

УДК 581.526.426.2 (470.1)  
doi: 10.17223/19988591/19/4

И.Б. Кучеров<sup>1</sup>, А.А. Зверев<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург)

<sup>2</sup>Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

## ЛИШАЙНИКОВЫЕ СОСНЯКИ СРЕДНЕЙ И СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

Методом доминантно-флористической классификации выделено 9 синтаксонов лишайниковых сосновых лесов, произрастающих в средней и северной тайге Европейской России – 2 ассоциации с 5 субассоциациями и 8 вариантами. Проанализированы географическое распространение выделенных синтаксонов, их флористическая специфика, зонально-климатическая и топоэдафическая приуроченность.

**Ключевые слова:** *Pinus sylvestris*; сосняки лишайниковые; северная тайга; средняя тайга; Европейская Россия; классификация растительности.

Сосновые (из *Pinus sylvestris*) леса с покровом кустистых лишайников из рода *Cladina* – характерная группа ассоциаций лесов Северной Евразии. Она свойственна наиболее сухим местообитаниям, где сосна с ее глубокой корневой системой является наиболее конкурентоспособной из всех видов деревьев. Сообщества особенно обычны в регионах с умеренно континентальным климатом, где сухая почва может сочетаться с высокой влажностью приземного воздуха, и в напочвенном покрове сухих песчаных либо скальных экотопов наиболее конкурентоспособными оказываются пойкилогидридные растения.

Площадь, занятая лишайниковыми сосняками, варьирует в зависимости от площади таких экотопов. По данным лесоустройства, она составляет в Мурманской области 15%, в северной тайге Архангельской области и в Республике Коми 15–17% от общей площади сосновых лесов, тогда как в Карелии – лишь 4% в северной и 2% в средней тайге [1, 2]. Близкие цифры приводятся и для южной тайги Ленинградской области: 2% от лесопокрытой площади и 4% от площади сосняков [3]. С учетом скальных сосняков А.Н. Громцев [4] приводит для Карелии другие цифры: 1–6% лесопокрытой площади для средне- и от 5–8 до 25–50% для северотаежных ландшафтов различных типов. В северной и средней тайге Западной Сибири на лишайниковые боры приходится 30% от площади сосновых лесов [5].

Для лишайниковых сосняков, наряду с брусничными, характерно подпоговое возобновление сосны, в различной мере успешное в зависимости от зональных и секторальных особенностей климата. Леса данного типа можно считать условно коренными, а при использовании синдинамической терминологии – топоэдафическими климаксами, хотя отчасти также и циклическими

пирогенными субклимаксами. Все сообщества лишайниковых сосняков формируются под действием регулярных низовых пожаров, на сухих экотопах, нередко естественных. При пожаре лишайники выгорают полностью, тогда как у некоторых видов кустарничков и трав подземные органы возобновления переживают пожар [6–8]. Соотношения обилий конкретных видов лишайников и кустарничков зависят от стадии восстановительной сукцессии и интенсивности последнего пожара. Однако скорость сукцессии, а отчасти и сам набор видов, контролируется зональными условиями, а характер терминальной стадии – инсоляцией напочвенного покрова, влияющей на его влажность. В мерзлотных районах ход смены усложняется из-за взаимодействия пирогенных и криогенных факторов, и она перестает быть циклической [9].

Один из типов восстановительной смены в лишайниковом покрове протекает при разреженном древостое с сомкнутостью полога до 0,4–0,5, что особенно характерно для северной тайги. При этом пионерные виды бокальчатых и шиловидных кладоний (*Cladonia deformis*, *C. crispata*, *C. coccifera* s.l., *C. gracilis*, *C. cervicornis* subsp. *verticillata* и др.) сменяются кустистыми *Cladina arbuscula* s.l. и *C. rangiferina*. В микропонижениях последним сопутствует зеленый мох *Pleurozium schreberi*. На завершающей стадии смены доминирование переходит к *C. stellaris*, однако все виды начальных и промежуточных этапов смены сохраняются в составе лишайникового ковра в малом обилии [7, 10–15]. Через подобные стадии серия нередко проходит и в средней тайге, в Европейской России – в основном в восточной части подзоны (см. ниже). Сходный характер смены наблюдается в редкостойных лишайниковых ельниках из *Picea mariana* в северной тайге Канады [16, 17], а также при эпиксильных сукцессиях обрастания сосновых пней в зонально более южных районах Атлантической Европы, где сукцессия сильно ускоряется [18, 19]. Видимо, аналогичные процессы протекают и при формировании «висячих» ковров из кустистых лишайников на безлесных скалах в таежной зоне.

Характер терминальной стадии смены при разреженном древостое обусловлен экофизиологией участвующих в ней лишайников. У *Cladina stellaris* фотосинтез начинается при 10%, а оптимум нетто-продукции достигается при 30–50% влажности слоевища [16]. В то же время у *C. rangiferina* s.l. при влажности слоевища менее 50% ассимиляции не происходит, а оптимум нетто-продукции характерен для 150–200% влажности [20]. При этом слоевища *C. stellaris* наиболее эффективно, по сравнению с другими видами *Cladonia* s.l., препятствуют испарению почвенной влаги. В мощно развитом ковре этого вида на глубине 5 см от поверхности постоянно сохраняются оптимальные 50% обводненности [21]. Однако этот вид не выдерживает резких колебаний влажности, характерных для обнаженной почвы, и регулярного полного иссушения, к которому адаптированы многие виды столбчатых и трубчатых кладоний, арктических лишайников, а также *Cladina rangiferina*. Последний вид тяготеет к более сухим, нежели *C. stellaris*, микроэкотопам. К ним же приурочено

поселение кустарничков (в Канаде – *Ledum groenlandicum*), которые в дальнейшем препятствуют росту *C. stellaris*, но благоприятствуют *C. rangiferina* [17].

При сомкнутости древостоя 0,5–0,6 поддерживается более высокая влажность поверхностных слоев почвы, что усиливает конкурентоспособность *Pleurozium schreberi*; одновременно *Cladina stellaris* начинает испытывать световой дефицит. В результате на заключительной стадии смены господствуют *C. rangiferina* и *C. arbuscula* с выраженной примесью *Pleurozium schreberi*, что с различной степенью частоты (особенно часто в Карелии) отмечается в средней тайге и повсеместно – в южной [22].

При сомкнутости 0,7 и выше наблюдаются уже сосняки-брусничники – лишайниково-зеленомошные в северной и средней тайге [23–27] и зеленомошные в южной [28]. Однако после верхового пожара южнотаежный брусничник, видимо, также может сформироваться лишь через промежуточную стадию лишайникового сосняка.

Цель данной статьи – выявить разнообразие сообществ лишайниковых сосняков средней и северной тайги Европейской России, оценить распространение выявленных синтаксонов, их зонально-климатическую и топоэдафическую приуроченность. В основу работы положено 211 описаний лишайниковых сосновых лесов и редколесий, собранных авторами в 1996–2008 гг. либо опубликованных в литературе. Классификация растительности выполнена с использованием программы IBIS 6.2 [29] и доминантно-флористического метода, предполагающего уточнение объема синтаксонов, выделенных по доминантам, с помощью детерминантных групп экологически близких видов [30]. Ранее сходным образом нами обработана формация лиственничников Европейского Северо-Востока, включая предтундровые редколесья [31]. Синтаксоны сведены в фитоценотическую таблицу (см. таблицу). Номенклатура сосудистых растений дана по С.К. Черепанову [32], листостебельных мхов – по М.С. Игнатову и О.М. Афониной [33], печеночных мхов – по Н.А. Константиновой и др. [34], лишайников – по О. Vitikainen et al. [35]. Экологическая характеристика диагностических групп видов основана на индикационных шкалах Л.Г. Раменского [36] и В.Д. Лопатина [37] для Европейской России, И.А. Цаценкина [38] – для Сибири. Данные о типах ареалов сосудистых растений приводятся с учетом их распространения по всему Северному полушарию [39]. Границы подзон тайги в Европейской России приняты по В.Д. Александровой и Т.К. Юрковской [40].

Константными детерминантами всей группы ассоциаций лишайниковых сосняков выступают *Arctostaphylos uva-ursi*, а также раннесукцессионные виды кладоний – *Cladonia gracilis* s.l., *C. coccifera* s.l., *C. crispata* и др., произрастающие эпигейно. Это отличает лишайниковые сосняки от брусничных лишайниково-зеленомошных, где *C. gracilis*, *C. deformis*, *C. coccifera*, *C. crispata* и *C. cenotea* растут лишь на приствольных повышениях сосны. Другой отличительный признак – редкость *Hylocomium splendens*, постоянного компонента моховой синузии в сосняках-брусничниках [27]. Еще

более специфичны зеленомошные боры-брусничники южной тайги с характерным набором сопутствующих видов трав и кустарничков (*Pilosella officinarum*, *Antennaria dioica*, *Pyrola chlorantha*, *Achyrophorus maculatus* и др.) при многократно сниженной роли лишайников [28]. Видами, относительно постоянными как в лишайниковых, так и в брусничных сосняках, но отсутствующими в зеленомошных сосняках-черничниках, являются *Cladonia uncialis*, *Cetraria islandica*, *Polytrichum juniperinum*, заполняющие участки локальных нарушений в напочвенном покрове.

Следует учесть, что при классификации лишайниковых сосняков может быть принят ряд альтернативных решений. Так, скальные сосняки могут быть рассмотрены как субассоциации соответствующих зональных ассоциаций (см. ниже) либо как эдафические варианты единой ассоциации [41], либо выделены в особую ассоциацию [42, 43], либо даже полностью включены в ассоциацию северотаежных сосняков. Сами зональные ассоциации – среднетаежная лишайниковая и северотаежная воронично-лишайниковая (см. ниже) – могут быть выделены в ранге субассоциаций [27] либо климатических вариантов [41] одной ассоциации, либо даже не выделяться вовсе [13, 44]; в случае их выделения критерии последнего могут быть различны [22].

**Cladino-Pinetum** (P.) – **сосняк лишайниковый** (№ 1–3; см. таблицу). Преимущественно средне-, отчасти также южнотаежная ассоциация, хотя может быть встречена и в южной полосе подзоны северной тайги. Дифференциация от северотаежных воронично-лишайниковых сосняков негативная – по отсутствию гипоарктических кустарничков, а также *Dicranum fuscescens* s.l. Представлена 2 субассоциациями, сообщества которых приурочены соответственно к пескам либо выходам коренных скальных пород.

**Subass. typicum** (№ 1–2; см. таблицу). На территории Русской равнины встречается на песках (очень редко также на супесях) флювиогляциальных равнин, боровых речных террас, по склонам песчаных холмов и древнеаллювиальных грив. В Карелии отмечается реже, приурочена к вершинам песчаных озовых гряд и камовых холмов. На юго-западе Карелии отмечена на маломощных подзолах поверх ультраосновных пород [45]. Отсутствует в районе распространения карбонатной морены в Вологодской области и на юго-западе Архангельской области [46, 47], однако в окрестностях Кулогорского плато на севере Архангельской области может развиваться и на промывных карбонатных песках, а в карстовых ландшафтах верховьев Кулоя обычна на песках, подстилаемых гипсами. Почвы малогумусные [48] со слабо развитой однослойной подстилкой толщиной до 2 см.

Сомкнутость 1-го яруса соснового древостоя (различной высоты в зависимости от региона) – 0,4–0,5, 2-го яруса (высотой 9–10 м) – 0,1 (от 0,05 до 0,4 в зависимости от изреженности 1-го яруса выборочными рубками). Примесь других древесных видов (*Picea abies* s.l., *Betula pubescens*) в составе древостоя единична. Сосна успешно возобновляется под собственным пологом; подрост может быть как распределенным диффузно, так и растущим куртинами.





Продолжение таблицы

<i>B. pendula</i>	b	8	18	45	15	1	33	5	—	25	33
<i>Salix caprea</i> s.l.	b	3	5	36	3	—	22	7	—	39	56
<i>Populus tremula</i>	b	—	1	27	8	1	39	2	—	18	33
<i>Sorbus aucuparia</i> s.l.	b	—	9	82	—	—	22	—	—	25	56
<i>Larix sibirica</i>	b	—	18	—	3	—	17	—	33	—	—
<i>Rosa acicularis</i>	b	3	9	27	—	—	6	—	—	—	—
<i>Betula nana</i>	b	—	—	—	3	—	—	2	3	33	—
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	c	6	7	14	9	11	100	9	8	100	6
<i>V. myrtillus</i>	c	36	1	3	5	7	78	5	4	100	2
<i>Pinus sylvestris</i>	c	2	94	55	1	1	44	25	—	—	78
<i>Picea abies</i> s.l.	c	11	5	45	23	—	28	11	—	39	44
<i>Melampyrum pratense</i>	c	—	9	2	5	5	11	5	—	18	—
<i>Carex ericetorum</i>	c	39	9	9	3	—	28	—	—	—	—
<i>Betula pubescens</i> s.l.	c	—	—	—	10	—	—	9	—	39	11
<i>Solidago virgaurea</i> s.l.	c	8	9	—	13	—	17	16	—	7	33
<i>Antennaria dioica</i>	c	8	23	9	8	1	17	5	1	33	—
<i>Betula pendula</i>	c	—	—	36	3	—	6	—	—	14	11
<i>Festuca rubra</i>	c	—	5	—	3	—	—	—	4	67	—
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	c	—	—	36	—	—	—	—	—	—	—
<i>Hierochloë alpina</i>	c	—	—	—	—	—	—	—	1	33	—
<i>Cladina arbuscula</i> s.l.	d	30	100	20	20	21	94	20	18	100	11
<i>C. rangiferina</i> s.l.	d	22	100	20	91	19	100	21	4	93	6
<i>C. stellaris</i>	d	22	89	22	86	3	94	27	10	100	2
<i>Pleurozium schreberi</i>	d	3	72	4	73	29	83	6	1	33	4
<i>Dicranum polysetum</i>	d	1	47	1	18	1	39	11	—	21	22
<i>Cetraria ericetorum</i>	d	39	5	—	11	—	11	7	—	7	—
<i>Peltigera aphthosa</i> s.l.	d	—	9	18	3	—	11	16	—	21	22
<i>Cladonia macroceras</i>	d	3	—	55	—	—	—	11	—	18	1
<i>Cladonia chlorophaea</i> s.l.	d	19	—	18	13	—	—	11	—	4	11

Окончание таблицы

	d	—	18	8	—	9	—	25	11
<i>Hyalosomium splendens</i>	r	—	45	—	—	—	—	2	78
<i>Arctoparmelia centrifuga</i> s.l.	r	—	27	—	—	—	—	29	130
Эпилитные накипные лишайники	r	—	45	—	—	—	—	25	178
<i>Andreaea terestris</i>	r	—	36	—	—	—	—	25	156
<i>Umbilicaria</i> spp.	r	—	27	—	—	—	—	7	144
<i>Parmelia saxatilis</i>	r	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Melanella hepaticum</i>	r	—	—	—	—	—	—	4	233

  

Сомкнутость крон / проективное покрытие (%) и высота (м) ярусов:																			
— 1-го яруса древостоя	a1	0,4	19	0,5	12	0,2	17	0,3	16	0,5	13	0,3	13	0,2	9	0,3	10	0,1	9
— 2-го яруса древостоя	a2	0,1	9	0,1	10	0,1	7	0,1	11	0,1	11	0,1	6	—	—	0,2	5	0,1	?
— подроста и подлеска	b	10	1,9	10	1,3	10	1,4	20	2,3	10	1,6	10	2,5	30	?	10	1,5	5	0,6
— травяно-кустарничкового	c	15	15	15	15	30	35	35	25	25	25	45	55	55	55	50	50	40	40
— мохово-лишайникового	d, r	90	85	85	85	95	90	90	90	90	85	85	75	75	75	85	85	75	75
Бонитет древостоя		III	III-IV	IV-V	IV	Va	Va	V	V	V	Va	Va							
Мощность подстилки, см		2	3	3	3	3	2	3	3	3	3	7	?	?	7	7	7	2	2
Число описаний ( $\Sigma = 211$ )		36	22	22	22	11	40	18	44	44	44	28	3	3	28	28	28	9	9

**Примечание.** Синтаксоны: 1-3 – Cladino – Pinetum: 1 – var. *Calluna vulgaris*, 2 – var. *typicum*; 3 – subass. *polytrichetosum*; 4-9 – Empetro – Cladino – Pinetum: 4-5 – subass. *typicum*; 4 – var. *Calluna vulgaris*, 5 – var. *typicum*; 6-7 – subass. *betuletosum szegeranovii*; 6 – var. *Calluna vulgaris*, 7 – var. *typicum*; 8-9 – subass. *arctoparmelietosum*: 8 – var. *typicum*, 9 – var. *Arctostaphylos uva-ursi*. Ярусы: a1 и a2 – 1-й и 2-й ярусы древостоя, b – подрост и подлесок, c – травяно-кустарничковый, d – эпигейный мохово-лишайниковый, r – эпилитные лишайники и мохообразные. Для видов приводятся: в левой части колонок – среднее проективное покрытие, в правой – постоянство, при характеристике древостоя – средние сомкнутость крон и высота. Виды в пределах детерминантных групп по ярусам расположены в порядке убывания встречаемости во всем массиве описаний таблицы. Детерминантные группы видов выделены полужирной рамкой и серым фоном. Исключены виды со встречаемостью менее 20% хотя бы в одном из синтаксонов, эпилитные лишайники и мохообразные.

Его проективное покрытие (ПП) составляет от 1–2 до 30 (70)%, в среднем (СПП) 10%. Лишь иногда подрост отсутствует вследствие недавнего низового пожара, приведшего к его гибели. Подрост ели и березы нехарактерен; подлеска нет. Покрытие травяно-кустарничкового яруса сильно варьирует, в среднем составляя около 15%. Постоянными компонентами яруса являются всходы сосны (СПП 1–2%), *Vaccinium vitis-idaea* (СПП 5%) и (несколько реже) *V. myrtillus* (СПП 1%); в западном варианте обычен *Calluna vulgaris*. Гипоарктические кустарнички (*Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*) отсутствуют либо нетипичны.

В сомкнутом (ПП 85–95%) мохово-лишайниковом ковре согосподствуют *Cladina arbuscula* s.l. (5–60, в среднем 20–30%), *C. rangiferina* и *C. stellaris* (ПП соответственно 1–50 и 0–75%, СПП по 20%). При значительной давности последнего пожара покрытие *C. stellaris* возрастает. Более чем в половине вычегодских и верхнепечорских описаний оно достигает 40–50%, а в северной тайге верховьев Кулой и Средней Печоры – 60–80%. В северной тайге Костомукшского заповедника (Средняя Карелия) наблюдались протяженные участки боров (судя по набору видов кустарничков именно данного типа) с почти 100% покрытием *C. stellaris*. В лишайниковых сосняках средней тайги Карелии, однако, мы не видели сообществ с покрытием данного вида свыше 5%.

В качестве сопутствующих видов выступают мох *Pleurozium schreberi* (ПП от 1–3 до 10–15%, СПП 5%) и малообильные раннесукцессионные виды *Cladonia*. Дифференциальные виды – псаммофиты, свойственные также северотаежным воронично-лишайниковым борам на песках, но редкие на скалах: *Diphasiastrum complanatum*, *Cladonia deformis*, *Polytrichum piliferum*. Выделяются 2 варианта – западный и восточный.

**Var. *Calluna vulgaris*** (№ 1; см. таблицу). Прибалтийско-южнофенно-скандско-двинско-мезенский, в южной тайге – почти паневропейский вариант. Высота 1-го яруса древостоя 19 (14–21) м. Бонитет III. Средняя высота подроста около 2 м. Покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет от 3–4 до 50–60% в зависимости от обилия *Calluna vulgaris*, основного доминанта данного яруса (от 2–3 до 55%). Намного менее обильны *Vaccinium vitis-idaea* (до 15, в среднем 5%) и *V. myrtillus*. На боровых террасах р. Вычегды большого обилия (до 25%) достигает *Festuca ovina* (СПП лишь 1%). В числе сопутствующих видов мохово-лишайникового яруса выделяется *Cladonia uncialis* (постоянство около 90%; ПП 5%). Дифференциальные виды – *Calluna vulgaris*, *Festuca ovina*, *Cladonia cornuta*. Эти виды также свойственны западным вариантам всех субассоциаций северотаежного синтаксона *Empetro-Cladino-P.*, а кроме того – скальным соснякам (см. ниже).

Наибольшее число описаний этого варианта сделано нами на боровых террасах в нижнем течении р. Вычегды и в верховьях р. Кулой. Из обеих местностей такие сообщества описаны и ранее, соответственно С.С. Архиповым [49] и Д.Н. Сабуровым [50], как *P. cladinosum*. Отдельные описания

выполнены в низовьях р. Онеги. Сосновый молодняк с покровом лишайников, сформировавшийся после верхового пожара, отмечен и в заповеднике «Кивач» в Заонежской Карелии (*Cladino-P. tyricum* [27]). В литературе леса данного типа ранее неоднократно приводились из Южной Карелии (*P. cladinosum* [24, 26, 51]). В Средней Карелии они были описаны В.И. Рутковским [52] в Кемском крае (*P. callunosum*), затем О.В. Морозовой и В.Н. Коротковым [53] в Костомукшском заповеднике (*Cladonio-P. boreale* (Caj. 1921) K.-Lund 1967). Отмечались они и в южной тайге Ленинградской области (*P. cladinosum purum* [54], «сосняки ягельные» [55], *P. cladinosum* и *P. callunoso-cladinosum* [56]). Столь же обычны леса данного типа в Финляндии (*Cladina*-Тип [57–61]), где разработано их детальное подразделение по типам местообитаний [62], а также в Скандинавии (*Pinus sylvestris*-*Cladonia* spp.-тип [63]).

Если в северной и средней тайге леса данного типа распространены на восток до Мезени и низовий Вычегды, то в южной тайге их ареал расширяется на восток до Сысолы и Северного Прикамья, а наиболее восточные местонахождения отмечены в Притоболье [22, 64]. В южном направлении синтаксон распространен до лесостепи [1, 2, 65, 66], в западном – до песчаных равнин Польши и востока Германии [67–69].

В.И. Василевич [22] синонимизирует рассматриваемый тип с ассоциацией *Cladonio rangiferinae*-*P. Juraszek* 1927, первоначально описанной к востоку от Варшавы, и противопоставляет ее северотаежной ассоциации *Cladonio stellaris*-*P.* Будучи согласны с таким разграничением синтаксонов по зональному принципу, мы не можем принять предложенные названия ассоциаций. Во многих районах средней тайги северо-востока Европейской России сукцессия в напочвенном покрове сосняков завершается господством *Cladina stellaris* точно так же, как и в северной тайге, во многом в зависимости от сомкнутости древесного полога, хотя среднее покрытие *C. stellaris*, действительно, увеличивается к северу и северо-востоку. Более очевидный критерий разграничения синтаксонов – наличие и высокое обилие гипоарктических видов в кустарничковом ярусе, что повсеместно наблюдается в северной тайге, но почти никогда – в средней.

Мы не выделяем в качестве особого синтаксона сосняк вересковый (*P. callunosum*). Недолговременная (до 40 лет) стадия с увеличением обилия *Calluna vulgaris* может наблюдаться в сосняках самых разных типов, от лишайниковых до черничных, на ранних этапах их послепожарного восстановления [1, 10, 11, 23, 24, 26, 54, 65]. Причиной тому является наибольшая, по сравнению с другими видами, активность семенного возобновления вереска на свежих горях [7]. Однако для этой стадии невозможно выделить присущий именно ей набор детерминантов с выраженной экологической спецификой [27]. *Calluna*-тип А. Сајандер [57] не соотносится с сосняками-верещатниками российской традиции и в условиях конкретных подзон может соответствовать либо северотаежным соснякам воронично-брусничным [63], либо среднетаежным брусничникам [58].

Лишайниковые сосняки южной тайги Европейской России могут обогащаться южноборовыми (*Koeleria grandis*, *Silene chlorantha*, *Gypsophila fastigiata*, *Dianthus arenarius*, *Viola rupestris* s.l., *Jasione montana*) и лесостепными (*Koeleria glauca*, *Pulsatilla patens*, *Veronica spicata*, *Thymus serpyllum*) мезоксерофитами. Обе группы видов увеличивают свое обилие после нарушений, а в малонарушенном бору сохраняются вдоль дорог как «заполнители мелких регулярных пустот» [70] в лишайниковом ковре. Такие сообщества описаны как сосняки сухотравные (*Dianthus arenarii*-Р. [71]). Они хорошо известны из южной тайги Северо-Запада России (Р. sicco-herboso-cladinosum [24]; Р. sicco-herbosum [55]), в том числе из среднего течения р. Луги в Ленинградской области (Р. herboso-cladinosum [54], «Р. callunosum» [72]), Невельского и Гдовского районов Псковской области (Р. xeroherboso-cladinosum [56]). Единично такие сообщества (обогащенные *Koeleria grandis*, *Astragalus arenarius*, *A. danicus*, *Thymus serpyllum*) отмечались нами и в северной тайге Архангельской области, в верховьях Кулоя. Из-за малого объема материала мы не выделяем их в отдельный синтаксон.

В.И. Василевич [22] считает, что в Европе сухотравные сосняки присущи лишь южной тайге, тогда как в подзоне хвойно-широколиственных лесов и в лесостепи представлены собственно лишайниковые, относимые им к ассоциации *Cladonio rangiferinae*-Р. (см. выше). Собственных данных по этому вопросу у нас нет.

**Var. typicum** (№ 2; см. таблицу). Тимано-печорско-уральско-среднесибирский дизъюнктивно распространенный восточный вариант. Высота древостоя колеблется от 8–9 до 15–16, в среднем снижаясь до 12 м. Бонитет III–IV. Снижение высоты древостоя обусловлено разными причинами: в бассейне р. Печоры – замедлением хода роста сосны в более холодном местном климате, в бассейне Вычегды и в Пермском крае – скорее попаданием в выборку более молодых лесов и влиянием рубок. Покрытие подроста сосны снижается до 5%, средняя высота – до 1,3 м. Покрытие травяно-кустарничкового яруса не более 30%. В отсутствие *Calluna vulgaris* самым обильным видом становится *Vaccinium vitis-idaea* (до 25%); на 2-м месте – *V. myrtillus* (до 10%). Более активные позиции занимают также *Calamagrostis epigeios* и *Chamaenerion angustifolium* (дифференциальные виды всех восточных вариантов лишайниковых сосняков на песках) и *Arctostaphylos uva-ursi*. Последние 3 вида распространяются по гари лишь семенным путем [7]. Прорастание *Calamagrostis epigeios* в лишайниковых сосняках – характерная черта Предуралья, еще более выраженная в ленточных борах Зауралья и юга Западной Сибири [73, 74] и обусловленная сочетанием анемохории и пожароустойчивости узлов кушения у данного вида [8]. *Arctostaphylos uva-ursi* усиливает свои позиции с ростом континентальности климата, что заметно на южных склонах Денежкина Камня и Конжаковского Камня и побуждает К.К. Полуяхтова [75] выделить соответствующие леса в особый «лишайниково-толокнянковый тип бора». В мохово-лишайниковом ярусе вдвое (до

45%) падает постоянство *Cladonia uncialis*. Иногда резко (до 40–50%) растёт покрытие *Pleurozium schreberi*, хотя по остальным признакам сообщества тяготеют к лишайниковому, а не к брусничному типу. Среди сопутствующих видов яруса умеренно (по 1–2%) обильны *Cladonia gracilis* и *C. coccifera*. Незначительно возрастают мощность (до 3 см) и связность лесной подстилки; почва переходная между малогумусной и сухой грубогумусной [48].

Леса данного синтаксона описаны нами на боровой террасе верхней Печоры в равнинной части Печоро-Илычского заповедника (где они ранее изучены А.А. Корчагиным [25]: *P. cladinoso-vaccinosum*, *P. cladinosum purum*) и на левом берегу р. Велью в бассейне Средней Печоры. Из литературы описания их известны из среднетаежных верховий р. Мезени (*P. vaccinoso-cladinosum* [6]), с Тиманского кряжа по коренным берегам р. Ухты (*P. cladovaccinosum boreale* [76], *P. cladinoso-vaccinosum* [77]), из верховий Вычегды, в том числе по берегам р. Нем и руч. Гуркес-йоль (*P. cladinosum* [78]), на Верхней Печоре и из района печорской «трубы» (*P. cladovaccinosum boreale* [76]), из низовий р. Илыч, в том числе на древней песчаной террасе близ р. Морт-Юр [79], а также из нижнего течения р. Тимшер в северной части Пермской области (*P. cladinosum* [80]). Данный тип также приводится как широко распространенный по всей Республике Коми (*P. vaccinoso-cladinosum* [81, 82]), однако, видимо, не заходит в южную тайгу Предуралья [22].

Восточная граница сплошного распространения синтаксона, вероятно, проходит в среднетаежном Зауралье. К.К. Полуяхтов [75] приводит лишайниковые сосняки для боровых террас рек Зауралья (небольшими участками среди сосняков-брусничников), для дренированных вершин увалов и для грив на боровых террасах рек Тавды, Пельма, Сосьвы, Туры и Пышмы. В то же время К.Н. Игошина [83] для восточного макросклона Северного Урала приводит лишь лишайниковые боры с гипоарктическими кустарничками, относимые нами к северотаежной ассоциации *Empetro-Cladino-P.* (см. ниже). Довольно сложную картину контакта обоих синтаксонов – северо- и среднетаежного – прослеживает Б.П. Колесников [84] на восточном макросклоне Северного Урала и в Зауралье в пределах Свердловской области. На покатых щебнистых склонах горных террас в северной тайге им отмечены «сосняки бруснично-лишайниковые», флористически близкие к среднетаежным печорским, однако скорее к брусничному, чем к лишайниковому типу, с пятнистым ковром из кладин и *Pleurozium schreberi*. В то же время в северотаежном Зауралье наблюдается лишь северотаежный синтаксон с *Empetrum hermaphroditum* и *Vaccinium uliginosum*. Однако не только северотаежные «кустарничково-лишайниковые», но и среднетаежные лишайниковые сосняки встречаются в северной тайге Приобья (эффект проникновения более южного синтаксона на север в пойме крупной реки). В среднетаежном Приобье и средней тайге предгорий Зауралья отмечены только «типичные» среднетаежные лишайниковые сосняки, очень близкие к печорским, но на Западно-Сибирскую равнину они уже не проникают. На юге Среднего Урала

в качестве самого сухого типа К.Н. Игошина [83] приводит уже не лишайниковый, а бруснично-зеленомошный сосняк, по мере смещения к югу претерпевающий все большее остепнение. В южнотаежном Зауралье развиты остепненные лишайниковые боры [84], по флористическому составу относящиеся уже к иным синтаксонам, нежели таежные; остепнение вызвано уже не эдафическими нарушениями, а нарастанием континентальности.

В то же время, по данным Г.В. Крылова [5], до 30% площади сосняков севера Западной Сибири приходится именно на лишайниковый тип. Наиболее обычны эти леса в «сосново-березово-темнохвойной» подзоне равнинных лесов, соответствующей средней тайге, но встречаются и севернее, на гривах водоразделов либо по берегам рек. Несмотря на общность доминантов, мы полагаем, что здесь имеет место не европейский синтаксон, а замещающий его западно-сибирский аналог. В травяно-кустарничковом ярусе этих лесов присутствуют такие виды, как *Chimaphila umbellata*, в Европейской России растущая в южнотаежных борах-брусничниках [28] *Orthilia secunda*, растение зеленомошной группы типов леса, и южноборовой вид *Helichrysum arenarium*, типичный для сухотравных сосняков [71]. Южнее наблюдаются остепненные лишайниковые боры с *Filipendula vulgaris*, *Pulsatilla patens* и *Lupinaster pentaphyllus* [5]. П.Л. Горчаковский [85] также пишет, что с севера на юг «сосняк лишайниковый нарымский» с болотными кустарничками сменяется остепненными типами – «суббореальным» с *Lupinaster pentaphyllus* и *Pulsatilla patens* и далее «чумышенским» со *Scabiosa ochroleuca*, *Gypsophila altissima*, *G. paniculata*, *Koeleria gracilis* и т.д. Между тем пояс бореальных лишайниковых боров «выпадает».

Еще большее остепнение свойственно ленточным борам вдоль Оби, Иртыша и верхних притоков Енисея, где в лишайниковом типе отмечены не только *Lupinaster pentaphyllus*, *Iris ruthenica*, *Carex pediformis*, но также *Oxytropis campanulata*, *Aster alpinus*, *Vupleurum scorzonifolium* наряду с *Caragana arborescens* и *Crataegus sanguinea*. В Минусинской котловине эти леса в системе И. Браун-Бланке описаны как *Oxytropidio campanulatae*-P. var. *Cladonia arbuscula* Polyakova et Ermakov 2008 [86].

После разрыва ареала в Западной Сибири лишайниковые сосновые боры, аналогичные печорским, с *Calamagrostis epigeios*, *Chamaenerion angustifolium* и *Arctostaphylos uva-ursi* вновь появляются на зандрах в низовьях р. Дубчес (левого притока Енисея) в средней тайге Красноярского края. *Koeleria gracilis* и другие лесостепные виды здесь в изобилии произрастают на лесных полянах, но не проникают под полог леса [87]. Однако в приангарской части Енисейского края вновь наблюдаются боры-беломошники, близкие к западно-сибирским, с *Calamagrostis arundinacea*, *Chimaphila umbellata* и *Pulsatilla patens* s.l. [88]. Юго-восточнее, в подтаежном Приангарье, более обычны высокобонитетные остепненные лишайниково-брусничные боры с *Carex korshinskyi*, *Iris ruthenica*, *Dianthus versicolor*, *Polygonatum odoratum* [89].

**Subass. polytrichetosum communis** – сосняк лишайниковый скальный (№ 3; см. таблицу). Встречается на выходах кристаллических скальных пород (сельгах) по всей территории средней и южной тайги Восточной Фенноскандии. Ранее описан под этим же названием с территории заповедника «Кивач» [27], где сообщества приурочены к выходам габбродиабазов на вершинах сельг и скалистых северных и западных склонах. Древозостой обычно разрежен; сомкнутость крон 1-го яруса 0,2 (0,05–0,4) при средней высоте 16 (14–24) м. Бонитет IV–V. Часто видны следы повреждения деревьев верховым пожаром. Однако, благодаря расчлененному сельговому рельефу, частота пожаров ниже, чем в лишайниковых борах на песках (в среднем 1 пожар в 200 лет), тогда как на песках – не менее 1–2 пожаров в 100 лет [4]. Фрагментарный 2-й ярус древозостая, сомкнутостью 0,1 (0,2) при высоте 7 (5–9) м, представлен куртинами *Picea abies* s.l. либо *Betula pendula* без *Pinus sylvestris*. Подрост сосны разрежен (СПП 2%) и угнетен, однако появляется малочисленный (СПП 1%), но жизнеспособный подрост ели высотой до 1,5 м. В отличие от лесов на песках, развит редкий подлесок из *Juniperus communis* и *Sorbus aucuparia* (СПП по 1%), иногда также *Rosa acicularis*. Общее покрытие подроста и подлеска около 10%.

Покрытие травяно-кустарничкового покрова в среднем составляет 30% (иногда до 60%). Наиболее обильны *Vaccinium vitis-idaea* (15%) и *Calluna vulgaris* (7%), сопровождаемые *Vaccinium myrtillus*, *Melampyrum pratense*, *Avenella flexuosa* и *Festuca ovina* (по 1–3%). *Arctostaphylos uva-ursi* встречается лишь эпизодически.

В мохово-лишайниковом покрове на почве преобладают *Cladina arbuscula* (ПП 20–50%) и *Pleurozium schreberi* (ПП 10–50%) при большой доле участия *C. rangiferina* (5–30 (60)%) и *Cladonia uncialis* (5–20 (30)%). Повышенное обилие последнего вида характерно для скальных сосняков Восточной Фенноскандии в целом; западнее, в субатлантическом климате, роль доминанта 2-го порядка переходит к *Racomitrium lanuginosum* [63, 90]. Присутствие *Stereocaulon paschale*, наряду с наличием подроста ели, сближает сообщества данного типа с воронично-лишайниковыми сосняками северной тайги. Обычен и печеночник *Ptilidium ciliare*, селящийся как на голом камне, так и на малогумусной почве скальных карнизов [91]. *Cladina stellaris* немного (ПП до 5–10%).

Слой подстилки по-прежнему слаборазвит; мощность его не более 1–2 (4) см. Несмотря на это, в понижениях нанорельефа из-за застоя влаги поверх скального водоупора происходит локальное заболачивание и появляются *Polytrichum commune* либо (реже) *Sphagnum russowii* или *S. capillifolium* [26], иногда *Carex globularis*. Поселение сфагновых мхов еще более характерно для протяженных замкнутых понижений на вершинах сельг, а в Приладожье – для карнизов на северных склонах необлесенных скал [91]. На обнаженном камне обычны эпилитные лишайники (*Arctoparmelia centrifuga*, *Stereocaulon saxatile*, *Umbilicaria deusta*) и мхи (*Andreaea rupestris*, *Racomit-*

*trium microcarpon*), столь же типичные для безлесных скал и отдельно лежащих валунов.

Детерминанты – мхи-оксилофиты заболачивающихся скальных «карманов» (*Polytrichum commune*, *Sphagnum capillifolium*, *S. russowii*) в сочетании с петрофитами (*Polypodium vulgare*, *Cladonia macrophylla*) и светолюбивыми лесными (*Luzula pilosa*) и луговыми (*Hieracium umbellatum*) мезо- и оксилomezофитами (*Juniperus communis*). В группе дифференциальных видов, отличающих лишайниковые скальные сосняки всех подзон тайги от аналогичных сосняков на песках, также лесные мезофиты (*Betula pendula*, *Dicranum scoparium*) и психромезофиты (*Avenella flexuosa*) наряду с эпилитными мохообразными (*Racomitrium microcarpon*, *Ptilidium ciliare*).

Скальные сосняки среднетаежного типа имеют ограниченное распространение будучи приурочены лишь к южной части района Балтийского кристаллического щита. Они обычны в Южной Карелии (*P. cladinosum saxatile* [24, 26, 41], *P. myrtilloso-cladinosum* и *P. callunosum* [92], *Cladinetum pinosum* [51]), а также в Финляндии (*Cladina*-тип [57–61]) и Швеции (*Pinus sylvestris*-*Cladonia* spp.-тип [63]). Аналогичные либо близкие сообщества известны из Северного Приладожья (на гранитах-рапакиви, где обычна также ацидофильная *Cladonia squamosa* [91]) и с севера Карельского перешейка в Ленинградской области (*P. cladinosum* [93], *P. cladinosum saxatilis* [56, 94], «сосняки лишайниковые и зеленомошно-лишайниковые скальные» [95]).

В большинстве случаев лишайниковые скальные сосняки описывались сторонниками доминантной классификации как отдельная ассоциация либо особый тип леса. Этой традиции последовал и первый автор данной статьи в работах, посвященных соснякам Беломорья [42, 43], основываясь на том, что виды из состава синузии накипных эпилитов могут использоваться в качестве диагностических и для сообщества в целом. Однако сейчас мы склонны вернуться к точке зрения, высказанной в работе по соснякам заповедника «Кивач» [27], где данные сообщества рассмотрены в ранге субассоциации в рамках единой ассоциации лишайниковых сосняков средней тайги, поскольку набор доминантов лишайникового яруса на песках и скалах идентичен. Варьирование их обилия в пределах таежной зоны в значительной мере определяется спецификой хода пирогенной сукцессии (см. выше), а уж затем особенностями литологии и климата. Вдобавок этим видам свойственна фитоценотическая замещаемость [11, 96]. В то же время наличие яруса гипоарктических кустарничков – гораздо более важная зонально детерминированная черта северотаежных синтаксонов (в отличие от набора эпилитных видов, почти одинакового во всех подзонах тайги). Она присуща и лишайниковым скальным соснякам северной тайги, которые на этом основании включаются в ассоциацию *Empetro-Cladino-P.* (см. ниже), в отличие от среднетаежных сосняков без таких кустарничков. Сходную точку зрения высказывает и В.И. Василевич [22], описавший средне- и северотаежные скальные сосняки как субассоциации соответствующих зональных ассоциаций.

**Empetro-Cladino-P.** – сосняк воронично-лишайниковый (№ 4–9; см. таблицу). Северотаежная ассоциация с развитым покровом эрикоидных кустарничков – гипоарктических (*Empetrum hermaphroditum*) и гипоаркто-бореальных (*Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*) оксилофитов, а также бореальных мезопсихрофитов (*V. vitis-idaea*, в западных вариантах и в скальных сосняках – *Calluna vulgaris*). *Empetrum hermaphroditum*, *Ledum palustre* и *Vaccinium uliginosum* выступают детерминантами синтаксона наряду с зеленым мхом *Dicranum fuscescens* s.l. (incl. *D. congestum*), произрастающим на почве в качестве примеси в своем ярусе. В составе последнего, как и в среднетаежных лишайниковых борах, покрытие каждого из доминирующих видов *Cladina* может меняться в широких пределах (от 1–5 до 60–80 (95)%) в зависимости от сомкнутости полога и давности последнего пожара.

Обилие и жизнеспособность подроста сосны нередко (но не всегда!) снижены по сравнению со средней тайгой; одновременно появляется малочисленное возобновление ели. Иногда в древостое *Pinus sylvestris* может замещаться на *Picea obovata* либо (реже) на ее гибрид *P. × fennica*. При флористической тождественности нижних ярусов замещение сосны елью не дает основания говорить о формировании особого синтаксона. Описанная в Костомукшском заповеднике смена лишайниковых сосняков зеленомошными ельниками через 200–300 лет после пожара отмечена на экотопах, нетипичных для первых, – бортах долин лесных ручьев. Такой ход смены свидетельствует о более высокой влажности почв, обуславливающей меньшую частоту пожаров: на данных экотопах не чаще 1 раза в 200 лет [97], а в лишайниковых борах северотаежной Карелии в целом – не реже 1 раза в 100 лет [4]. Чаше даже при избылии подроста в 1-й ярус древостоя выходят лишь отдельные деревья ели («суборь как таковая» по Г.Ф. Морозову [98]), что особенно характерно для Средней Карелии [26, 99].

Выделяются 3 субассоциации: 2 на песках (соответственно на юге и на севере подзоны) и 1 на скалах.

**Subass. typicum** (№ 4–5; см. таблицу). Сосняки на песках в южной части северотаежной подзоны, иначе называемой полосой осветленных лесов [100]. Бонитет IV. Подлесок не выражен. Покрытие *Pleurozium schreberi* (СПП 10%) может достигать 20–30%. Дифференциация от сосняков крайнесеверной тайги негативная. Как и в среднетаежных лишайниковых сосняках, выделяются 2 варианта – западный и восточный.

**Var. Calluna vulgaris** (№ 4; см. таблицу). Западный северофенноскандско-двинско-мезенский, сугубо северотаежный вариант. По сравнению со средней тайгой, сомкнутость и высота 1-го яруса древостоя снижаются – соответственно до 0,3 и 16 (11–19) м. Однако амплитуда варьирования сомкнутости такая же, как и в средней тайге (0,05–0,6). 2-й ярус древостоя сомкнутостью 0,1 (иногда до 0,3) при высоте 10–11 м, часто не выражен. Подрост сосны очень обилен (СПП 20%) и успешен (средняя высота 2–2,5 м), ели – не столь обилен (СПП 5%), но также жизнеспособен. В травяно-кустарнич-

ковом покрове наиболее обильны *Calluna vulgaris* (15%) и *Vaccinium vitis-idaea* (10%). Сопровождающими видами выступают *V. myrtillus* и *Empetrum hermaphroditum* (по 5%); *Ledum palustre* и *Vaccinium uliginosum* редки. Общее покрытие кустарничков 10–75%, в среднем 35% – вдвое больше, чем в средней тайге. Из сопутствующих видов мохово-лишайникового яруса наиболее значимы *Cladonia uncialis* и *Dicranum polysetum* (по 2–3%). Мощность подстилки в среднем 2–3 см, на севере Карелии иногда возрастает до 7 см. Дифференциальные виды – как у западного варианта Cladino-P. typicum.

Сообщества описаны нами близ п. Чкаловский и д. Кереть на Карельском берегу Белого моря, в низовьях р. Онеги, на дюнах вдоль Онежского берега Белого моря у п. Котручей и (1 описание) в верховьях Кулоя. В литературе опубликованы описания из района Парандово-Ругозерского тракта (P. cladinoso-callunosum, P. cladinoso-myrtillosum, также «P. cladinosum» с брусничкой и вереском без вороники, но с единичным *Stereocaulon paschale* [101]) и Костомукшского заповедника (Cladonio-P. boreale [53]) в Карелии, из бассейна р. Умбы на юго-западе Мурманской области (P. cladinosum [102]), с берегов рек Мегры и Сояны на Беломорско-Кулойском плато в Архангельской области (P. cladinosum, P. cladino-callunosum, P. empetro-calluno-cladinosum [103]).

Леса данного типа хорошо известны для всей территории Средней и Северной Карелии (P. cladinosum [24, 51, 104, 105], P. empetroso-cladinosum [26], P. callunoso-cladinosum [52, 101], P. vaccinoso-cladinosum [105]). В Северной Финляндии аналогичные сообщества описаны как *Empetrum-Calluna*-Тур [59] и *Calluna-Cladina-nodum* [62], в Скандинавии – как *Pinus sylvestris-Calluna vulgaris-Empetrum* spp.-тип [63]. Сходные леса описаны и на севере Архангельской области в Холмогорском районе (P. empetroso-cladinosum) и на Онежском п-ове (также P. callunoso-cladinosum [106]). П.Н. Львов и Л.Ф. Ипатов [107] выделяют воронично-лишайниковые сосняки Онежского и Летнего берегов Белого моря в особый дюнный тип с характерным, порожденным близостью моря внешним обликом низкорослого кряжистого древостоя и с повышенным обилием *Festuca ovina*. Однако весомых флористических оснований для такого подразделения мы не нашли. Л.А. Соколова [106] ранее описывала дюнный тип как P. callunoso-empetrosum. В.Г. Чертовской и И.В. Волосевич [108] для северной тайги Архангельской области приводят как лишайниковые (без кустарничков), так и воронично-лишайниковые сосняки, что для южной части подзоны соответствует и нашим данным.

**Var. typicum** (№ 5; см. таблицу). Восточный печорско-уральско-сибирский вариант, в бассейнах Печоры и (намного реже) верхней Вычегды проникающий и в северную часть подзоны средней тайги. Сомкнутость 1-го яруса древостоя значительна для лишайникового типа леса (в среднем 0,5), при этом сравнительно мало варьирует (0,3–0,6). Высота яруса снижается до 13 (8–19) м. И по сомкнутости, и по высоте леса близки к аналогичным среднетаежным, что неудивительно, поскольку данные два типа встречаются мозаично. По сравнению с северной тайгой Карелии, снижаются покрытие и

высота подроста как сосны (5–10%), так и ели (1%); единично появляется подрост лиственных видов деревьев (*Betula pendula*, *Populus tremula*). В ярусе кустарничков (СПП 30% – в 1,5 раза больше, нежели в средней тайге) основная доля приходится на *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus* (СПП по 10%). Гипоарктические кустарнички не обильны, но постоянство *Ledum palustre* и *Vaccinium uliginosum* значительно возрастает, у *L. palustre* почти выравняваясь с таковым *Empetrum hermaphroditum*. Среди сопутствующих видов лишайников несколько большую роль играют *Cladonia gracilis* и *C. coccifera* s.l. (incl. *C. borealis*; СПП по 2%); постоянство *C. uncialis* снижается вдвое при тех же значениях покрытия. Мощность подстилки не превышает 4 см. Дифференциальные виды – как у восточного варианта *Cladonia*-P. *typicum*.

Леса данного типа отмечены нами в окрестностях п. Нижний Одес и по берегу р. Велью в бассейне Средней Печоры (северная тайга), а также в равнинной части Печоро-Илычского заповедника на Верхней Печоре (средняя тайга близ границы с северной). В литературе известны описания из района печорской «трубы» (P. clado-vacciniosum boreale, P. clado-myrtillosum boreale [76], P. cladinoso-vacciniosum, P. cladinoso-myrtillosum [25]) и (очень редко) из верховий Вычегды (P. cladinosum, описание № 14 с *Ledum palustre* [78]). Во всех названных местностях, кроме района Нижнего Одеса, северотаежный синтаксон встречается наряду со среднетаежным.

А.Н. Лашенкова [81] и В.А. Мартыненко [82] приводят для Республики Коми как P. cladinosum и P. vaccinioso-cladinosum (для всех подзон), так и P. empetroso-cladinosum (для северной и крайнесеверной тайги) и P. myrtilloso-cladinosum (для северной тайги Средней Печоры). При этом для травяно-кустарничкового яруса всех ассоциаций ими указываются гипоарктические виды: *Empetrum hermaphroditum* либо *Ledum palustre* и *Vaccinium uliginosum*. Видимо, при выделении синтаксонов были недостаточно учтены флористические различия между ними, поскольку более ранние описания Ф.В. Самбука [76] и А.А. Корчагина [25] выявляют наличие как минимум в средней тайге Верхней Печоры лишайниковых боров без гипоарктических кустарничков.

На Урале и в Сибири, однако, ареалы средне- и северотаежного синтаксонов расходятся. Для северной тайги восточного макросклона Урала и Зауралья указаны «сосновые боры багульниково-голубичные» IV–V классов бонитета с рыхлым (общим покрытием 50–70%) ковром *Cladina* spp. и *Nephroma arcticum* на супесчаных плато высоких долинных террас и низких междуречий [83]. Б.П. Колесников [84] приводит сосняки лишайниково-брусничные с *Empetrum hermaphroditum* и *Vaccinium uliginosum* для северотаежного Зауралья и (как «сосняк кустарничково-лишайниковый», наряду с «типичными» лишайниковыми сосняками без *Empetrum*; см. выше) для Приобья Свердловской области. Доминантная модификация этого же синтаксона с господством *Ledum palustre* характерна для всей северной тайги Западной Сибири, кроме предтундровой полосы («сосняк багульниково-лишайниковый» [5]). В частности, она описана из Верхне-Тазовского запо-

ведника (*P. cladinosum* subass. *ledosum* [109]). При этом, видимо, к ней же относится и «subass. *typicum*» В.Ю. Нешатаева с умеренным постоянством *Empetrum hermaphroditum* либо *Vaccinium uliginosum*. Гипоарктические виды полностью отсутствуют лишь в одном описании этой субассоциации [109. № 1. С. 68–69], что может быть и случайным.

Г.В. Крылов [5] для северной тайги Западной Сибири упоминает также сосняк толокнянково-лишайниковый, характерный для континентальных районов Центральной и Восточной Сибири, где толокнянка становится доминантом травяно-кустарничкового яруса в лишайниковых сосняках на мерзлотных почвах [2, 110, 111]. Однако в западносибирских сообществах нет трав-криоксерофитов, закономерно свойственных якутским соснякам (см. ниже), и обилие толокнянки скорее можно объяснить недавно прошедшим пожаром. *Empetrum hermaphroditum* из-за поверхностной корневой системы и сильной горючести ветвей полностью гибнет при очередном пожаре, при этом заселяет гари намного медленнее, чем *Arctostaphylos uva-ursi* [7].

Ареал воронично-лишайниковых сосняков прослеживается и далее на восток в северной тайге Центральной Сибири [112, 113]. На высоких северных покатосях Енисейского кряжа на высоте 500–600 м над ур. м. на щебнистых суглинках поверх сланцев и доломитов развиты лишайниковые сосняки IV бонитета с *Larix sibirica*, голубикой, черникой, брусникой, вороникой, багульником, *Diphasiastrum complanatum*, *Solidago virgaurea*. Азиатских видов нет, за исключением *Pedicularis euphrasioides*. При этом в средней тайге западных покатостей кряжа по каменистым гребням и крутым склонам долины р. Большой Пит преобладают сосняки зеленомошные, а лишайниковых не отмечено, хотя на северных склонах обычны «висячие» ягельные ковры [114].

Вероятным восточным пределом распространения *Empetro-Cladino-P.* (как и многих других условно западных евросибирских типов растительных сообществ) является Байкальская рифтовая зона. К востоку от Байкала, судя по литературе, развиты уже другие типы лишайниковых сосняков – с *Rhododendron dahuricum*, *Duschekia fruticosa*, *Cotoneaster melanocarpus*, *Arctostaphylos uva-ursi* и (в Читинской области и Якутии) *Limnas stelleri*. Описание В.Н. Сукачевым [115. № 55. С. 235–236] сосняка со сплошным лишайниковым покровом из бассейна р. Тунгир, ошибочно избранное В.Ю. Нешатаевым [109] в качестве «типového» для ассоциации *P. cladinosum*, самим В.Н. Сукачевым по флористическому составу отнесено к совершенно иному типу – *P. rhododendrosom*. Известно, что на мерзлотных почвах сосна проигрывает конкуренцию *Larix gmelinii* и становится стенотопным видом, требовательным к богатству почвы, в том числе тяготеющим к известнякам [115]. Кроме того, при резко континентальном климате диапазон экологических условий, для которых характерен сомкнутый покров кустистых кладин, по сравнению с Европейской Россией и Западной Сибирью, существенно расширяется. В частности, обычны кустарничково-лишайниковые листовничники из *Larix gmelinii* на заболоченных экотопах. Виды

*Cladina* и *Cetraria* продолжают играть роль индикаторов бедных почв, но более не служат индикаторами почв сухих, что связано с замедлением обогащения последних доступными гумусовыми соединениями [110, 111].

**Subass. betuletosum czerepanovii** (№ 6–7; см. таблицу). Лишайниковые сосновые редколесья на песках в северной полосе северотаежной подзоны, называемой полосой редкостойных лесов [100] либо крайнесеверной тайгой [116] и соответствующей южной части Гипоарктического ботанико-географического пояса Б.А. Юрцева [117]. Сосновый древостой в той или иной мере разрежен, высота его снижена; на примеси других видов в 1-м ярусе приходится до 10% от его состава. Характерен куртинный полог из *Betula czerepanovii*, формирующей приземистый 2-й ярус древостоя либо подлесок. Подрост сосны малочислен, может быть угнетен либо отсутствовать, ели – единичен. Покрытие яруса кустарничков возрастает в среднем до 45–55% за счет роста обилия *Empetrum hermaphroditum*, тогда как покрытие *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus* близко к таковому в сообществах Empetro-Cladino-P. typicum (СПП соответственно 10 и 5%). *V. uliginosum* выступает в качестве постоянного сопутствующего вида (ПП 1–3%). Нередко обильна также *Arctostaphylos uva-ursi* (2–3%), что говорит о недавнем пожаре. Сосновые редколесья с господством толокнянки (при крайне незначительном участии *Empetrum hermaphroditum*) были описаны как особый вариант P. cladinosum в долине р. Поной [24]. *Ledum palustre* встречается реже и в меньшем обилии. Пропорции видов в мохово-лишайниковом покрове различны в разных вариантах. Однако около 5% покрытия всегда приходится на *Stereocaulon paschale* либо *S. alpinum*, что обусловлено более суровым климатом, ветровой эрозией, а также выпасом северных оленей, вытаптывающих лишайниковый ковер и избирательно выедающих ягели. В еловых (из *Picea mariana*) лишайниковых редколесьях Канады *S. paschale* становится доминантом вместо *Cladina stellaris* в континентальном климате северо-западных территорий, возможно, в силу адаптации к низкотемпературному фотосинтезу [9].

Дифференциальные виды – гипоарктические *Betula czerepanovii* (во 2-м ярусе древостоя и в подлеске) и *Arctous alpina*, арктоальпийские лишайники *Stereocaulon paschale*, *S. alpinum*, *Nephroma arcticum*, *Flavocetraria nivalis* (к этой же группе тяготеет более редкая *F. cucullata*, в Хибинах и на Терском берегу Белого моря, возможно, также *Alectoria ochroleuca* и *A. nigricans*), северотаежный мох *Dicranum drummondii*. Субассоциация, как и рассмотренные выше, подразделяется на западный и восточный варианты.

**Var. Calluna vulgaris** (№ 6; см. таблицу). Кольско-прибеломорский вариант. По сравнению с Empetro-Cladino-P. typicum, сомкнутость и высота 1-го яруса древостоя из *Pinus sylvestris* var. *lapponica* снижены незначительно (0,3, 13 м). Бонитет V. К сосне примешиваются *Picea abies* s.l. и *Betula pubescens* s.l. (incl. *B. subarctica*). Фрагментарный 2-й ярус древостоя, сомкнутостью 0,1 при высоте 6 м, наряду с сосной и елью сформирован низко- и многоствольной *B. czerepanovii* (СПП 5%), растущей на прогалинах между

группами деревьев 1-го яруса. Обилие подпологового возобновления сосны существенно снижено (СПП 5% при средней высоте 2,5 м), что объясняется редкостью семенных лет у var. *lapponica*, отмиранием подпологового подроста на менее освещенных местах [118–120], а также формированием мощного и связанного лишайникового ковра, тогда как семена сосны успешнее всего прорастают в трещинах между латками лишайников [99]. Иногда подрост нет совсем. Подрост ели малочислен. В подлеске – *Juniperus communis* s.l. (СПП 1%) и единичные кусты *Betula czerepanovii*. Общее покрытие подроста и подлеска – 10%, яруса кустарничков – 45%. При этом покрытие *Calluna vulgaris* снижается до 5%, а постоянство – до 50%; ярус формируют в основном *Empetrum hermaphroditum* и *Vaccinium vitis-idaea*. Покрытие *Cladina arbuscula* s.l. (в основном *C. mitis*) может достигать 75%, *C. rangiferina* s.l. (incl. *C. stygia*) – 30–50%, *C. stellaris* – 40–70%. Покрытие *Pleurozium schreberi* обычно снижено (СПП 5%) и не превышает 20%; часто этот вид отсутствует (хотя очень редко, напротив, преобладает). *Cladonia uncialis* редка. Подстилка трехслойная связанная грубогумусная, ее средняя мощность возрастает до 7, максимальная – до 15–20 см. Дифференциальные виды – как у западного варианта *Empetro-Cladino-P. typicum*.

Леса данного типа описаны нами в бассейне р. Коньи (приток р. Туломы в предгорьях Сальных тундр) на северо-западе Лапландского заповедника. Ранее опубликованы описания и из других его частей: *P. cladinosum* и *P. cladinoso-vaccinosum* на возвышенных песчаных водоразделах рек Чуны, Нявки и Мавры [121, 122], *P. fruticulosum* – вересково-вороничное сосновое редколесье с *Arctous alpina*, *Loiseleuria procumbens* и *Flavocetraria nivalis* на верхнем пределе сосны на западном склоне Чуна-тундры [123], *P. cladinosum boreale* с р. Ливы [96], *Flavocetrario-P. subass. typ. var. typ.* и var. *Picea obovata* Морозова 2008 [124]. Сходные сообщества описаны и в других районах Мурманской области. В их числе Хибины (*P. cladinosum* [125, 126], *P. cladinoso-empetrosum*, *P. myrtilloso-cladinosum* [126]), Ловозерские горы (*P. cladinosum* [127]), бассейн р. Умбы (*P. cladinosum* [102]), Терский берег Белого моря и долина Поноя (*P. cladinosum*, *P. callunoso-cladoniosum*, *P. empetroso-cladoniosum*, *Cladonietum pinosum* [128, 129]). На севере Архангельской области известны описания из окрестностей деревень Долгощелье на Зимнем берегу Белого моря и Карьеполье в северной части Беломорско-Кулойского плато (*P. cladinosum* [103]), а также с Онежского п-ова («*P. cladinosum*» без кустарничков, но со *Stereocaulon paschale* в мощном лишайниковом ковре [106]). На севере Финляндии сосняки с *Arctous alpina* и обильной *Vaccinium uliginosum* описаны как *Uliginosum-Vaccinium-Empetrum*-Тур [59] и *Vaccinium uliginosum-Cladina-nodum* [62].

**Var. typicum** (№ 7; см. таблицу). Нижнепечорско-уральско-западносибирский вариант. Древостой сильно разрежен (0,2) и угнетен (средняя высота 9 м); бонитет Va. В примеси к сосне отмечены *Picea abies* s.l. и *Larix sibirica*. 2-й ярус не выражен. В подлеске на прогалинах – куртины низко-

рослой *Betula czerepanovii* (СПП 15%). Покрытие подроста сосны 10%, единичен подрост ели. Общее покрытие подроста и подлеска достигает 30%, кустарничкового яруса – 55%. В составе последнего выражено доминирует *Empetrum hermaphroditum* (30%); характерно участие *Arctostaphylos uva-ursi*. В разреженном (75%) мохово-лишайниковом ярусе большую роль играют пионерные виды – *Polytrichum piliferum*, *Cladonia coccifera* s.l. и *C. gracilis* (соответственно по 20, 10 и 5%), растущие на обнаженном песке. Покрытие *Cladina arbuscula* не превышает 10–25%, *C. stellaris* – 10%. *C. rangiferina* часто может вовсе отсутствовать, еще более редок и малообилен *Pleurozium schreberi*. *Cladonia uncialis* полностью «выпадает». Дифференциальные виды – видимо, как у восточного варианта *Empetro-Cladino-P. typicum*, хотя в имеющейся выборке описаний *Calamagrostis epigeios* не отмечен.

Собственными описаниями данного синтаксона мы не располагаем. Доступные нам 3 описания сделаны Ф.В. Самбуком [76] в различных пунктах на левобережье р. Усы (*P. clado-empetrosum polare*). Насколько они типичны, судить сложно. В бассейне Нижней Печоры и ее правобережных притоков лишайниковые сосняки начинают замещаться аналогичными лиственничниками (*Stereocaulo-Cladino-Laricetum* [31]) и сами по себе редки. Для северной тайги восточного макросклона Северного Урала и Зауралья К.Н. Игошина [83] приводит рассматриваемый синтаксон как «сосновые редколесья кладониевые с толокнянкой» на сухих песчаных гривах в долинах рек. В этих сообществах развит лишайниковый ковер с покрытием до 90% с преобладанием *Cladina stellaris*, нередко с участием *Stereocaulon paschale*, реже – *Flavocetraria nivalis* и *F. cucullata*. Для верхнего предела распространения сосны (200–250 м над ур. м.) ею же описаны голубично-багульниковые лишайниковые сосновые редколесья с примесью лиственницы, а также *Betula nana*, в крайнесеверной тайге выходящей на сухие экотопы. Для севера Западной Сибири данный тип известен как «сосновые лишайниковые редколесья» на равнинах и надпойменных речных террасах, Va бонитета, с гипоарктическими кустарничками *Festuca ovina*, *Cladina stellaris*, *Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*. Здесь фактором периодического обновления сообщества, помимо пожаров, выступает дефляция [130], по всей видимости, выраженная и в редколесьях по р. Усе.

В сосняках толокнянково-лишайниковых, замещающих *Empetro-Cladino-P. betuletosum* в Якутии, наряду с *Arctostaphylos uva-ursi*, *Vaccinium vitis-idaea* и малообильной *Empetrum hermaphroditum* либо *E. subholarcticum* произрастают степные и криофитно-степные виды (*Selaginella sibirica*, *Carex pediformis*, *Silene repens*, *Dianthus versicolor*, *Pulsatilla flavescens*, *Saxifraga bronchialis*, *Phlox sibirica*), а также *Limnas stelleri* и *Arctous erythrocarpa*. В резко континентальном климате вороника проигрывает конкуренцию толокнянке при заселении сухих песчаных почв: в сосняках-брусничниках Восточной Сибири она постоянна и часто обильна, тогда как в лишайниковых – почти отсутствует. В мохово-лишайниковом покрове наряду с *Cladina*

*arbuscula* s.l. и *C. rangiferina* растут *Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata* и *Ptilidium ciliare* [2, 111].

**Subass. arctoparmelietosum – сосняк воронично-лишайниковый скальный** (№ 8–9; см. таблицу). Синтаксон приурочен к выходам кристаллических скальных пород по вершинам сельг, а также к скалистым склонам и «бараньим лбам» в Северной Фенноскандии. Ранее он был описан в ранге независимой ассоциации скальных сосняков *Arctoparmelio-Cladino-P.* с подразделением на субассоциации соответственно для типичной северной и крайнесеверной (а также приморской) тайги (см. ниже), в данной обработке объединенные. Пожары повторяются в среднем 1 раз в 150–250 лет [4, 131]. Ход роста сосны ухудшается по сравнению с лишайниковыми борами на песках на тех же широтах. Древостой сосны разрежен, со средней высотой 9–10 м, более низкий, нежели в кольском варианте крайнесеверотаежной субассоциации. Однако, в отличие от последней, примесь других видов в древостое не выражена за вычетом отдельных деревьев *Betula pendula*. Фрагментарный 2-й ярус также сосновый. Примесь ели, *B. pendula* и *B. pubescens* s.l. в нем единична либо отсутствует. Подрост сосны немногочислен (СПП 5%). Кустарничковый ярус средней либо высокой степени сомкнутости (20–80, в среднем 50%); в нем, как и в крайнесеверотаежных сосняках на песках, периодически наблюдается примесь *Arctous alpina*. В лишайниковом ярусе постоянны *Cladonia cenotea* (СПП от 1 до 5% в разных вариантах), *C. uncialis* и *Polytrichum juniperinum*; соотношение основных доминантов яруса различается в разных вариантах. Диагностическими видами выступают таежно-лесные мезофиты (*Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*; к этой же группе тяготеет *Solidago virgaurea*), что обусловлено возрастом увлажнения и мощности подстилки. Кроме того, в группу входят лишайники – *Peltigera canina* s.l. и *Cladonia cenotea*. Субассоциации свойственны также дифференциальные виды крайнесеверотаежной *Empetro-Cladino-P. betuletosum* и (в силу географического распространения) западных вариантов псаммофитных субассоциаций *Cladino-P.* и *Empetro-Cladino-P.* Благодаря сходству топоэдафических условий присутствуют и детерминанты среднетаежных скальных сосняков (*Betula pendula*, *Avenella flexuosa*, *Ptilidium ciliare*, *Dicranum scoparium*, *Racomitrium microcarpon*). Однако *Polytrichum commune* и *Carex globularis* встречаются реже, чем в аналогичных сообществах средней тайги, а сфагновые мхи фактически не отмечены. Локальное заболачивание в скальных «карманах» и на карнизах выражено в разной степени в зависимости от устойчивости горных пород к выветриванию. Для гранито-гнейсов Карельского берега Белого моря более характерна выровненная поверхность «бараньих лбов», хотя и на них, особенно на «мористых» островах, возможно образование «скальных ванн» с фрагментами болотной растительности по краю.

Отличительной чертой субассоциации, свойственной также скальным соснякам средней тайги (см. выше), является развитие синузии эпилитных

лишайников (*Arctoparmelia centrifuga* s.l., *Umbilicaria* spp., *Parmelia saxatilis*, *Melanelia hepatizon* и др.) и мхов (*Racomitrium microcarpon*, *Andreaea rupestris*). В северной тайге названные виды свойственны также воронично-брусничным скальным соснякам, но в них они намного менее обильны. Эпилитные виды лишайников и мхов напрямую отражают экологическую специфику скальных сосняков и могут быть использованы как диагностические. В нашем случае имяобразующим таксоном избрана *Arctoparmelia centrifuga* – широко распространенный (голарктический аркто-бореально-монтанный), крупный и легко узнаваемый вид, нередко доминирующий в составе своей синузии и диагностический для лишайниковых скальных сосняков Прибеломорья [42, 43]. Однако, в отличие от менее обильного мха *Racomitrium microcarpon*, этот вид не попал в число детерминантов при обработке более широкой выборки описаний.

В рамках субассоциации выделены 2 варианта со сходным ареалом.

**Var. typicum** (№ 8; см. таблицу). Сомкнутость 1-го яруса древостоя в среднем 0,3 (0,05–0,4, очень редко до 0,7) при высоте 7–14 м; при этом сообщества южной части северотаежной подзоны не отличаются более высокой сомкнутостью. 2-й ярус сомкнутостью 0,1 с единичной примесью ели, *Betula pendula* и *B. pubescens* s.l. В составе подроста также выражена незначительная примесь ели и пушистой березы к сосне. Подлесок из единичных экземпляров *Salix caprea* и *Sorbus gorodkovii*. В ярусе кустарничков согосподствуют *Empetrum hermaphroditum*, *Calluna vulgaris* и *Vaccinium vitis-idaea* (по 10%); *V. uliginosum*, *V. myrtillus* и *Ledum palustre* обычно служат сопутствующими видами (по 5%). Однако покрытие багульника нередко возрастает до 20–30%, при этом он выходит в верхний подъярус высотой до 50–80 см. В мохово-лишайниковом ярусе (85%) покрытие каждого из 3 видов *Cladina* меняется в диапазоне от 1–2 до 40–50% (в среднем по 15%). Как и в скальных сосняках средней тайги, возрастает покрытие *Pleurozium schreberi*: в среднем 30, иногда до 50–80%. Лишайникам нередко сопутствует *Ptilidium ciliare*; в сообществах Кольского п-ова и островов Белого моря могут появляться и другие печеночные мхи – *Barbilophozia hatcheri* и *Orthocaulis attenuatus*. На эпилитные лишайники и мхи в сумме приходится 2–3%. Почва от сухой грубогумусной до влажной грубогумусной [48]. Мощность подстилки варьирует от 1–3 до 18, в среднем 7 см. Дифференциация от var. *Arctostaphylos uva-ursi* негативная.

Описания этого синтаксона выполнены на островах Керетского архипелага и на сельгах Карельского берега Белого моря в районе губы Чупа (*Arctoparmelio-Cladino-P. subass. empetretosum* и *subass. arctoetosum* var. *typ.* [42, 43]), а также на северо-западе Лапландского заповедника. В литературе описания приведены также для Хибин («*P. vaccinosum*» [125]) и верховий Поноя («*Betuletum pinoso-empetrosum*» [129]). В Северной Карелии синтаксон описан как *P. empetroso-cladinosum saxatile* [24, 26], реже в составе *P. cladinosum* [51], а из района Лоухи-Кестеньгского тракта – как *P. vaccinoso-cla-*

dinosum (по каменистой сельге) и *P. cladinoso-polytrichosum* [105]. В лесах Кемского края В.И. Рутковский [52] различает *P. cladino-lepidosum* на крутых южных склонах, *P. myrtillo-lepidosum* на северных склонах с развитыми почвами и *P. vaccinio-lepidosum* на вершинах гряд и «бараньих лбах». Для окрестностей оз. Контоikki Т.К. Юрковская [132] также упоминает «сосняки лишайниковые багульниково-вересковые на вершинах сельг». На Кольском п-ове сообщества отмечены также в Хибинах (*P. petraeum* [126]), в Лапландском заповеднике (*P. cladinosum saxatilis* [96, 122]) и по всей долине Поноя, кроме устья [*P. empetroso-cladinosum* [129)]; видимо, их отмечали и в других частях полуострова [120]. На севере Финляндии (Peräpohjola) скальные сосняки известны как *Myrtillus-Calluna-Cladina*-Тип [59]; *Calluna-Cladina*- и *Empetrum-Cladina-nodae* [62], в северной Швеции – как *Pinus sylvestris-Calluna vulgaris-Empetrum* spp.-тип [63]. Редколесья финской и шведской Лапландии выделены в *Pinus sylvestris-Barbilophozia lycopodioides-variant* [63], а также (вместе с сосняками на песках) в *Uliginosum-Vaccinium-Empetrum*-Тип [59] и *Vaccinium uliginosum-Cladina-nodum* [62].

На Белом море лишайниковые скальные сосняки известны для островов Кемь-Лудского архипелага [133], Ковдского п-ова и о-ва Великий (*P. cladinosum saxatile* [134]). Вследствие более холодного микроклимата приморских экотопов, по сравнению с удаленными от моря, эти сообщества выражено обогащаются гипоарктическими (*Arctous alpina*, *Ptilidium ciliare*) и арктоальпийскими (*Flavocetraria nivalis*) видами, а также пустошно-боровыми мезопсихрофитами (*Arctostaphylos uva-ursi*, *Festuca ovina*). Этим они приближаются к кольским и одновременно отличаются от материковых сообществ Карельского берега, что при обработке беломорских описаний побудило выделить их в особую субассоциацию *Arctoparmelio-Cladino-P. arctoetosum* в противовес материковой *Arctoparmelio-Cladino-P. empetretosum* [42, 43]. Однако при более широком географическом охвате островные сообщества объединились с материковыми, так как в иных регионах упомянутые виды свойственны и скальным соснякам, расположенным в глубине материка. В литературе лишайниковые скальные сосняки островов Белого моря приводятся также как «сообщества лесотундрового типа» [131], что не вполне корректно, поскольку высота деревьев в них достигает 10 м и более против 2–4 м в кольской лесотундре.

Судя по нескольким описаниям из Костомукшского заповедника [53], местами синтаксон проникает на юг до Средней Карелии. Аналогичные наблюдения сделаны и в Приладожье. Здесь на островах в северной части Ладожского озера скальные воронично-лишайниковые сосняки с *Empetrum hermaphroditum* и *Vaccinium uliginosum* нередко развиты узкой полосой вдоль побережья, тогда как в глубине островов наблюдаются уже сообщества среднетаежного типа без гипоарктических кустарничков.

**Var. *Arctostaphylos uva-ursi* – сосновая лишайниковая редина с толкнянкой** (№ 9; см. таблицу). Древостой крайне разрежен; сомкнутость

его не более 0,1 в каждом из ярусов. Однако по сравнению с типичным вариантом высота деревьев не снижена; в ряде случаев видны следы верхового пожара, что говорит о пирогенной обусловленности редины. Подрост сосны молодой (высота 0,6 м). Примесь других видов в составе подроста и 2-го яруса древостоя не выражена. В ярусе кустарничков *Arctostaphylos uva-ursi* становится даже более обильной, чем *Empetrum hermaphroditum* и *Calluna vulgaris* (СПП по 10%). Покрытие *Vaccinium vitis-idaea* при этом падает до 5%, а *V. myrtillus*, *V. uliginosum* и *Ledum palustre* – до 1–2%. Обычна *Festuca ovina*. Мохово-лишайниковый покров разрежен. Из общих 75% 25–30 приходится на виды эпилитной синузии (в том числе 10 – на *Arctoparmelia centrifuga*), еще 10–15 – на пионерные виды кладоний. Покрытие *Cladina arbuscula* s.l. и *C. rangiferina* меняется от 5 до 25% , *C. stellaris* – не превышает 10%. Высокой степени постоянства достигают *Cladonia cenotea* и *Streocaulon paschale*. *Pleurozium schreberi* редок и почти всегда малообилен. Подстилка с разрывами, двухслойная сухая грубогумусная [48], средней мощностью 2 (1–6) см, местами деградирует.

Дифференциальные виды – лишайники *Cladonia sulphurina*, *C. amaurocraea* и *Sphaerophorus globosus*; последние 2 вида – с тундровым «центром тяжести» ареала.

Большая часть описаний сделана на «бараньих лбах» материкового побережья Белого моря у п. Чкаловский. Поверхность горной породы здесь выровнена ледником и морем; скальные «карманы» почти не образуются. Сходное сообщество описано Т.П. Некрасовой [121] в Лапландском заповеднике на вершине скальной гряды у северо-западной оконечности Чунозера (*Cladinetum pinosum*). Под этим же названием редины приводятся и из Северной Карелии [51], откуда они известны как «скальные пустоши» [131].

Считается, что северотаежные скальные сосняки, как и их среднетаежные аналоги, приурочены к району Балтийского щита с восточными форпостами на западе Архангельской области (кряж Ветренный Пояс, Кий-остров в устье р. Онеги). Возможно, что аналоги существуют и в северотаежных среднегорьях Северного Урала. Здесь на слаборазвитых каменистых почвах водоразделов на высоте 500–700 м над ур. м. встречается «сосняк нагорный» Va–Vб бонитета с подростом сосны, покровом из *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum* и лишайников. Здесь же отмечен «сосняк каменистый» V–Va бонитета, развитый лентами на каменистых россыпях горных склонов, с господством *V. uliginosum* и лишайников [84]. Однако видовой состав последних в обоих случаях не выявлен, и вопрос о соответствии синтаксонов фенноскандским остается открытым.

В горной части Среднего Урала P. cladinosum со сплошным покровом лишайников обогащен южноборовыми и лесостепными видами (*Polygonatum odoratum*, *Viola rupestris*, *Chamaecytisus ruthenicus* [75]) и, видимо, должен принадлежать к иному синтаксону. Тем более это относится к каменистым соснякам гор Южной Сибири, где покров *Cladina* spp. развит лишь отдель-

ными пятнами, – *P. cladinosum petraeum* и *P. festucoso-cladinosum* с *Iris ruthenica*, *Festuca lenensis*, *Pulsatilla patens* s.l., *Antennaria dioica* и *Spiraea media* [2, 135], – а также к забайкальскому *P. rupestre* с *Rhododendron dahuricum*, *Duschekia fruticosa*, *Artemisia tanacetifolia*, *Aster alpinus*, *Astragalus membranaceus*, *Patrinia rupestris* [136]. В аналогичном типе с р. Учур в горах Восточной Сибири на кустистые лишайники приходится лишь небольшая доля напочвенного покрова, а разреженный травяной покров сложен ксеро- и мезоксерофитами: *Elytrigia jacutorum*, *Scorzonera radiata*, *Artemisia tanacetifolia*, *Poa transbaicalica*, *Carex pediformis*, *Silene repens* [137].

Таким образом, на территории средней и северной тайги Европейской России нами выделено 2 ассоциации лишайниковых сосняков с 5 субассоциациями и 8 вариантами, всего 9 синтаксонов. Распространение ассоциаций в значительной мере зонально обусловлено, хотя в южной части подзоны северной тайги ареалы обеих ассоциаций перекрываются. Субассоциации детерминированы как климатически (*Empetro-Cladino-P. tyricum* в южной части северотаежной подзоны и крайнесеверотаежная *Empetro-Cladino-P. betuletosum*), так и топоэдафически (фенноскандские скальные субассоциации *Cladino-P. polytrichetosum* и *Empetro-Cladino-P. arctoparmelietosum* в отличие от более широко распространенных лишайниковых боров на песках). Варианты псаммофитных субассоциаций закономерно делятся на западные и восточные по наличию либо отсутствию групп одних и тех же видов. При этом распространение главного представителя группы «западных» видов *Calluna vulgaris* на восток, видимо, ограничено нарастанием континентальности климата в бассейне Печоры, тогда как виды «восточной» группы встречаются почти повсеместно и замещают вереск в его отсутствие. Варианты северотаежных скальных сосняков характеризуются сходным ареалом и, вероятно, обусловлены пирогенно.

В системе И. Браун-Бланке все фенноскандские лишайниковые сосняки на силикатных породах (кроме крайнесеверных и приатлантических типов) до недавнего времени рассматривались как единая ассоциация *Cladonio-P. boreale* (Caj. 1921) К.-Lund 1967 без дальнейшего ее подразделения [13, 44]. Лишь финские скальные сосняки с господством толочнянки были выделены в особую ассоциацию *Arctostaphylo-P. Wojterska* 1989 [138]. Арктоусово-воронично-лишайниковые редколесья крайнесеверной тайги частично вошли в ассоциацию *Barbilophozio-P. Br.-Bl. et Siss. 1939 em.* К.-Lund 1967 [13, 44]. Описанная из Костомукшского заповедника субассоциация *Cladonio-P. vaccinietosum myrtilli* Morozova et Korotkov 1999 [53] с повышенным обилием черники и мхов (до 45%) по флористическому составу (высокое постоянство *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium* и даже *Polytrichum commune* при сниженной доле участия *P. piliferum* и отсутствии раннесукцессионных видов *Cladonia* на почве) соответствует не воронично-лишайниковым соснякам, а иной выделяемой нами северотаежной ассоциации – сосняку воронично-брусничному (*Empetro-Vaccinio-P.* [42, 43]).

В недавно опубликованном новом варианте классификации бореальных хвойных лесов северотаежные (фактически крайнесеверотаежные, в основном лапландские) лишайниковые сосняки и ельники отнесены к особой ассоциации Flavocetrario-P. Morozova 2008. Ее диагностическими видами выступают *Cladina mitis*, *Flavocetraria nivalis*, *Cetraria ericetorum*, *Stereocaulon grande*, *Dicranum drummondii*, *D. fuscescens* s.l., *Nephroma arcticum*, *Cladonia macrophylla*, *C. cenotea*, *C. chlorophaea*, а также *Vaccinium uliginosum*. Данный синтаксон в большей степени соответствует Empetro-Cladino-P. betuletosum, хотя многие из диагностических видов Flavocetrario-P. в принятой нами системе классификации характеризуют иные синтаксоны либо вообще не служат детерминантами. Северотаежные скальные сосняки выделены в особую субассоциацию Flavocetrario-P. racomitrietosum (Rutkovski 1933) Neshataev et Neshataeva 2002 с диагностическими видами *Cladonia cariosa*, *Racomitrium microcarpon*, *Cetraria odontella*, *Arctoparmelia centrifuga* [124]. С этим синтаксономическим решением нельзя не согласиться.

Авторы признательны Д.Е. Гимельбранту (СПбГУ) за определение сборов лишайников, доктору биологических наук, проф. В.И. Василевичу (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург) и доктору биологических наук В.В. Горикову (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург) за ценные консультации при написании статьи.

### Литература

1. Рысин Л.П. Сосновые леса европейской части СССР. М. : Наука, 1975. 212 с.
2. Рысин Л.П., Савельева Л.И. Сосновые леса России. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2008. 289 с.
3. Федорчук В.Н., Неиштаев В.Ю., Кузнецова М.Л. Лесные экосистемы северо-западных районов России: Типология, динамика, хозяйственные особенности. СПб. : СПбНИИЛХ, 2005. 382 с.
4. Громцев А.Н. Ландшафтная экология таежных лесов: Теоретические и прикладные аспекты. Петрозаводск : КарНЦ РАН, 2000. 144 с.
5. Крылов Г.В. Леса Западной Сибири. М. : Изд-во АН СССР, 1961. 255 с.
6. Корчагин А.А. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожаров на Европейском Севере // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геобот. 1954. Вып. 9. С. 76–149.
7. Пушкина Н.М. Естественное возобновление растительности на лесных гарях // Труды Лапландского государственного заповедника. 1960. Вып. 4. С. 5–125.
8. Чижов Б.Е., Санникова Н.С. Пожароустойчивость растений травяно-кустарничкового яруса сосновых лесов Зауралья // Лесоведение. 1978. № 5. С. 67–76.
9. Kershaw K.A. Studies on lichen-dominated systems. XX. An examination of some aspects of the northern boreal lichen woodlands in Canada // Canadian Journal of Botany. 1977. Vol. 55. P. 393–410.
10. Ипатов В.С., Герасименко Г.Г., Трофимец В.И. Сухие сосновые леса на песках как один тип леса // Ботанический журнал. 1991. Т. 76, № 6. С. 818–828.
11. Самойлов Ю.И., Ипатов В.С. Пирогенные сукцессии напочвенного покрова сухих сосняков на песках // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. Биол. 1995. Вып. 4, № 24. С. 58–66.

12. Gorshkov V.V., Bakkal I.J. Species richness and structure variations of Scots pine forest communities during the period of 5 to 210 years after fire // *Silva Fennica*. 1996. Vol. 30, № 2–3. P. 329–349.
13. Dierßen K. Vegetation Nordeuropas. Stuttgart : Ulmer, 1996. 839 S.
14. Горшков В.В., Баккал И.Ю. Нижние ярусы хвойных лесов // Динамика лесных сообществ Северо-Запада России. СПб. : БВМ, 2009. С. 197–228.
15. Горшков В.В., Ставрова Н.И., Баккал И.Ю. Основные этапы восстановительной динамики северотаежных лесов // Динамика лесных сообществ Северо-Запада России. СПб. : БВМ, 2009. С. 228–236.
16. Kershaw K.A., Rouse W.R. Studies on lichen-dominated systems. I. The water relations of *Cladonia alpestris* in spruce-lichen woodland in northern Ontario // *Canadian Journal of Botany*. 1971a. Vol. 49. P. 1389–1399.
17. Kershaw K.A., Rouse W.R. Studies on lichen-dominated systems. II. The growth pattern of *Cladonia alpestris* and *Cladonia rangiferina* // *Canadian Journal of Botany*. 1971b. Vol. 49. P. 1401–1410.
18. Daniëls F.J.A. Succession in lichen vegetation on Scots pine stumps // *Phytocoenologia*. 1993. Vol. 23. P. 619–623.
19. Krüger O., Daniëls F.J.A. A short account on lichen succession on cut surfaces of Scots pines // *Herzogia*. 1998. Vol. 13. P. 231–233.
20. Macfarlane J.D., Kershaw K.A., Webber M.R. Physiological-environmental interactions in lichens. XVII. Phenotypic differences in the seasonal pattern of net photosynthesis in *Cladonia rangiferina* // *New Phytologist*. 1983. Vol. 94. P. 217–233.
21. Kershaw K.A., Field G.F. Studies on lichen-dominated systems. XV. The temperature and humidity profiles in a *Cladonia alpestris* mat // *Canadian Journal of Botany*. 1975. Vol. 53. P. 2614–2620.
22. Василевич В.И., Бибикина Т.В. Лишайниковые и лишайниково-зеленомошнные сосняки Восточной Европы // Ботанический журнал. 2010а. Т. 95, № 5. С. 601–617.
23. Сукачев В.Н. Руководство к исследованию типов лесов. 3-е изд. М. : Сельхозгиз, 1931. 328 с.
24. Цинзерлинг Ю.Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР // Труды Геоморфологического института. Л., 1932. Вып. 4. 376 с.
25. Корчагин А.А. Растительность северной половины Печорско-Ыльчского заповедника // Труды Печорско-Ыльчского заповедника. 1940. Вып. 2. С. 5–415.
26. Яковлев Ф.С., Воронова В.С. Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск : Гос. изд-во КАССР, 1959. 190 с.
27. Кучеров И.Б., Кутенков С.А., Максимов А.И. и др. Незаболоченные сосновые леса заповедника «Кивач» (Карелия) // Ботанический журнал. 2007. Т. 92, № 10. С. 1515–1535.
28. Василевич В.И., Бибикина Т.В. Сосняки брусничные и черничные Европейской России // Ботанический журнал. 2010б. Т. 95, № 10. С. 1380–1395.
29. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова : учеб. пособие. Томск : Изд-во ТМК-Пресс, 2007. 304 с.
30. Василевич В.И. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Ботанический журнал. 1995. Т. 80, № 6. С. 28–39.
31. Кучеров И.Б., Зверев А.А. Лиственничные леса северо-востока Европейской России. I. Предтундровые и подгольцовые редколесья // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2010. № 3 (11). С. 81–109.
32. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. : Мир и семья–95, 1995. 991 с.
33. Ignatov M.S., Afonina O.M. Check-list of mosses of the former USSR // *Arctoa*. 1992. Vol. 1. P. 1–85.

34. *Konstantinova N.A., Potemkin A.D., Schljakov R.N.* Checklist of the Hepaticae and Anthocerotae of the former USSR // *Arctoa*. 1992. Vol. 1. P. 87–127.
35. *Vitikainen O., Ahti T., Kuusinen M. et al.* Checklist of lichens and allied fungi of Finland // *Nordlinia*. 1997. № 6. P. 1–123.
36. *Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. : Сельхозгиз, 1956. 472 с.
37. *Лопатин В.Д., Волков А.Д., Воронова Т.Г.* Метод экоценологических координат при изучении лесов таежной зоны // Структура и динамика лесных ландшафтов Карелии. Петрозаводск : Кар. филиал АН СССР, 1985. С. 159–180.
38. *Цаценкин И.А., Савченко И.В., Дмитриева С.И.* Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М. : ВНИИ кормов им. В.Р. Вильямса, 1978. 302 с.
39. *Hultén E., Fries M.* Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer : 3 t. Königstein : Koeltz Sci. Publ., 1986. 1172 p.
40. *Александрова В.Д., Юрковская Т.К.* Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части СССР. Л. : Наука, 1989. 64 с.
41. *Виликайнен М.И.* Типы сосновых лесов Карелии // Сосновые леса Карелии и повышение их продуктивности. Петрозаводск : Кар. филиал АН СССР, 1974. С. 22–31.
42. *Кучеров И.Б., Головина Е.О., Чепиного В.В., Гимельбрант Д.Е. и др.* Сосновые леса и редколесья Карельского берега Белого моря (Республика Карелия) // Труды КарНЦ РАН. Сер. Биogeogr. 2009. № 4. С. 30–52.
43. *Кучеров И.Б., Головина Е.О., Гимельбрант Д.Е., Чепиного В.В.* Лишайниковые и лишайниково-зеленомошные сосновые леса и редколесья Керетского Беломорья // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. Биол. 2010. № 1. С. 44–54.
44. *Kielland-Lund J.* Die Waldgesellschaften SO Norwegens // *Phytocoenologia*. 1981. Vol. 9, № 1–2. P. 53–250.
45. *Скарлыгина-Уфимцева М.Д., Плахотина Е.Е.* Биогеохимические особенности массива ультраосновных пород Петусъярви (Юго-Западная Карелия) // Современные проблемы биогеографии. Л. : Изд-во ЛГУ, 1980. С. 78–100.
46. *Шиманюк А.П.* Опыт изучения северных лесов. М. ; Л. : Сельхозгиз, 1931. 106 с.
47. *Гаврилов К.А., Карпов В.Г.* Главнейшие типы леса и почвы Вологодской области в районе распространения карбонатной морены // Труды Института леса и древесины. 1962. Т. 52. С. 5–119.
48. *Чертов О.Г.* Определение типов гумуса лесных почв. Л. : ЛенНИИЛХ, 1974. 16 с.
49. *Архипов С.С.* Заболачивание и типы лесов Котласского леспромхоза. М. : Гослестех издат, 1932. 77 с.
50. *Сабуров Д.Н.* Леса Пинеги. Л. : Наука, 1972. 173 с.
51. *Усков С.П.* Типы лесов Карелии. Петрозаводск : Кн. изд-во, 1930. 87 с.
52. *Рутковский В.И.* Типы лесов Кемского края АКССР // Труды Института изучения леса АН СССР. 1933. Т. 1. С. 1–97.
53. *Морозова О.В., Коротков В.Н.* Классификация лесной растительности Костомукшского заповедника // Заповедное дело. М., 1999. Вып. 5. С. 56–78.
54. *Смирнова З.Н.* Лесные ассоциации северо-западной части Ленинградской области // Труды Петергофского естественно-научного института. 1928. № 5. С. 119–258.
55. *Ниценко А.А.* Сосновые леса Ленинградской области // Вестник Ленинградского университета. 1960. Сер. 3. Биол. Вып. 4, № 21. С. 22–33.
56. *Самбук С.Г.* Классификация лишайниковых и зеленомошных сосновых лесов северо-запада Европейской части СССР // Ботанический журнал. 1986а. Т. 71, № 11. С. 1468–1479.
57. *Cajander A.K.* Über Waldtypen in allgemeinen // *Acta Forestalia Fennica*. 1921. Vol. 20, № 1. 41 s.

58. *Jalas J.* Zur Kausalanalyse der Verbreitung einiger nordischen Os- und Sandpflanzen // *Annales Zoologici Societatis Zoologicae-Botanicae Fennicae*. Vanamo. 1950. Vol. 24, № 1. 360 s.
59. *Kalala A.* Waldvegetationszonen Finnlands und ihre klimatischen Paralleltypen // *Annales Zoologici Societatis Zoologicae-Botanicae Fennicae*. Vanamo. 1961. Vol. 16 (suppl.). S. 65–83.
60. *Kujala V.* Über die Waldtypen der südlichen Hälfte Finnlands // *Archivum Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae*. Vanamo. 1961. Vol. 16 (suppl.). S. 14–22.
61. *Kujala V.* Forest site types of Finland // *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae*. 1979. Vol. 92, № 8. P. 1–45.
62. *Oksanen J., Ahti T.* Lichen-rich pine forest vegetation in Finland // *Annales Botanici Fennici*. 1982. Vol. 19, № 4. P. 275–301.
63. *Påhlsson L.* Vegetationstyper i Norden. Köpenhavn: Nordiska Ministerrådet, 1994. 627 s.
64. *Соловьев Ф.А.* Материалы к типологии островных боров Притоболья и южной части Челябинской области // *Труды Института биологии УФ АН СССР*. 1960. Вып. 19. С. 77–96.
65. *Василевич В.И.* К типологии лишайниковых и брусничных боров // *Вестник Ленинградского университета*. 1961. Сер. 3. Биол. Вып. 2, № 9. С. 5–15.
66. *Карпенко А.С.* Сосновые леса. Североевропейские сосновые леса // *Растительность европейской части СССР*. Л. : Наука, 1980. С. 117–133.
67. *Matuszkiewicz W.* Zur Systematik der natürlichen Kiefernwälder des mittel- und osteuropäischen Flachlandes // *Mitteilungen der floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft Gem. N.F.* 1962. Bd 9. S. 145–186.
68. *Matuszkiewicz W., Matuszkiewicz J.-M.* Przegląd fitosocjologiczny zbiorowisk leśnych Polski. Cz. 2. Bory sosnowe // *Phytocoenosis*. 1973. Vol. 2, № 4. P. 273–356.
69. *Passarge H.* Zur soziologischen Gliederung von Kiefernwäldern in nordöstlichen Mitteleuropa // *Archiv für Forstwesen (Berlin)*. 1963. Bd. 12, № 11. S. 1159–1176.
70. *Ниценко А.А.* О фитоценотипах // *Ботанический журнал*. 1965. Т. 50, № 6. С. 797–810.
71. *Василевич В.И.* Сухотравные сосняки Восточной Европы // *Ботанический журнал*. 2009. Т. 94, № 11. С. 1601–1613.
72. *Самбук Ф.В.* Наблюдения над сосновыми борами и ключевыми болотами долины и бассейна р. Облы, притока р. Луги // *Труды Ботанического музея АН СССР*. 1930. Т. 22. С. 277–310.
73. *Санников С.Н.* Циклически эрозивно-пирогенная теория естественного возобновления сосны обыкновенной // *Экология*. 1983. № 1. С. 10–20.
74. *Санников С.Н.* Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. М. : Наука, 1992. 264 с.
75. *Полухатов К.К.* Растительность Свердловской области // *Ученые записки Смоленского педагогического института*. 1958. Вып. 6. С. 3–317.
76. *Самбук Ф.В.* Печорские леса // *Труды Ботанического музея АН СССР*. 1932. Т. 24. С. 63–245.
77. *Андреев В.Н.* Лесная растительность южного Тимана // *Труды Полярной комиссии*. 1935. Т. 24. С. 7–64.
78. *Колесников Б.П.* Лесная растительность юго-восточной части бассейна Вычегды. Л. : Наука, 1985. 216 с.
79. *Говорухин В.С.* Растительность бассейна р. Илыча (Сев. Урал) // *Труды Общества по изучению Урала, Сибири и Дальнего Востока*. М., 1929. Т. 1. С. 1–106.
80. *Игошина К.Н.* Растительность северной части Верхне-Камского округа Уральской области // *Труды Биологического института Пермского университета*. 1930. Т. 3, вып. 2. С. 73–176.
81. *Лащенкова А.Н.* Сосновые леса // *Производительные силы Коми АССР*. Сыктывкар, 1954. Т. 3. Ч. 1. С. 126–156.

82. Мартыненко В.А. Светлохвойные леса // Леса Республики Коми. М. : Дизайн. Информациа. Картография, 1999. С. 105–131.
83. Игошина К.Н. Растительность Урала // Труды БИН АН СССР. 1964. Сер. 3. Геобот. Вып. 16. С. 83–230.
84. Колесников Б.П., Зубарева Р.С., Смолоногов Е.П. Лесорастительные условия и типы леса Свердловской области. Свердловск : Ин-т экол. растений и животных УНЦ АН СССР, 1973. 176 с.
85. Горчаковский П.Л. Сосновые леса Приобья как зональное ботанико-географическое явление // Ботанический журнал. 1949. Т. 34, № 5. С. 524–538.
86. Полякова М.А., Ермаков Н.Б. Классификация сосновых лесов боровых лент Минусинской межгорной котловины (Южная Сибирь) // Растительность России. 2008. № 13. С. 82–105.
87. Елизарьева М.Ф. К изучению растительности низовий р. Дубчеса (левого притока р. Енисей) // Растительный покров Красноярского края. Новосибирск : РИО СО АН СССР, 1964. Вып. 1. С. 48–59.
88. Лащинский Н.Н. Сосновые леса бассейна р. Шишиной // Растительность правобережья Енисей (южная часть Красноярского края). Новосибирск : Наука, 1971. С. 313–326.
89. Каменецкая И.В., Михайленко М.М., Савин Е.Н. Сосновые леса юго-западного Приангарья // Типы лесов Сибири. М. : Изд-во АН СССР, 1963. С. 52–107.
90. Sjörs H. Forest regions // Acta Phytogeografica Suecica. 1965. Vol. 50: Plant cover of Sweden. P. 48–63.
91. Ниценко А.А. О процессах развития растительности на обнаженных скалах // Ученые записки Ленинградского университета. Сер. биол. наук. 1951, № 143. Вып. 30. С. 86–111.
92. Солоневич К.И., Солоневич Н.Г. Геоботанический очерк района между станциями Кивач и Кяппесельга Кировской железной дороги (Карелия) // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геобот. 1936. Вып. 3. С. 395–459.
93. Дмитриева Е.В. Лишайниковые сосняки северо-запада Карельского перешейка // Вестник Ленинградского университета. 1979. Сер. 3. Биол. Вып. 3, № 18. С. 59–71.
94. Самбук С.Г. Классификация сосновых лесов Северного Приладожья // Ботанический журнал. 1986б. Т. 71, № 4. С. 441–449.
95. Ипатов В.С., Герасименко Г.Г., Трофимец В.И. Динамическая классификация сосново-еловых лесов на скалах // Ботанический журнал. 1998. Т. 83, № 2. С. 13–24.
96. Самбук С.Г., Журбенко М.П. Классификация сосновых лесов бассейна р. Ливы (юго-запад Кольского полуострова) // Труды I Молодежной конференции ботаников г. Ленинграда. Л., 1986. Ч. 2. С. 155–157. Деп. в ВИНТИ 25,09,86, № 6847а-В-86.
97. Кулешова Л.В., Коротков В.Н., Потапова Н.А. и др. Комплексный анализ послепожарных сукцессий в лесах Костомукшского заповедника (Карелия) // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101, вып. 4. С. 3–15.
98. Морозов Г.Ф. Учение о лесе. 7-е изд. М. ; Л. : Гослесбуиздат, 1949. 455 с.
99. Кучеров И.Б., Загидуллина А.Т. Самовосстановление растительных сообществ: примеры, механизмы, подходы к описанию // Журнал общей биологии. 2001. Т. 62, № 5. С. 410–424.
100. Раменская М.Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л. : Наука, 1983. 203 с.
101. Никольский П.Н., Изотов И.И. Очерк растительности полосы вдоль Парандово-Ругозерского тракта // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геобот. 1936. Вып. 3. С. 345–394.
102. Салазкин А.С. Очерк растительности бассейна р. Умбы // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геобот. 1936. Вып. 3. С. 69–139.
103. Леонтьев А.М. Растительность Беломорско-Кулойской части Северного края // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геобот. 1937. Вып. 2. С. 81–222.

104. *Солоневич К.И.* Геоботанический очерк района западной части Кемь-Ухтинского тракта (Карелия) // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геобот. 1934. Вып. 1. С. 53–87.
105. *Соколова Л.А.* Растительность района Лоухи-Кестеньгского тракта (Карелия) // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геобот. 1936. Вып. 3. С. 241–306.
106. *Соколова Л.А.* Материалы к геоботаническому районированию Онего-Северодвинского водораздела и Онежского полуострова // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геобот. 1937. Вып. 2. С. 9–80.
107. *Львов П.Н., Ипатов Л.Ф.* Лесная типология на географической основе. Архангельск : Сев.-Зап. кн. изд-во, 1976. 195 с.
108. *Чертовской В.Г., Волосевич И.В.* Основные типы сосновых и еловых северотаежных лесов // Вопросы таежного лесоводства на Европейском Севере. М. : Лесная промышленность, 1967. С. 23–35.
109. *Нештаев В.Ю., Потокин А.Ф., Томаева И.Ф. и др.* Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского государственного заповедника. СПб. : Гос. природн. заповедник «Верхне-Тазовский», 2002. 154 с.
110. *Щербаков И.П.* Введение в типологию среднетаежных лесов Якутии // Исследования растительности и почв в лесах северо-востока СССР. Иркутск : Кн. изд-во, 1971. С. 3–33.
111. *Щербаков И.П.* Лесной покров северо-востока СССР. Новосибирск : Наука, 1975. 344 с.
112. *Семенова-Тян-Шанская А.М.* Сосновые леса // Растительный покров СССР: Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР» М 1: 4 000 000. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1956. Т. 1. С. 217–248.
113. *Ahti T., Oksanen J.* Epigeic lichen communities of taiga and tundra regions // *Vegetatio*. 1990. Vol. 86, № 1. P. 39–70.
114. *Игошина К.Н.* К изучению растительности Енисейского кряжа // Труды БИН АН СССР. 1951. Сер. 3. Геобот. Вып. 7. С. 331–336.
115. *Сукачев В.Н.* Растительность верхней части бассейна реки Тунгира Олекминского округа Якутской области // Труды Амурской экспедиции. 1912. Вып. 16. 280 с.
116. *Шенников А.П.* К ботанической географии лесного северо-востока европейской части СССР // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геобот. 1941. Вып. 4. С. 35–46.
117. *Юрцев Б.А.* Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М. ; Л. : Наука, 1966. 94 с.
118. *Репневский В.В.* Естественное возобновление в сосняках Мурманской области // Лесное хозяйство. 1963. № 9. С. 11–16.
119. *Цветков В.Ф.* Роль предварительного возобновления сосны при формировании древостоев в лишайниковых и брусничных борах Кольского полуострова : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л. : ЛТА им С.М. Кирова, 1971. 24 с.
120. *Цветков В.Ф., Семенов Б.А.* Сосняки Крайнего Севера. М. : Агропромиздат, 1985. 115 с.
121. *Некрасова Т.П.* Очерк растительности Лапландского заповедника // Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. 1935. Т. 64, вып. 2. С. 239–272.
122. *Нештаев В.Ю., Нештаева В.Ю.* Синтаксономическое разнообразие сосновых лесов Лапландского заповедника // Ботанический журнал. 2002. Т. 87, № 1. С. 99–121.
123. *Некрасова Т.П.* Растительность альпийского и субальпийского поясов Чуна-тундры // Труды Лапландского государственного заповедника. М., 1938. Вып. 1. С. 7–176.
124. *Морозова О.В., Заугольнова Л.Б., Исаева Л.В., Костина В.А.* Классификация боральных лесов севера Европейской России. I. Олиготрофные хвойные леса // Растительность России. 2008. № 13. С. 61–82.
125. *Коровкин А.А.* Геоботанический очерк Хибинского массива // Известия Государственного русского географического общества. 1934. Т. 66, вып. 6. С. 787–825.

126. Аврорин Н.А., Качурин М.Х., Коровкин А.А. Материалы по растительности Хибинских гор // Труды СОПС АН СССР. Сер. Кольск. 1936. Вып. 11. С. 3–95.
127. Любимова А.А. Растительность и почвы побережья оз. Ловозеро (Кольский полуостров) // Труды БИН АН СССР. 1937. Сер. 3: Геобот. Вып. 2. С. 345–489.
128. Regel K. Die Pflanzendecke der Halbinsel Kola. Teil I. Lapponia Varsugae // Memories de la faculte des sciences de l'universite de Lithuanie. Kaunas : Valstubes Spaustuve, 1923. 246 S.
129. Regel K. Die Pflanzendecke der Halbinsel Kola. Teil II. Lapponia Ponojensis und Lapponia Imandrae // Memories de la faculte des sciences de l'universite de Lithuanie. Kaunas : Valstubes Spaustuve, 1927. S. 135–356.
130. Васильев С.В. Сосновые редколесья севера Западной Сибири // Ботанический журнал. 1994. Т. 79, № 4. С. 87–99.
131. Громцев А.Н., Литинский П.Ю., Петров Н.В. и др. Лесной покров // Скальные ландшафты Карельского побережья Белого моря: природные особенности, хозяйственное освоение, меры по сохранению. Петрозаводск : КарНЦ РАН, 2008. С. 51–61.
132. Юрковская Т.К. Структура растительного покрова северо-запада Карелии на примере окрестностей озера Контокки // Пути изучения и освоения болот северо-запада европейской части СССР. Л. : Наука, 1974. С. 32–36.
133. Вехов В.Н. Растительность Кемь-Лудского архипелага // Труды Кандалакшского заповедника. 1969. Вып. 7. С. 60–125.
134. Вехов В.Н., Георгиевский А.Б. Сосновые леса Ковдского полуострова и острова Великого // Флора и растительность заповедников РСФСР. М. : ЦНИИЛ Главохоты РСФСР, 1981. С. 63–80.
135. Назимова Д.И. Алтае-Саянская горная лесорастительная область // Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск : Наука, 1980. С. 26–149.
136. Панарин И.И. Леса Читинского Забайкалья. Новосибирск : Наука, 1977. 232 с.
137. Тюлина Л.А. Лесная растительность средней и нижней части бассейна р. Учтура. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1962. 147 с.
138. Kielland-Lund J. Syntaxonomy of Norwegian forest vegetation // Phytocoenologia. 1994. Vol. 24. P. 294–310.

Поступила в редакцию 03.04.2012 г.

*Tomsk State University Journal of Biology. 2012. № 3 (19). P. 46–80*

doi: 10.17223/19988591/19/4

Иля В. Kucherov<sup>1</sup>, Andrei A. Zverev<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Science, Saint-Petersburg, Russia

<sup>2</sup> Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia

#### SCOTS PINE-LICHEN FORESTS IN THE MIDDLE AND NORTHERN TAIGA OF EUROPEAN RUSSIA

Following the dominant-floristic approach to vegetation, 9 syntaxa of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forests and open woodlands with fruticose lichen ground cover dominated by *Cladina* spp. (*C. arbuscula*, *C. rangiferina*, and *C. stellaris*), namely 2 associations with 5 subassociations and 8 variants, were distinguished in the northern and middle taiga of European Russia (all the units are given in the synoptic table). All the communities are subject to periodic fire; the postfire succession differences due to lichen ecology and canopy density are briefly discussed at the beginning of the paper in general accordance with the classical works by K.W. Kershaw.

The **Cladino-Pinetum** (P.) with no dwarfshrub layer or that of *Calluna vulgaris* with the admixture of *Vaccinium vitis-idaea* is a southern and middle taiga syntaxon, also distributed in the south of the northern taiga subzone. It is subdivided into 2 subassociations, the **typicum** and **polytrichetosum commune**, growing on sand and on silicate rock, respectively. The petrophytic **subass. polytrichetosum** is distinguished due to local paludification in the cliff «pockets» which results in the presence of *Polytrichum commune* and *Sphagnum* spp. sect. *Acutifolia*. The rock plants *Polypodium vulgare* and *Cladonia macrophylla* are also typical together with *Juniperus communis* and *Hieracium umbellatum*.

The **Empetro-Cladino-P.** is the northern taiga unit with a dwarfshrub layer with the participation of the hypoarctic ericoid species like *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*, and *Ledum palustre*, also with the moss *Dicranum fuscescens*. It is subdivided into the 3 subordinate subassociations, the **typicum** and **betuletosum czerepanovii** occurring on sand in the southern and the northern belts of the subzone, respectively, and the **arctoparmelietosum** restricted to rock outcrops throughout the subzone. The northernmost **subass. betuletosum** is typical of the presence of the arctic-alpine lichens like *Stereocaulon paschale*, *S. alpinum*, *Nephroma arcticum*, and *Flavocetraria nivalis*, also the hypoarctic plants like *Betula czerepanovii* and *Arctous alpina*, and the northern-boreal moss *Dicranum drummondii*. The petrophytic **subass. arctoparmelietosum** is marked by the dark-coniferous forest mesophytes like *Trientalis europaea* and *Linnaea borealis*. The both petrophytic subassociations are typical of *Betula pendula*, *Avenella flexuosa*, *Ptilidium ciliare*, *Dicranum scoparium*, and *Racomitrium microcarpon*; *Arctoparmelia centrifuga* appears dominant but not determinant on bare rock.

The association distribution mainly follows the subzonal pattern, although the ranges of both the associations overlap in the southern belt of the northern taiga subzone. The subassociations differ due to both the climate (the **Empetro-Cladino-P. typicum** vs. **betuletosum czerepanovii**), and the bedrock (the Fennoscandian petrophytic **Cladino-P. polytrichetosum** and **arctoparmelietosum** vs. psammophytic units with wider distribution). Variants of the psammophytic subassociations are subdivided into the western and the eastern ones due to presence/absence of the same group of species (*Calluna vulgaris*, *Festuca ovina* and *Cladonia cornuta*, common to the west and replaced by *Calamagrostis epigeios* and *Chamaenerion angustifolium* to the east of the Mezen R.). Whereas the northern-boreal petrophytic subassociation variants are governed by previous fire intensity: after the most severe fire, the **var. Arctostaphylos uva-ursi** is observed.

**Key words:** *Pinus sylvestris*, Scots pine-lichen forests, northern taiga, middle taiga, European Russia, classification of vegetation.

Received April 3, 2012