произрастает сосняк бруснично-черничный. Эта ассоциация всегда встречается на вершинах высоких останцов в карстово-ледниковом ландшафте, но по почвенному профилю и типу гумуса от ельников чернично-зеленомошных не отличается. Правда, в напочвенном покрове здесь господство делят черника и брусника (иногда брусника преобладает), а в моховом ярусе в этой ассоциации часто появляются латки кладоний.

Еще одна интересная ассоциация – сосняк воронично-черничный. Она относится к группе ассоциаций сосняки черничные. В большинстве своем ассоциации этой группы занимают нормально дренированные местообитания на водоразделах на иллювиально-железистых почвах разной степени оподзоленности. Местообитания же сосняка воронично-черничного несколько менее дренированы. Их можно назвать психрофильными (в отличие от мезофильных, на которых произрастают сосняки чернично-зеленомошные), хотя формально они все еще относятся к группе нормально дренированных земель (Чертов, 1981). Почвенный профиль под сосняками воронично-черничными всегда с признаками гидроморфизма в минеральной части (оглеенный нижний горизонт **Vg** или наличие иллювиально-гумусового горизонта **Vh**). Органическая часть профиля, однако, не несет признаков гидроморфизма – это грубогумусная подстилка. Видимо, все дело в специфичности условий местообитания. Сосняки воронично-черничные в заповеднике встречаются исключительно либо по окрайкам болот на песчаных гривах, либо на минеральных островах среди болот, поверхность которых возвышается над уровнем болота не более чем на 0.5–1.0 м. В результате здесь образуется психрофильное сообщество из вересковых кустарничков в травяно-кустарничковом ярусе (вороника, голубика, брусника, багульник) и лишайниково-зеленомошным покровом в моховом ярусе. Причем, соотношение лишайников (кладоний) и зеленых мхов (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*) может варьировать в разных соотношениях вплоть до полного доминирования тех или других. Интересно отметить, что за пределами заповедника, в среднем Пинежье, сосняк воронично-черничный – достаточно широко распространен на основной поверхности водоразделов (Кучеров, Чуракова, 2009).

Заключение

В составе сосновых лесов Пинежского заповедника выявлено 7 ассоциаций, относящихся к 3 группам ассоциаций. Среди них наиболее распространены по площади типичные таежные ассоциации сосняк чернично-зеленомошный и сосняк мелкотравно-черничный. Последняя приурочена к склонам карстовых форм рельефа. Сосняк чернично-зеленомошный в данный момент активно замещается ельником чернично-зеленомошным.

Для заповедника характерна довольно редкая ассоциация – сосняк бруснично-черничный, распространенный по вершинам моренных останцов в карстовых ландшафтах небольшими площадями. Еще одна ассоциация, имеющая низкое распространение в заповеднике – сосняк воронично-черничный. Эта ассоциация достаточно широко распространенная на водораздельных пространствах северной тайги, в заповеднике занимает уникальные местоположения – по минеральным островам среди крупных болот и, местами, – по окрайкам болот.

Местообитания, занимаемые ассоциациями сосновых лесов заповедника, образуют неполный экологический ряд как по трофности (олиготрофные и мезоолиготрофные), так и по влажности (отсутствуют сильно дренированные сосняки лишайниковые).

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

Литература

- Дегтева С.В., Железнова Г.В., Пыстина Т.Н., Шубина Т.П. 2001. Ценотическая и флористическая структура лиственных лесов европейского Севера. СПб: Наука. 269 с.
- Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Комаров А.С., Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Островский М.А., Зубкова Е.В., Глухова Е.М., Паленова М.М., Губанов В.С., Грабарник П.Я. 1995. Информационно-аналитическая система для оценки сукцессионного состояния лесных сообществ. Пушино. 51 с.
- Игнатов М.С., Игнатова Е.А. 2004. Флора мхов средней части Европейской России. М.: КМК. 944 с.
- Классификация и диагностика почв СССР. 1977. М.: Колос. 222 с.
- Кутенков С.А., Кузнецов О.Л. 2013. Разнообразие и динамика заболоченных и болотных лесов Европейского Севера России // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. М.: КМК. С. 152–204.
- Кучеров И.Б. 2014. Зеленомошные (черничные) сосняки средней и северной тайги Европейской России:

обзор ценотического разнообразия // Труды Карельского НЦ РАН. № 2. С. 14–26.

- Кучеров И.Б., Зверев А.А. 2012. Лишайниковые сосняки средней и северной тайги Европейской России // Вестник Томского государственного университета. № 3 (19). С. 46–80.
- Кучеров И.Б., Кутенков С.А., Максимов А.И., Максимова Т.А. 2008. Заболоченные сосновые леса заповедника «Кивач» // Ботанический журнал. Т. 93 (4). С. 561–584.
- Кучеров И.Б., Чуракова Е.Ю. 2009. Сравнительная характеристика сосновых и лиственничных лесов карстовых ландшафтов средней Пинеги (Архангельская обл.) // Бюллетень МОИП. Т. 114 (6). С. 24–37.
- Лебедева Н.В., Криволицкий Д.А., Пузаченко Ю.Г., Дьяконов К.Н., Алещенко Г.М., Смуров А.В., Максимов В.В., Тикунов В.С., Огуреева Г.Н., Котова Т.Н. 2002. География и мониторинг биоразнообразия. М.: Изд-во Научного и учебно-методического центра. 432 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 1998. Наука о растительности (история и современное состояние концепций). Уфа: Гилем. 413 с.
- Попов С.Ю. 2016а. Актуализация ландшафтной карты Пинежского заповедника методами многомерного анализа // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 1 (1). С. 11–22.
- Попов С.Ю. 2016б. Растительность еловых лесов Пинежского заповедника // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 1 (2). С. 38–58.
- Попов С.Ю. 2017. Геоботаническая карта Пинежского заповедника // Геоботаническое картографирование (в печати).
- Попов С.Ю., Яковлева А.И. 2008. Растительность ключевого участка Пинежского заповедника // Компоненты экосистем и биоразнообразие карстовых территорий Европейского Севера России. Архангельск. С. 85–122.
- Пучнина Л.В. 2000. Растительность // Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника. Архангельск. С. 78–90.
- Пучнина Л.В. 2008. Сосудистые растения // Компоненты экосистем и биоразнообразие карстовых территорий Европейского Севера России (на примере заповедника «Пинежский»). Архангельск. С. 198–228.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И. 2008. Сосновые леса России. М.: КМК. 289 с.
- Сабуров Д.Н. 1972. Леса Пинеги. Л.: Наука. 173 с.
- Сабуров Д.Н. 1988. Геоботаническая карта Пинежского заповедника. М.: 1:25000. Фонды ГПБЗ «Пинежский»
- Халафян А.А. 2010. Математическая статистика с элементами теории вероятностей. М.: Бином. 491 с.
- Цыганов Д.Н. 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука. 198 с.
- Чертов О.Г. 1981. Экология лесных земель. Л.: Наука. 190 с.
- Шаврина Е.В., Малков В.Н. 2000. Геологическое строение и рельеф // Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника. Архангельск. С. 15–37.
- Шмидт В.М. 1984. Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во Ленинградского университета. 288 с.
- McCune B., Mefford M.J. 2006. PC-ORD. Multivariate analysis of Ecological Data, Version 5. Glenden Beach, Oregon: MjM Software Design. 300 p.

References

- Chertov O.G. 1974. *Identification of humus types in forest soils. Guidelines*. Leningrad: Nauka. 72 p. [In Russian]
- Classification and diagnostic of soils of the USSR. Moscow: Kolos, 1977. 222 p. [In Russian]
- Degteva S.V., Zheleznova G.V., Pystina T.N., Shubin T.P. 2001. *Phytocoenotic and floristic structure of deciduous forests of the European North*. St. Petersburg: Nauka. 269 p. [In Russian]
- Ignatov M.S., Ignatova E.A. 2004. *Flora of mosses of the Middle part of European Russia*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 944 p. [In Russian]
- Khalafyan A.A. 2010. *Mathematical Statistics with elements of the theory of probability*. Moscow: Binom. 491 p. [In Russian]
- Kuchеров I.B. 2014. True moss (Blueberry) pine forests in northern and middle taiga of European Russia: an overview of phytocoenotic diversity. *Transactions of Karelian Research Centre of RAS* 2: 14–26. [In Russian]
- Kuchеров I.B., Churakova E.Yu. 2009. Comparative characteristics of pine and larch forests of karst landscapes of middle Pinega (Arkhangelsk region). *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series* 6 (114): 24–37. [In Russian]
- Kuchеров I.B., Kutenkov S.A., Maksimov A.I., Maksimova T.A. 2008. Waterlogged pine forests of the reserve «Kivach» *Botanicheskiy Zhurnal* 9 (4): 561–584. [In Russian]
- Kuchеров I.B., Zverev A.A. 2012. Lichen pine forests of central and northern taiga of European Russia. *Vestnik of the Tomsk State University* 3 (19): 46–80. [In Russian]
- Kutenkov S.A., Kuznetsov O.L. 2013. Diversity and dynamics of wetland and boggy forests of the Russian European North. In: *Diversity and dynamics of forest ecosystem of Russia*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. P. 152–204. [In Russian]
- Lebedeva N.V., Krivolutski D.A., Puzachenko Yu.G., Diakonov K.N., Aleshchenko G.M., Smurov A.V., Maksimov V.V., Tikunov V.S., Ogureeva G.N., Kotova T.N. 2002. *Geography and monitoring of biodiversity*. Moscow: Publisher of Scientific and Education-Methodical Centre. 432 p. [In Russian]
- McCune B., Mefford M.J. 2006. *PC-ORD. Multivariate analysis of Ecological Data, Version 5*. Glenden Beach, Oregon: MjM Software Design. 300 p. [In Russian]
- Mirkin B.M., Naumova L.G. 1998. *Vegetation Science (history and current status of concepts)*. Ufa: Gilem. 413 p. [In Russian]
- Popov S.Yu. 2016a. Updated landscape map of the Pinega State Reserve. *Nature Conservation Research* 1 (1): 11–22. [In Russian]
- Popov S.Yu. 2016b. The vegetation of spruce forests in the Pinega State Reserve. *Nature Conservation Research* 1(2): 38–58. [In Russian]
- Popov S.Yu. 2017. Geobotanical map of Pinega Reserve. In: *Geobotanical mapping* (in press). [In Russian]
- Popov S.Yu., Yakovleva A.I. 2008. Vegetation of key plot of the Pinega State Reserve. In: *Ecosystem components and biodiversity of karst areas of the European North of Russia*. Arkhangelsk, P. 85–122. [In Russian]

- Puchnina L.V. 2000. Vegetation. In: *Structure and dynamics of nature components of the Pinega State Reserve*. Arkhangelsk. P. 78–90. [In Russian]
- Puchnina L.V. 2008. Vascular plants. In: *Ecosystem components and biodiversity of karst areas of the European North of Russia*. Arkhangelsk. P. 198–228. [In Russian]
- Rysin L.P., Savelieva L.I. 2008. *Pine forests of Russia*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 289 p. [In Russian]
- Saburov D.N. 1972. *Forests of Pinega*. Leningrad: Nauka. 173 p. [In Russian]
- Saburov D.N. 1988. Geobotanical map of the Pinega State Reserve. Scale: 1:25000. Funds of the Pinega State Reserve. [In Russian]
- Shavrina E.V., Malkov V.N. 2000. Geological structure and relief. In: *Structure and dynamics of nature components of the Pinega State Reserve*. Arkhangelsk. P. 15–37. [In Russian]
- Shmidt V.M. 1984. *Mathematical methods in botany*. Leningrad: Publisher of the Leningrad University. 288 p. [In Russian]
- Tsyganov D.N. 1983. *Phytoindication environmental mode in the subzone of coniferous and deciduous forests*. Moscow: Nauka. 198 p. [In Russian]
- Zaugolnova L.B., Khanin L.G., Komarov A.S., Smirnova O.V., Popadyuk R.V., Ostrovskiy M.A., Zubkov E.V., Glukhov E.M., Palenova M.M., Gubanov V.S., Grabarnik P.Ya. 1995. The information-analytical system for assessing the successional state of forest communities. Pushchino. 51 p. [In Russian]

STRUCTURE AND FEATURES OF SPATIAL DISTRIBUTION OF PINE FORESTS IN THE PINEGA STATE NATURE RESERVE

Sergey Yu. Popov

Lomonosov Moscow State University, Russia

e-mail: s_yu_popov@rambler.ru

The Pinega State Nature Reserve (Russia) is located in the Arkhangelsk region in the northern taiga subzone. Pine forests cover less than 10% of the reserve area. The vegetation of this forest is classified based on 83 phytosociological relevés. It reveals 7 associations, which represent 3 groups of associations. Detailed characteristics of these syntaxa (including analysis of their biodiversity) is provided. The revealed syntaxa well differs in species composition. Under the environmental conditions (moisture, nutrition, nitrogen availability and acidity), they are divided into two large groups. Associations as *Pinetum sphagnosum* and *Pinetum empetroso-myrtillosum* have the smallest number of species, whereas *Pinetum polytrichosum* and *Pinetum myrtilloso-hylocomiosum* are the richest in species number. Habitats occupied by associations of pine forests in the Reserve form an incomplete ecological series in relation to both trophicity and humidity. Pine forests associations were much more spread in the past and evenly throughout the Reserve. They are now confined mainly to landscapes with karst landforms.

Key words: association, group of associations, non-metric scaling, pine forests, species diversity, species richness.