

## СЕЛЬСКОЕ И ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО

УДК 581.526.426.2 (470.1)

И.Б. Кучеров, А.А. Зверев

### ЛИСТВЕННИЧНЫЕ ЛЕСА СЕВЕРА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ. I. ПРЕДТУНДРОВЫЕ И ПОДГОЛЬЦОВЫЕ РЕДКОЛЕСЬЯ

С помощью метода доминантно-флористической классификации выделено 10 синтаксонов лиственничных предтундровых и подгольцовых редколесий на северо-востоке Европейской России – 4 ассоциации с 7 субассоциациями и 3 вариантами. Проанализировано географическое распространение выделенных синтаксонов, а также характер их приуроченности к силикатным либо ультраосновным горным породам.

**Ключевые слова:** *Larix sibirica*; предтундровые редколесья; Урал; классификация растительности.

Лиственничные (из *Larix sibirica* Ledeb.) леса – одна из важнейших лесных формаций на юге Центральной Сибири и в Западной Сибири – представлены и на северо-востоке Европейской России (включая Урал). Однако здесь они играют намного менее значимую роль по сравнению с еловыми (из *Picea abies* s.l.) и сосновыми (из *Pinus sylvestris*) лесами. Граница ареала сибирской лиственницы на европейском Северо-Востоке крайне прихотлива [1–3].

Считается, что формация сибирских лиственничников достигла наибольшего распространения на запад в плейстоцене и древнем голоцене в составе комплекса сообществ урало-сибирской лесостепи. Однако, начиная с раннего голоцена, ареал лиственницы и лиственничных лесов в Восточной Европе подвергается редукции – как благодаря установлению в целом более теплых и влажных климатических условий, не столь континентальных, как в древнем голоцене, так и под действием конкурентного давления со стороны ели (в Сибири – также других темнохвойно-таежных видов деревьев).

*Larix sibirica* удерживает свои позиции либо на крайних широтных и высотных пределах формирования лесной растительности (на фоне умеренно континентального климата), либо в условиях экстремальных проявлений поверхностной эрозии, на обнажениях известняков либо гипсов, где поселение других видов хвойных затруднено. Только здесь лиственничные леса являются коренными. В северной тайге лиственничники могут формироваться также после обширных пожаров, но в этом случае они быстро сменяются ельниками в ходе восстановительных сукцессий. В настоящее время *Larix sibirica* как вид считается вымирающим в европейской России [1–3, 4, 5].

Пыльцевая продукция у *L. sibirica* сравнительно невелика, в связи с чем даже в приповерхностных пробах, взятых в современных лиственничных ле-

сах, содержится лишь малое количество ее пыльцы [6]. Поэтому при большинстве реконструкций растительности голоцена северо-востока Европы лиственница не обнаруживается на пыльцевых диаграммах вне области массового распространения лесов с ее господством [7–11]. Однако при прицельном поиске пыльцевых зерен лиственницы они обнаруживаются в опорных разрезах голоцена европейского лесного Северо-Востока вплоть до самого дна, как это имеет место на Тиманском кряже [6]. Этим подтверждается представление о древности лиственничных лесов как формации и о самобытности ее ценофлоры, восходящей к плейстоцену [12, 13] и далее к плиоцену [14].

Ценоотическое разнообразие лиственничников из *L. sibirica* сравнительно полно выявлено в Западной Сибири и на Алтае [15–31], а также на Среднем и Южном Урале [32–34, 20, 35–37 и др.]. Однако на северо-востоке Европейской России изучение этой формации практически не продвинулось с начала XX в. [4, 38–44] и послевоенных лет [12]. Исключением являются работы Д.Н. Сабурова [45] по лесам бассейна р. Пинеги, Н.И. Непомилуевой [46 и др.] на Приполярном Урале и ряд других публикаций. Ситуация усугубляется труднодоступностью многих районов европейского Северо-Востока.

В основу классификации положено 180 описаний лиственничных лесов и редколесий как выполненных авторами, так и ранее опубликованных в литературе. Классификация разработана с использованием программы IBIS 6.0 [47] доминантно-флористическим методом. Последний предполагает уточнение объема ассоциаций и субассоциаций, выделенных по доминантам, с помощью детерминантных групп экологически близких видов, затем проверку флористической однородности выделенных синтаксонов в объеме каждой из групп с использованием непараметрического критерия Кокрена [48]. Варианты могут выделяться только по детерминантным группам; ранги синтаксонов задаются структурой фитоценологических таблиц с учетом суммы знаний о лесах данного типа. Метод наиболее «чутко» учитывает как роль эдификаторов в сложении растительности, так и ее флористические особенности в условиях конкретных типов экотопов [49, 50].

Объем детерминантных групп оценивался для всего массива описаний валовой таблицы, которая при этом естественным образом распалась на две части. Первая из них (78 описаний по данным литературы) соответствует предтундровым и подгольцовым редколесьям Приполярного и Полярного Урала, а также бассейна нижней Печоры. Вторая (102 описания) объединяет равнинные северо- и среднетаежные леса, в том числе на известняках и гипсах; им будет посвящена отдельная статья. Сходное подразделение лиственничников севера Западной Сибири по широтным грациям проводили А.И. Лесков [18] и И.С. Ильина [30].

Синтаксоны лиственничных редколесий сведены в фитоценологическую таблицу (см. таблицу). В отличие от работ В.И. Василевича, предложившего доминантно-флористический метод [48, 51 и др.], а также более ранних работ первого из авторов статьи [52 и др.], мы пользуемся не двух-, а трехчастным наименованием синтаксонов, используя собственный эпитет для каждого из подчиненных ярусов лесного сообщества, как это уже делалось нами ранее при классификации сосняков Керетского Беломорья [49]. Это позволяет до-

биться большей наглядности и способствует лучшему распознаванию участков синтаксонов в природе.

Номенклатура сосудистых растений дана по С.К. Черепанову [53], листостебельных мхов – по М.С. Игнатову и О.М. Афоной [54], печеночных мхов – по Н.А. Константиновой и др. [55], лишайников – по О. Vitikainen et al. [56]. Экологические характеристики диагностических групп видов в тексте основаны: для тундровых видов – на «Арктической флоре СССР» [57], для лесных – также на шкалах Л.Г. Раменского [58] и В.Д. Лопатина [59]. Данные о распространении сосудистых растений приводятся по «Арктической флоре СССР» [57], «Флоре европейской части СССР» [60], «Флоре Восточной Европы» [61], Е. Hultén [62] и Н. Meusel [63], мхов – по М.С. Игнатову и О.М. Афоной [54], И.И. Абрамову и Л.А. Волковой [64].

**Stereocaulo-Cladino-Laricetum** (L.) – **лиственничник лишайниковый приполярный** (пепельниково-ягельный; № 1–4; см. таблицу). Сообщества северного предела лесной растительности на легких почвах на европейском Северо-Востоке [4, 12] и в Западной Сибири [20], а также верхнего предела лесов на Полярном и Приполярном Урале [12, 40–42, 46]. Древостой разрежен (сомкнутость 0,2–0,3); высота деревьев не превышает 5–10 м, сквозистые кроны имеют флагообразную форму, сформировавшуюся под действием сильных ветров. В кустарниковом ярусе присутствует низкорослая криво- и многостовольная *Betula czerepanovii*. В ярусе кустарничков господствуют гипоарктобореальные (*Vaccinium uliginosum* s.l., *Ledum palustre*), гипоарктические (*Empetrum hermaphroditum*) и арктоальпийские (*Arctous alpina*) эрикоидные психро- и оксилomezофиты, доминанты растительности лесотундры и кустарничковой тундры. Обильна *Vaccinium vitis-idaea*; из трав постоянно присутствует *Festuca ovina* s.l. Лишайниковый покров сомкнутый либо пятнистый, с разрывами на пятнах обнаженного щебня. В его составе преобладают кустистые кладины (*Cladina arbuscula* s.l., *C. rangiferina* s.l., *C. stellaris*), которым всегда сопутствуют тундровые цетрарии (*Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*) и *Stereocaulon paschale*. Характерна примесь тундрового печеночника *Ptilidium ciliare*. Разрастание *Stereocaulon paschale* (а также *S. alpinum*) свидетельствует о поверхностной эрозии почвы, обусловленной гравитационной подвижностью щебнистого субстрата, дефляцией, криогенными процессами, выпасом северных оленей, возможно, также возрастным циклическим разрушением фрагментов ягельного ковра [65]. Сочетание *Cladina stellaris*, *Stereocaulon paschale*, *Flavocetraria nivalis* и *F. cucullata* (в регионе к этой же группе видов тяготеет *Polytrichum juniperinum*) является диагностическим для данной ассоциации и отличает ее от других типов лиственничных редколесий (см. таблицу). Эта же группа свойственна лишайниковым соснякам крайнесеверной тайги Кольского п-ова [66–69], отличая их от более южных типов лишайниковых боров, где кустистые кладины не сопровождаются тундровыми видами лишайников [49, 52, 70–73 и др.]. Лишайниковые леса и редколесья крайнесеверной тайги – как сосновые, так и лиственничные, а также горные еловые – следует считать обусловленными не только пирогенно [72, 73], но и климатически [20, 74].

В регионе можно выделить две субассоциации – крайнесеверную равнинную псаммофитную и более широко распространенную горно-равнинную.

Фитоценологическая характеристика предтундровых и горных лиственничных редколесий бассейна  
р. Печоры, Полярного и Приполярного Урала

Вид	Синтаксоны									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Polytrichum piliferum</i>	13 75	3 42	-	3 22	-	-	-	-	-	-
<i>Armeria scabra</i>	2 75	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cetraria ericetorum</i>	2 50	8	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eremogone polaris</i>	1 50	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladina stellaris</i>	3 75	2 92	1 100	9 100	1 21	-	13	-	-	-
<i>Stereocaulon paschale</i>	15 100	1 75	1 100	18 78	1 21	-	-	1 13	-	25
<i>Flavocetraria cucullata</i>	11 75	2 100	1 100	33	-	-	-	-	-	-
<i>F. nivalis</i>	8 100	5 75	1 100	11	-	-	-	-	-	-
<i>Polytrichum juniperinum</i>	-	1 67	-	1 11	-	-	-	-	-	-
<i>Betula czerepanovii</i>	9 100	1 83	100	1 22	-	-	-	1 13	6 100	2 50
<i>Ptilidium ciliare</i>	5 50	2 92	1 100	44	7	-	25	-	1 86	-
<i>Aulacomnium turgidum</i>	-	6 100	-	33	-	-	-	-	-	-
<i>Hierochloë alpina</i>	-	3 75	-	11	-	-	-	-	-	-
<i>Rhytidium rugosum</i>	-	2 75	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Thamnomia vermicularis</i>	-	1 50	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dryas octopetala</i> s.l.	-	3 33	-	-	7	-	-	-	-	-
<i>Saxifraga spinulosa</i>	-	25	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Carex rupestris</i>	-	1 25	21 100	-	-	-	-	-	-	-
<i>Minuartia arctica</i> s.l.	-	17	4 100	-	-	-	-	-	14	-
<i>Dianthus repens</i>	-	17	1 71	-	-	-	-	-	-	-
<i>Alectoria ochroleuca</i>	-	1 42	-	-	7	-	-	-	-	-
<i>Betula nana</i>	15 75	5 100	5 100	38 100	42 93	6 80	9 75	15 100	17 100	43 100
<i>Bistorta elliptica</i>	-	3 58	9 100	2 67	3 43	5 60	6 100	7 100	10 86	9 100
<i>Salix phylicifolia</i> + <i>pulchra</i>	-	2 92	-	33	7 1 40	6 63	6 63	13 86	86 2 100	-
<i>Dicranum congestum</i>	-	1 58	1 100	2 56	1 14	1 20	25 1 71	1 25	1 71	-
<i>Cladonia gracilis</i> + <i>elongata</i>	-	1 58	-	2 56	29	20	13 1 13	1 13	-	1 25

Вид	Синтаксоны									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Polytrichum strictum</i>	-	2 83	-	4 56	-	1 20	-	1 13	1 86	2 100
<i>Carex bigelowii + arctisibirica</i>	-	5 42	20 100	1 22	-	-	25	1 25	8 100	1 25
<i>Dicranum fuscescens</i>	1 25	4 67	1 100	33	-	-	-	-	1 14	2 75
<i>Sanionia uncinata</i>	-	-	1 100	22	7	-	13	1 13	14	1 25
<i>Pedicularis oederi</i>	-	17	1 71	-	-	-	13	-	29	-
<i>Poa alpigena</i>	-	1	8 1 43	-	-	-	-	13	3 14	1 25
<i>Carex melanocarpa</i>	-	8	2 57	-	-	-	-	-	-	25
<i>Silene acaulis</i>	-	8	1 57	-	-	-	13	-	14	-
<i>Carex redowskiana</i>	-	8	6 57	-	-	-	-	-	-	-
<i>Juncus trifidus</i>	-	-	2 57	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cerastium jensejense</i>	-	-	43	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pachypleurum alpinum</i>	-	33	3 86	11	7	-	1 38	1 50	3 71	25
<i>Rumex lapponicus</i>	-	-	57	-	-	-	1 25	1 50	1 57	-
<i>Tomentypnum nitens</i>	-	8	1 100	-	-	-	38	-	1 71	1 25
<i>Andromeda polifolia</i> s.l.	-	17	6 86	-	-	-	-	-	2 71	10 50
<i>Vaccinium myrtillos</i>	-	2 8	-	8 56	12 50	17 100	-	-	6 88	6 50
<i>Avenella flexuosa</i> s.l.	-	-	-	8 100	4 36	1 40	1 13	14 88	8	-
<i>Trientalis europaea</i>	-	-	-	22	1 36	2 80	38	1 50	14	1 25
<i>Rubus arcticus</i>	-	17	-	22	3 36	7 100	25	1 38	29	3 50
<i>Carex globularis</i>	-	1 8	-	1 11	1 14	4 80	-	13	1 14	13 100
<i>Rubus chamaemorus</i>	-	-	-	11	7	5 80	-	-	-	2 50
<i>Veratrum lobelianum</i> s.l.	-	-	14	-	-	1 60	1 63	2 88	2 100	-
<i>Calamagrostis purpurea</i> s.l.	-	-	-	-	-	7 60	22 75	12 75	5 43	-
<i>Aconitum septentrionale</i>	-	-	-	-	-	3 20	7 38	4 63	14	-
<i>Duschekia fruticosa</i>	-	8	-	-	7	8 80	9 50	1 13	-	-
<i>Ribes spicatum</i> s.l.	-	-	-	-	7	-	1 38	1 13	-	-
<i>Salix hastata</i>	-	-	-	-	-	-	2 63	-	14	-
<i>Anthriscus sylvestris</i> s.l.	-	-	-	-	-	-	50	-	-	-
<i>Angelica decurrens</i>	-	-	-	-	-	-	1 38	-	14	-

Флора



Вид	Синтаксоны									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Larix sibirica</i>	19 100	24 100	15 100	28 100	30 100	34 100	34 100	21 100	36 100	35 100
<i>Picea obovata</i>	-	1 25	-	1 33	1 21	2 40	4 63	2 25	8 29	-
<i>Betula pubescens</i> s.l.	-	-	-	-	1 14	16 80	4 63	-	-	-
<i>Picea obovata</i>	-	-	-	-	2 43	-	-	-	1 86	1 50
<i>Juniperus communis</i> s.l.	3 25	1 42	1 43	1 22	10 57	40	9 75	3 63	1 100	-
<i>Rosa acicularis</i>	-	1 83	-	44 1 14	1 14	-	1 38	2 50	-	1 25
<i>Picea obovata</i>	-	58	-	22 1 43	1 43	-	-	38	-	-
<i>Sorbus aucuparia</i> + <i>sibirica</i>	-	-	-	-	2 29	3 60	13 2 38	14	-	-
<i>Larix sibirica</i>	-	-	-	33 2 50	2 50	-	-	50	-	-
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	11 100	7 92	4 86	4 67	5 93	4 60	1 63	1 38	3 100	4 75
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	10 75	22 100	3 100	7 89	5 79	20	2 63	1 13	5 100	11 100
<i>Vaccinium uliginosum</i> s.l.	8 75	15 100	18 100	3 78	6 79	20	3 63	13 7 100	3 100	3 100
<i>Solidago virgaurea</i> s.l.	1 100	1 33	1 29	2 67	1 29	2 80	4 63	3 88	4 100	3 50
<i>Festuca ovina</i> s.l.	4 75	11 92	4 86	9 44	4 57	1 40	1 38	2 25	14 3 75	1 75
<i>Ledum palustre</i>	-	6 92	1 43	33	-	-	-	-	1 86	1 75
<i>Geranium albiglorum</i> + <i>sylvaticum</i>	-	-	14	11	-	3 40	9 100	10 88	7 86	-
<i>Arctous alpina</i>	5 75	10 67	6 71	1 22	2 29	-	-	-	-	-
<i>Sanguisorba officinalis</i>	-	1 25	1 14	11	1 21	20	2 38	1 38	9 86	-
<i>Galium boreale</i>	-	1 17	-	11	1 21	-	2 88	3 75	-	-
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	-	17	-	11	-	10 60	1 38	3 100	14	-
<i>Thalictrum alpinum</i>	-	8 1 43	-	-	14	-	1 25	-	9 86	-
<i>Achillea millefolium</i>	25	-	14	11	1 21	-	25 2 50	14	-	-
<i>Saussurea alpina</i>	-	17 1 29	-	-	21	-	13 25	25 43	-	-
<i>Linnæa borealis</i>	-	8	-	-	1 14	5 80	-	1 13	14 1 50	-
<i>Tephrosia integrifolia</i> s.l.	-	8	29	-	-	-	13 25	1 57	-	-
<i>Festuca rubra</i> s.l.	-	-	1 29	11	-	-	13	13 1 43	-	-
<i>Silene repens</i>	-	17 1 71	-	-	-	-	-	-	14	-
<i>Equisetum sylvaticum</i>	-	-	-	1 33	7	-	1 25	-	-	1 25
<i>Lycopodium annotinum</i> s.l.	-	-	-	1 22	7 40	-	-	-	14 1 25	-
<i>Parnassia palustris</i>	-	8	14	-	-	-	13	-	1 57	-

Вид	Синтаксоны									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Orthilia secunda</i>	—	8	—	—	—	—	2	13	1	—
<i>Allium schoenoprasum</i>	—	—	14	—	—	—	—	—	3	—
<i>Bistorta vivipara</i>	—	8	—	—	—	—	1	25	—	—
<i>Cirsium heterophyllum</i>	—	—	—	11	—	—	25	2	14	—
<i>Pyrola minor</i>	—	—	—	11	14	—	1	38	—	—
<i>Campanula rotundifolia</i>	—	—	—	—	14	—	13	1	—	—
<i>Salix reticulata</i>	—	8	—	—	4	—	3	25	—	—
<i>Antennaria dioica</i>	—	—	—	1	14	—	1	13	—	—
<i>Carex brunnescens</i>	—	—	—	2	7	—	—	13	—	—
<i>Poa lapponica</i>	—	—	—	—	—	—	2	25	1	—
<i>Alchemilla murbeckiana</i>	—	—	—	—	—	—	13	2	—	—
<i>Rhodiola rosea</i>	—	8	—	—	—	—	13	1	—	—
<i>Cardaminopsis septentrionalis</i>	—	8	29	—	—	—	13	1	—	—
<i>Angelica sylvestris</i>	—	—	—	—	—	—	13	1	—	—
<i>Gaium verum</i>	—	—	—	—	—	—	1	38	—	—
<i>Huperzia selago</i> s.l.	—	8	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Eritrichium villosum</i>	—	8	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Thymus serpyllum</i> s.l.	—	—	1	—	—	—	—	—	1	—
<i>Milium effusum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Delphinium elatum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pleurozium schreberi</i>	4	9	1	19	50	21	1	38	2	100
<i>Hylocomium splendens</i>	d	5	—	5	17	5	3	75	2	100
<i>Cladina arbuscula</i> s.l.	d	8	20	16	2	40	—	—	1	—
<i>Cladina rangiferina</i> s.l.	d	2	10	8	2	20	13	1	—	—
<i>Cetraria islandica</i>	d	5	1	1	14	—	13	1	—	—
<i>Polytrichum commune</i>	d	—	—	4	10	13	1	—	—	—
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	d	1	67	—	2	60	1	25	2	75
<i>Peltigera aphthosa</i> + <i>leucophlebia</i>	d	—	25	1	1	2	13	1	14	25
<i>Dicranum elongatum</i>	d	—	1	10	—	—	—	—	—	—
<i>Nephroma arcticum</i>	d	1	25	—	21	—	—	1	—	75



Вид	Синтаксоны																				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10											
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	d	42	10	100	-	-	-	-	-	-											
<i>Dicranum bonjeanii</i>	d	-	-	22	-	-	-	13	1	71											
<i>Dicranum spadicеum</i>	d	17	-	11	-	-	-	-	1	71											
<i>Cladonia coccifera</i> s.l.	d	25	8	1	44	7	-	-	-	-											
<i>Peltigera polydactyla</i>	d	-	25	-	22	-	-	-	-	50											
<i>P. canina</i> s.l.	d	-	-	22	2	29	-	-	-	-											
<i>Rhytidadelphus triquetrus</i>	d	-	-	-	7	-	38	-	-	-											
<i>Dicranum majus</i>	d	-	-	11	7	1	20	13	-	1											
<i>D. bergeri</i>	d	-	-	-	-	-	-	-	-	-											
<i>Barbilophozia lycorodoides</i>	d	-	42	-	-	-	-	1	38	-											
<i>Calliergonella lindbergii</i>	d	-	-	-	-	-	38	-	-	-											
Сомкнутость крон / проективное покрытие, %, и высота ярусов, м:																					
1-го яруса древостоя	a1	0,2	7	0,3	8	0,2	6	0,3	10	0,4	11	0,5	13	0,4	12	0,2	10	0,4	14	0,4	9
2-го яруса древостоя	a2	-	-	+	+	-	-	+	0,5	+	-	-	-	-	-	-	-	-	0,1	-	+
подроста и подлеска	b	10	20	3	20	3	35	65	20	40	30	25	45								
травяно-кустарничкового	c	50	95	90	60	60	65	70	90	90	90	100	75								
мохово-лишайникового	d	80	90	60	95	90	90	45	5	30	10	95									
Кол-во описаний		4	12	7	9	14	5	8	7	8	7	4									

*Примечание.* Синтаксоны: 1-4 – Stereocaulo-Cladino-Laricetum (L.): 1 – armerietosum, 2-4 – betuletosum nani; 2 – var. typ., 3 – var. Carex rupestris, 4 – var. Vaccinium myrtillus; 5-6 – Hylacomio-Betulo nani-L.: 5 – subass. typ., 6 – subass. rubetosum arctici; 7-9 – Bistorto-Geranio-L.: 7 – subass. calamagrostietosum, 8 – subass. avenelletosum, 9 – subass. anthoxanthetosum; 10 – Sphagno-Betulo nani-L.

Ярусы: a1 и a2 – 1-й и 2-й ярусы древостоя, b – подрост и подлесок, c – травяно-кустарничковый, d – мохово-лишайниковый. Для видов приводятся: в левой части колонок – среднее проективное покрытие, в правой – постоянство, при характеристике древостоя – соответственно средние сомкнутость крон и высота. Виды в пределах детерминантных групп по ярусам расположены в порядке убывания встречаемости во всем массиве описаний, входящих в таблицу. Исключены: виды со встречаемостью не более 20% (для сопутствующих видов – не более 40%) хотя бы в одном из синтаксонов, всходы деревьев и кустарников, эпифитные лишайники и мохообразные. Диагностические группы видов в массиве таблицы обведены полужирной рамкой.

**Subass. armerietosum** (№ 1; см. таблицу) описана по данным Ф.В. Самбука [4, 43: Laricetum licheno-betulosum, L. stereocaulo-betulosum, Lariceto-Betuletum cladinosum] на крайнем северном пределе лесной растительности в низовьях р. Печоры (Ненецкий автономный округ: Белошцелье, Тельвисочное). Сообщества формируются при основании склонов холмов и в озерных котловинах, на морских песках Бореальной трансгрессии [75]. Сомкнутость редколесья не более 0,2 при высоте 5–7 м. Кустарниковый ярус (проективное покрытие 5–30, в среднем 10%) представлен куртинами низкой *Betula czerepanovii*, иногда также *Juniperus sibirica* (*J. communis* s.l.); *Betula nana* нетипична, о чем говорит и Ю.П. Юдин [12]. В ярусе кустарничков (45–60%) «выпадает» *Ledum palustre*, господствуют *Empetrum hermaphroditum* и *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum* мало. В лишайниковом покрове *Stereocaulon paschale* и *Flavocetraria cucullata* более обильны, чем виды *Cladina*; сравнительно много также *Cetraria islandica*. Диагностический блок видов, отличающий эту субассоциацию от ерниковой (см. ниже), формируют эрозиофилы (*Polytrichum piliferum*, *Cetraria ericetorum*) и гипоарктические псаммофиты – *Eremogone polaris* (тундровый дериват лесостепной *E. graminifolia* s.l.) и характерная для берегов арктических морей *Armeria scabra* (*A. maritima* s.l.).

Синтаксон, помимо низовой самой Печоры, отмечен на дренированных песчаных почвах в долинах ее левого (р. Сула) и правого (р. Куя) нижних притоков [12, 76, 77]. Он известен также на песках междуречья Войкара и Сыни при основании восточного макросклона Полярного Урала (Б.Н. Городков [40], В.Б. Сочава [41]: *Stereocaulolaricetum festucosum*). Кроме того, встречается в долинах рек восточного макросклона, в приобских предгорьях Приполярного Урала [36] и приполярных районах Западной Сибири [20], в том числе в бассейне р. Ныды на Гыданском п-ове [23]. В Западной Сибири лишайниковые листовенничные редколесья на песках образуют крайний северный предел леса [78]. Здесь, в отличие от европейско-уральских сообществ, появляется *Betula nana*, однако она малообильна и имеет стланиковую форму, не формируя своего яруса [23].

Возможно, данная субассоциация, равно как и следующая, заслуживает более высокого классификационного ранга, что может быть установлено при большем числе описаний.

**Subass. betuletosum nani** – листовенничник ерниковый лишайниковый (№ 2–4; см. таблицу). В регионе субассоциация приурочена преимущественно к Полярному и (в меньшей степени) Приполярному Уралу (*Laricetum cladinosum montanum* [12, 76]). Ее отличает от вышеописанной псаммофитной и одновременно сближает со всеми остальными типами листовенничных редколесий европейского Северо-Востока дифференциальный блок гипоарктических видов, среди которых особенно значим ерник *Betula nana* – доминант зональных южных тундр европейско-западносибирского сектора Арктики до Енисея (восточнее аналогичную роль играет *B. exilis*), а также их высотных аналогов в подгольцовом поясе Урала и гор Фенноскандии [57]. В рассматриваемых редколесьях *Betula nana*, как правило, формирует кустарниковый ярус той или иной степени густоты (тогда как *B. czerepanovii* представлена

отдельными растениями (в среднем 1%) и собственного подъяруса не образует). Кроме *B. nana*, в состав диагностического блока входят урало-сибирский гипоарктомонтанный *Bistorta elliptica* (*B. major* s.l. [61]), гипоарктобореальная *Salix phylicifolia* (в широком понимании, включая и гипоарктическую *S. pulchra* – «спутник» ерника в южной тундре), тундровые мхи (*Dicranum congestum*) и лишайники (*Cladonia gracilis*, *C. elongata*). С экологических позиций *Betula nana* и *Cladonia elongata* можно отнести к оксилофитам, *C. gracilis* и *Dicranum congestum* – к оксилomezофитам, *Bistorta elliptica* и *Salix phylicifolia* – к гигрооксилomezофитам.

Дифференциальный блок видов, объединяющий субассоциацию со сфагновыми, а также нивальными травяными лиственничниками, включает растения горных тундр, а также пустошей подгольцового пояса. Это оксилофиты со сравнительно широкой амплитудой по градиенту нивальности (*Polytrichum strictum*, *Carex bigelowii*, *C. arctisibirica*, *Dicranum fuscescens*). Но состав блока отчасти случаен, если учесть физиономическую близость *D. fuscescens* и *D. congestum* – родственных видов, трудноразличимых в полевых условиях.

В рамках субассоциации можно выделить 3 варианта, различающихся по приуроченности к высотным поясам и/или типам подстилающих горных пород.

**Var. typicum** (№ 2; см. таблицу) – олигохионный петрофитный вариант, описан на обоих макросклонах Приполярного Урала на верхнем пределе леса (В.Б. Сочава [42]: «лиственничник ерниковый лишайниковый», «л. пятнистый»; К.Н. Игошина [36]: «лиственничники клядониевые... с участием тундровых растений»), а также на восточном (облесенном) макросклоне Полярного Урала – как на верхней границе леса на наветренных северных и западных склонах (В.Б. Сочава [41]: *Cladolaricetum subalpinum*, *C. subalpinum* var. *hypocladinosum*), так и в верхней части горно-лесного пояса на крутых склонах южной экспозиции (В.Б. Сочава [41]: *Montanolaricetum festucosum*). Всюду особенности рельефа препятствуют аккумуляции снега. Сообщества развиты на маломощных грубоскелетных почвах, формирующихся в основном на продуктах выветривания силикатных пород (габбро-диабазов, гранито-гнейсов, кварцитов), однако в верховьях р. Малая Харута В.Б. Сочавой [41] отмечено редколесье на ультраосновных породах (дунитах).

Сомкнутость яруса лиственницы 0,2 (лишь иногда 0,1 либо, напротив, 0,4) при высоте 7–8 м. Ярус ерника развит пятнами (обычно 15–20, иногда 60%), кустарничков – сомкнут (85–100%). Преобладают *Empetrum hermaphroditum* (20%), *Vaccinium uliginosum* и *Arctous alpina* (по 10–15%). Нередко *V. uliginosum*, а также *Ledum palustre* по высоте достигают *Betula nana* [41, 42]; в результате общая сомкнутость полога ерника и высоких кустарничков достигает 35–45%. Из трав *Festuca ovina* покрывает в среднем 10%. В лишайниковом ковре (85–100%) наиболее обильна *Cladina arbuscula* (30%), примесь мхов к лишайникам невелика.

Диагностический блок синтаксона формируют арктоальпийские виды – растения щелнистых, преимущественно сухих олигохионных горных тундр (*Hierochloë alpina*, *Dryas octopetala* s.l., *Aulacomnium turgidum*, *Rhytidium rugosum*, *Thamnia vermicularis*), в том числе выраженные кальцефобы (*Saxifraga spinulosa*). Виды, свойственные как сухим олигохионным, так и

среднеувлажненным мезохионным тундрам (также арктоальпийцы: *Carex rupestris*, *Minuartia arctica* s.l., *Alectoria ochroleuca*), объединяют данный вариант с var. *Carex rupestris* и одновременно отличают от var. *Vaccinium myrtillus* (см. ниже). В обоих вариантах присутствуют также растения криофитных степей и тундростепей (*Dianthus repens*, реже (не входят в состав диагностических групп) *Silene repens*, *Thymus serpyllum* s.l., очень редко – *Eritrichium villosum*, *Galium verum*), реликты тундростепей [13, см. также 79] эпохи валдайского оледенения [7, 8, 80, 81], которое обуславливало криоаридный климат всей Северной Евразии в позднем плейстоцене [82].

**Var. *Carex rupestris*** (№ 3; см. таблицу). Сообщества верхнего предела лесов на ультраосновных породах (перидотиты) в условиях повышенного снегонакопления: сильная выветренность перидотитов обуславливает пологие формы рельефа, что ведет к росту нивации. Описаны с восточного макросклона Полярного Урала из верховий рр. Нелька, Хайма, Большая Харута (В.Б. Сочава [41]: *Nivalilaricetum subalpinum*). Для западного макросклона приводятся без указания конкретных пунктов (Ю.П. Юдин [12]: *L. caricoso-herbosum*).

Древостой крайне разрежен (<0,2) и невысок (5–6 м); деревья сильно угнетены и усыхают. В напочвенном покрове возрастает роль арктоальпийских (*Carex rupestris*) и гипоарктических (*C. bigelowii* s.l. (incl. *C. arctisibirica*)) длиннокорневищных осочек (по 20% каждого вида). Из кустарничков много только *Vaccinium uliginosum* (20%). Роль *Empetrum hermaphroditum* и прочих тундровых кустарничков, а также *Festuca ovina* и *Betula nana* снижена (не более 5% каждого вида); ярус кустарничков фрагментарен. В «пятнистом» (60%) мохово-лишайниковом ярусе *Cladina arbuscula* (20%) и *C. rangiferina* (10%) сопутствуют арктоальпийские мхи-мезохионофиты: *Dicranum elongatum* и *Racomitrium lanuginosum* (по 10%).

Высокое обилие *Carex rupestris* (20% против 1% в var. typ.), возможно, обусловлено геохимически. Кристаллическая решетка минералов, слагающих перидотиты и другие ультраосновные породы, содержит больше кальция (а также железа) по сравнению с основными и тем более кислыми силикатами. Известно, что в более мягких, нежели резко континентальные криотермные, климатических условиях *C. rupestris* тяготеет к известьсодержащим породам [57], некоторым аналогом которых выступают ультраосновные. Богатство и обилие видов *Carex* (преимущественно немикотрофных [83]) может быть обусловлено и негативным влиянием ультраосновных пород на микоризообразующие грибы, что нуждается в проверке и подтверждении фактами.

Диагностическими видами варианта выступают гипоарктомонтанные (*Poa alpigena*, *Carex melanocarpa*, *C. redowskiana*, *Cerastium jensejense*) луговинно-тундровые мезохионофиты, а также арктоальпийские тундровые (*Juncus trifidus*, *Silene acaulis*, *Pedicularis oederi*) и арктобореальные тундрово-лесные (*Sanionia uncinata*) виды с широкой (от олиго- до макрохионных условий) амплитудой по градиенту нивальности.

Мезохионофиты *Pachypleurum alpinum* (арктоальпийский) и *Rumex lapponicus* (гипоарктический) объединяют осочковый вариант с встречающейся в средней и нижней частях горно-лесного пояса Полярного Урала,

также на перидотитах и при повышенном снегонакоплении субассоциацией травяных лиственничников *Bistorto-Geranio-Laricetum anthoxanthetosum*. Тундрово-болотные гипоаркто-бореальные *Tomentypnum nitens* и *Andromeda polifolia* s.l. сближают рассматриваемый синтаксон с ерниковыми сфагновыми лиственничниками Полярного Урала и севера Западной Сибири (*Sphagno-Betulo nani-Laricetum*; см. таблицу).

К **var. *Vaccinium myrtillus*** (№ 4; см. таблицу) относятся зеленомошно-лишайниковые лиственничные редколесья, переходные по своему составу между лишайниковыми и типичными зеленомошными. Дифференциальными видами, объединяющими эти сообщества с лиственничниками зеленомошными и травяными и одновременно отличающими их от прочих типов лишайниковых лиственничников, выступают бореально-лесные мезофиты, «спутники» ели (*Vaccinium myrtillus*, *Trientalis europaea*), а также гипоаркто-бореальный психромезофит *Avenella flexuosa*, в ельниках разрастающийся при осветлении древесного полога. В древостое (сомкнутость 0,3 при высоте до 10 м) иногда наблюдается единичная примесь *Picea obovata* к *Larix sibirica*; в наиболее старых (свыше 200–220 лет) древостоях высотой до 14 м начинает формироваться 2-й ярус лиственницы (0,1; высота около 5 м). Ярус *Betula nana* (30–70%) наиболее выражен среди всех вариантов лишайниково-лиственничной ассоциации (однако уступает по густоте таковому в лиственничниках ерниковых зеленомошных). Травяно-кустарничковый покров (30–95, в среднем 60%) в почти равной пропорции (по 10%) формируют *Vaccinium myrtillus*, *Empetrum hermaphroditum*, а также злаки – *Avenella flexuosa* и *Festuca ovina*. Роль *Vaccinium uliginosum* и *Ledum palustre* снижена. В сомкнутом (95%) мохово-лишайниковом ярусе к *Stereocaulon paschale*, *Cladina arbuscula* (по 20%), *C. rangiferina* и *C. stellaris* (по 10%) примешиваются *Pleurozium schreberi* (20%), *Hylocomium splendens* и *Polytrichum commune* (по 5%). Сообщества развиваются как на щебнистых россыпях горных склонов, так и на песчаных террасах, а также на торфянисто-глеевых суглинках водоразделов. Мощность подстилки от 3–7 см на песках [4] до 20 см на щебнистых суглинках [42].

Из всех типов лишайниковых лиственничников сообщества данного варианта распространены наиболее широко. На западном макросклоне Приполярного Урала они описаны в верховьях р. Кожим на верхнем пределе леса [42], на северо-западном склоне хребта Обе и в северной оконечности хребта Салидей (Ф.В. Самбук [4]: *Laricetum hypno-montanum*). Именно этому варианту соответствуют «*L. fruticulosum-hylocomiosum-cladinosum*» и (в наибольшей мере) «*L. cladinosum montanum*» Ю.П. Юдина [12, 76]. В восточных предгорьях Приполярного Урала также обычны «луговиковые лиственничники с куртинами гипоарктических кустарничков» [36]. На восточном макросклоне Полярного Урала сообщества рассматриваемого типа отмечены как на верхнем лесном пределе (однако на защищенном от ветра склоне; верховья р. Нельки; В.Б. Сочава [41]: *Cladolaricetum subalpinum* var. *hypnocladinosum*), так и в речных долинах, в понижениях с песчаными почвами, подверженных вымоканию от скапливающегося снега (верховья р. Хулга; В.Б. Сочава [41]: *Stereocaulolaricetum festucosum*). Сюда же следует отнести пепельниковые

лиственничные редколесья почти без ерника, физиономически близкие к subass. armerietosum и описанные как «L. stereocaulonosum» с нижних частей пологих склонов межгорных долин Полярного Урала [12]. В подгольцовом поясе восточного макросклона Северного Урала (750–850 м над ур. м.) также отмечены голубично-лишайниковые лиственничные редколесья с *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*, *Empetrum hermaphroditum*, *Cladina* spp. и малообильной *Betula nana* [84].

Сообщества данного варианта изредка встречаются и на равнине в бассейне р. Печоры и ее притоков – к северу от 64° с. ш., но много южнее зональной границы леса. Так, описаны «Laricetum stereocaulo-betulosum» на древнеаллювиальной террасе р. Низовой (приток р. Печоры [4]) и «L. nanobetulosum-cladinosum» на острове среди болот в бассейне р. Кычи (нижний приток р. Ижмы [85]). Этот же вариант приводится для Цилемской Печоры как «L. deschampsioso-sterocaulonosum» [12]. Видимо, он же был описан на Онежском полуострове (на северо-западной границе ареала лиственницы) Б.Д. Зайцевым (1932: «L. cladinosum», цит. по: [19]).

Сходные мохово-лишайниковые редколесья с густым ярусом ерника (а также *Ledum palustre*) отмечены и в полосе редкостойных лесов на севере Западной Сибири. Здесь они развиваются как на песках [18, 30], так и на супесях, при большем увлажнении, чем пепельниковые без ерника [20, 24, 27]. Примерами служат лиственничники багульниково-, ерnikово- и голубично-лишайниковые из бассейна р. Полуй [18]. Здесь, а также в сообществах, описанных с Гыданского полуострова [23], на водоразделе Пура и Таза и из бассейна р. Надым [30], амфиокеаническая *Avenella flexuosa* отсутствует; ее заменяют *Festuca ovina* и (иногда) *Carex globularis*.

Таким образом, 2 из рассмотренных выше 4 синтаксонов лиственничных лишайниковых редколесий (Stereocaulo-Cladino-Laricetum subass. armerietosum и subass. betuletosum nani var. *Vaccinium myrtillus*) характеризуются северо-восточноевропейско-западносибирским типом ареала, 2 (subass. betuletosum var. typ. и var. *Carex rupestris*) – полярно- и приполярно-уральским.

**Hylocomio-Betulo nani-Laricetum** – лиственничник ерниковый зелено-мощный (№ 5–6; см. таблицу). К *Larix sibirica* примешиваются *Picea obovata* и *Betula pubescens* s.l. Ярус *Betula nana* выражен в различной степени. Покрытие полидоминантного травяно-кустарничкового яруса 65–70%; в число содоминантов всегда входят *Vaccinium myrtillus* (10–15%) и *V. vitis-idaea* (5%). В моховом ярусе преобладают таежные зеленые мхи. Как правило, господствует *Pleurozium schreberi* (20–50%), сопровождаемый *Hylocomium splendens* (5–10%), а также *Polytrichum commune* (10–15%). Примесь *Cladina arbuscula* и *C. rangiferina* единична. Дифференциация ассоциации от лиственничников лишайниковых и травяных негативна. Синтаксон широко распространен по обе стороны Урала, сообщества представлены на разных абсолютных высотах и на почвообразующих породах различных типов. Выделены 2 субассоциации.

**Subass. typicum** (№ 5; см. таблицу) широко распространена, встречается как на склонах различной крутизны и экспозиции, так и на водоразделах. Почвы от горных силикатно-щебнистых до легко- и среднесуглинистых на

сланцах либо (реже) доломитах. Сомкнутость древостоя 0,3–0,4 при высоте 8–16, в среднем 12 м. Покрытие подлеска достигает 65 (50–90)%; *Betula nana* (45%) часто сопровождается *Juniperus sibirica* (10%). Единично встречается подрост лиственницы и ели. В травяно-кустарничковом ярусе наряду с *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* сосуществовают *V. uliginosum*, *Empetrum hermaphroditum*, *Avenella flexuosa* и *Festuca ovina*. Моховой ярус сомкнут. Дифференциация соответствует таковой ассоциации в целом.

Синтаксон обычен на западном макросклоне Приполярного Урала к северу от 64° с.ш. На высоте 400–600 м над ур.м. он отмечен в бассейне р. Кожим на склонах гор Малды-Из и Западные Саледы, в верховьях р. Лемвы на плоских вершинах плато, по коренным берегам рек, в вершинах р. Большая Хайма на террасах горных склонов (Ю.П. Юдин [12], Н.И. Непомилуева [46]: *L. nano-betulosum*). Он же описан на высоте 200–300 м над ур.м. в среднем течении р. Кожим в нижней части склонов хребта Малды-Из как «*L. nanobetulosum-myrtillosum*» [46]. Известен также в бассейне Щугора [12]. Для пологих склонов хребта Тельпос-Из близ верхней границы леса приводится форма с господством *Polytrichum strictum* в моховом ярусе (Ю.П. Юдин [12]: *L. nanobetulosum-polytrichosum*). Синтаксон известен и для восточного макросклона Полярного Урала в верховьях р. Собь, на высоте 200–300 м над ур.м. ([38, 39]; В.Ю. Нешатаева и В.А. Демьянов [86]: *L. betulosum nanae*), а также на Приполярном Урале (К.Н. Игошина [36]: «ерниковые лиственничники с участием багульника, голубики») и на равнинных умеренно влажных супесчаных почвах на севере Западной Сибири. На восток ареал субассоциации прослеживается до правобережных низовий Енисея [20], где сообщества отмечены, в частности, на приозерных шлейфах северо-западных склонов плато Пудорана. Выше по склонам древостой кустарничковых зеленомошных лиственничников формирует уже *Larix gmelinii* [87].

Сходные сообщества описаны и к западу от Урала, на красноцветных песчаниках севера Беломорско-Кулойского плато, на крутых склонах долины р. Ерны (А.М. Леонтьев [44]: *L. licheno-hylocomiosum*). В них почти не выражен ярус ерника, но отсутствуют и лишайники из группы *Stereocaulon paschale*-*Cladina stellaris*, что не позволяет отнести описания к ерничково-лишайниковым лиственничникам var. *Vaccinium myrtillus*.

Леса, развитые на девонских доломитах на высоте 230 м над ур.м. в районе р. Большой Надоты (левый приток р. Лемвы, западный макросклон Приполярного Урала), отличаются от лиственничников на силикатах присутствием в травяно-кустарничковом покрове *Sanguisorba officinalis*, *Thalictrum alpinum*, *Salix reticulata*, *Campanula rotundifolia* s.l. и др., а также обильной примесью *Juniperus sibirica* к *Betula nana*. Древостой достигает 12–15 м в высоту, общей сомкнутостью до 0,6, двухъярусный; во 2-м ярусе поровну представлены лиственница и ель (Н.И. Непомилуева [46]: *Laricetum juniperosum*). Описаний, однако, слишком мало, чтобы выделить данный тип в особый карбонатный вариант. К тому же Н.И. Непомилуева [46] указывает на его пирогенное происхождение, в отличие от коренных горных лиственничников на силикатах.

В подгольцовом поясе Алтая зеленомошные, а также зеленомошно-лишайниковые лиственничники с *Betula nana* замещаются физиономически

сходными, однако более древними по своему генезису сообществами с *B. rotundifolia*, а также *B. humilis* и *Salix krylovii* [25, 28, 31]. Последние характеризуются близким набором доминирующих эрикоидных кустарничков и мхов, но роль *Vaccinium myrtillus* здесь переходит к *V. uliginosum*; отличен и набор сопутствующих видов кустарничков и трав. На Юго-Восточном Алтае это *Calamagrostis krylovii*, *Orthilia obtusata*, *Cicerbita azurea* и др. [27].

**Subass. rubetosum arcticum** (№ 6; см. таблицу). Большая часть описаний сделана на гривах речных пойм и на шлейфах склонов коренных берегов речных долин, на силикатных породах. Сомкнутость древостоя достигает 0,5 при высоте около 13 м. Существенна примесь *Betula pubescens* s.l. к лиственнице (до 4 единиц по составу древостоя); примесь ели единична. В подлеске (20%) обилён ольховник *Duschekia fruticosa* (10%). К нему примешивается *Sorbus aucuparia* s.l.; покрытие *Betula nana* снижается до 5%. Подроста хвойных деревьев нет. В травяно-кустарничковом ярусе (70%) *Vaccinium myrtillus* (15%), помимо *V. vitis-idaea*, сопровождают тундрово-болотные (*Rubus arcticus*, *R. chamaemorus*) и болотно-лесные (*Carex globularis*; в среднем по 5% каждого вида) оксилофиты и оксилomezофиты. Эти виды являются дифференциальными для данной субассоциации, отличая ее от типичных ерниковых зеленомошных, а также от травяных лиственничников и сближая со сфагновыми. Другой группой дифференциальных видов являются представители евросибирского гигромезофильного высокотравья, также отличающие субассоциацию от типичной, но сближающие ее с лиственничниками травяными: *Calamagrostis langsdorffii* (5%), *Veratrum lobelianum*, *Aconitum septentrionale*. К данной группе примыкают также кустарники, обычные в приречьях местообитаниях южной тундры и крайнесеверной тайги (*Duschekia fruticosa*) либо всей таежной зоны европейского Северо-Востока (*Ribes spicatum* s.l., incl. *R. hispidulum*). Нередко обилён *Chamaenerion angustifolium* (10%), что говорит о влиянии пожаров. Не отмечены *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum hermaphroditum*. Моховой ярус пятнистый (45%).

Описания сообществ сделаны в основном на восточном макросклоне Полярного Урала (В.Ю. Нешатаева и В.А. Демьянов [86]: *Laricetum polytrichosum*, отдельные описания отнесены к *L. empetroso-myrtillosum* либо *L. geranosum*). Однако синтаксон отмечен и на Приполярном Урале в верховьях рр. Манья, Народа и Кожим (Ю.П. Юдин [12]: *L. festucoso-polytrichosum*, *L. deschampsioso-polytrichosum*), а также на северо-западном каменистом склоне хребта Малды-Из между долинами рр. Кожим и Дурная (Н.И. Непомилуева [46]: *L. myrtilloso-herbosum*). На севере Западной Сибири, включая Гыдан [23] и водораздел Пура и Таза [30], сходные сообщества тяготеют к склонам речных долин и ложбинам стока; для них характерно обилие *Vaccinium vitis-idaea*, *Ledum palustre* и *Calamagrostis langsdorffii* по сомкнутому ковру зеленых мхов. В горно-лесном поясе плато Путорана аналогичные сообщества с *Larix gmelinii* описаны как «лиственничники кустарничковые зеленомошные ольховые» [87]. Приречные моховые лиственничники из *L. gmelinii* либо *L. cajanderi* с развитым ярусом *Duschekia fruticosa* характерны для многих средне- и южнотаежных районов Восточной Сибири и Дальнего Востока, но флористически они отличны от крайнесеверного типа [31].



**Bistorto-Geranio-Laricetum** – лиственничник горцово-гераневый (№ 7–9; см. таблицу). Характерные сообщества Полярного и Приполярного Урала. Обычны в речных долинах, а также в условиях повышенной нивальности – как в средней и нижней части горно-лесного пояса, так и на пологих склонах в полосе верхней границы леса и в подгольцовом поясе. Сомкнутость древостоя варьирует от 0,2 до 0,4 при высоте 10–14 м в различных субассоциациях. Сравнительно с зеленомошными и тем более лишайниковыми лиственничными редколесьями сообщества более сомкнуты и производительны. В древостое к лиственнице примешивается ель (до 1–2 единиц по составу), которая, однако, почти не возобновляется. Покрытие подлеска колеблется от 25 до 40%; покрытие *Betula nana* при этом не превышает 10–15%. Ярус трав и кустарничков сомкнутый (85–100%). Господствует евросибирское гигромезофильное высокотравье, с флороценогенетической точки зрения относящееся к бетулярному комплексу [14, 88 и др.]. К числу наиболее обильных видов относится *Calamagrostis langsdorffii* (*C. purpurea* s.l.; 5–20%), а также *Geranium albiflorum* (10%) и *Bistorta elliptica* (5–10%) – урало-сибирский гипоарктомонтанный дериват *B. major* s.l. [61]. Покрытие *Vaccinium myrtillus* снижено до 5–10%, она растет под кронами деревьев, на приствольных повышениях и валежнике либо совсем отсутствует; обилие других видов кустарничков – как таежно-лесных, так и гипоарктотундровых – еще более снижено. Моховой ярус куртинный либо пятнистый (5–30%); эпигейные лишайники нетипичны.

Диагностическими видами ассоциации выступают растения низкотравных луговин подгольцового пояса горных систем Северной Евразии, преимущественно гипоарктомонтанные мезо- и макрохионофиты, по отношению к влажности – мезофиты (*Anthoxanthum alpinum*, *Alopecurus alpestris*, *Poa pratensis*, *Anemonastrum sibiricum* s.l.) и гигромезофиты (*Ranunculus borealis* s.l. (incl. *R. glabriusculus*, *R. subborealis*), *Viola biflora*). Последние свойственны также приручейным хвойным лесам северной тайги на северо-востоке Европы и в Западной Сибири; бореальный *Ranunculus subborealis* не менее обычен во влажных травяных ельниках средней и (в Сибири) южной тайги (на Алтае замещаясь *R. propinquus*). Регулярно встречаются также представители евросибирского приручейно-горнолугового высокотравья (*Veratrum lobelianum*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Aconitum septentrionale*) и сопутствующие им кустарники (*Duschekia fruticosa*, *Ribes spicatum* s.l.).

В рамках ассоциации выделяются 3 субассоциации.

**Subass. calamagrostietosum** (№ 7; см. таблицу) характерен для регулярно затопляемых участков речных долин, где развивается на песчаных аллювиальных либо мелкощелбнистых пролювиальных, всегда силикатных поверхностных отложениях. Сомкнутость древостоя 0,4 при высоте 12 м; помимо ели, к лиственнице в 1-м ярусе примешивается береза (*Betula pendula* s.l.). Основу густого (40%), но низкого (около 1 м) подлеска наряду с *Betula nana* составляют *Juniperus sibirica* и *Duschekia fruticosa* (по 10% каждого вида). К ним примешиваются *Salix phylicifolia* (5%), *S. hastata* и *Lonicera pallasii* s.l. (по 1–2%). В травяном покрове наиболее обильны *Calamagrostis langsdorffii* (20%), которому сопутствуют *Geranium albiflorum* (10%), *Aconitum septentrionale* и

*Bistorta elliptica*. Как эрикоидные кустарнички (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*), так и субальпийско-луговые травы (*Alopecurus alpestris*, *Poa pratensis*) также играют роль сопутствующих видов (по 5–7%). В отличие от ерниково-ольховниковых зеленомошных лиственничников (см. выше) моховой покров почти не развит (5%); таежные зеленые мхи малообильны (по 1–2%) и встречаются в основном на микроповышениях. Блок диагностических видов формируют растения с различными типами географического распространения – от гипоарктического (*Salix hastata*) до бореально-неморального (*Filipendula ulmaria*), – однако общие по своей экологии. Это гигромезофиты, характерные для пойменных условий растения проточного увлажнения при повышенном богатстве и хорошей аэрации почвы: *Salix hastata*, *Anthriscus sylvestris* s.l. (преимущественно subsp. *aemula*), *Angelica decurrens*, *Filipendula ulmaria* s.l. (incl. *F. denudata*), *Salix myrsinifolia* s.l. К этой же группе видов примыкает *Saxifraga nelsoniana* s.l. (incl. *S. aestivalis*), более характерная для влажных моховых южных тундр, а в тайге Предуралья и Урала – для облесенных ключевых болот. Географическая неоднородность диагностической группы свидетельствует о молодом (голоценовом) возрасте синтаксона [50]. С subass. *avenelletesum* (травяные лиственничные редколесья верхней границы леса; см. ниже) синтаксон также объединяют гигромезофиты: бореальные виды евросибирского высокоотравья – *Trollius europaeus* s.l. (incl. *T. apertus*), *Thalictrum minus* s.l. (преимущественно *T. kemense*), *Valeriana wolgensis* – и тяготеющие к ним кустарнички (*Lonicera pallasii* s.l., incl. *L. altaica* и *L. × subarctica*). К этой же группе видов присоединяется плюризональный *Equisetum pratense*. Виды группы *Vaccinium myrtillus* – *Avenella flexuosa* не характерны.

Сообщества описаны на Приполярном (Ляпинском) Урале, как на западном (верховья р. Кожим, на кварцитах), так и на восточном (верховья р. Хобе-Ю) макросклоне (В.Б. Сочава [42]: «лиственничник ерниковый горцовый», «л. ерниковый травяной»). Они известны также с восточного макросклона Полярного Урала, где отмечены по берегам рр. Нельки и Лопты на заливаемых участках пойм с песчаным аллювием (В.Б. Сочава [41]: *Inundolaricetum juniperosum*, *Grumilaricetum piceosum*), а также в верхнем течении р. Сось (В.Ю. Нешатаева и В.А. Демьянов [86]: *Laricetum geranioso-calamagrostidosum*). Ю.П. Юдин [12] приводит леса данного типа для пониженных участков долин сравнительно крупных рек Урала (Кос-Ю, Кожим, Лемва, Хулга, Войкар и др.) к северу от 64° и к югу от 67° с.ш. (*L. inundo-montanum juniperosum*), а также для разработанных долин ручьев в подгольцовом поясе (*L. rivulare subalpinum*). Указаний на подобные сообщества вне пределов Урала мы не нашли. На четвертичных террасах речных пойм Центрального Тимана леса данного типа замещаются ассоциацией *Aconito-Laricetum subass. calamagrostietosum* ([89, 85]; И.Б. Кучеров и Е.Ю. Чуракова [50]: *Calamagrostio langsdorffii-L.*), которая будет охарактеризована во второй части статьи.

**Subass. *avenelletesum*** (№ 8; см. таблицу). Травяные редколесья верхней границы леса и верхней части горно-лесного пояса, а также склонов речных долин, развитые на щебне силикатных пород, иногда перекрытом оторфован-

ной дерниной. Древостой редкий (сомкнутость 0,2 при высоте 10 м); примесь березы к лиственнице единична и, видимо, представлена не *Betula pubescens* s.l., а *B. czerepanovii* во 2-м ярусе (как в следующем синтаксоне). В подлеске (30%) покрытие *Betula nana* возрастает до 15%, *Juniperus sibirica* – снижается до 3%; ольховник и жимолость редки и не обильны. В травяном покрове наряду с *Geranium albiflorum* и *Calamagrostis langsdorffii* господствует *Avenella flexuosa* s.l. – светолюбивый психромезофит (по 10–15% каждого вида); в числе сопутствующих видов (по 5%) *Vaccinium myrtillus* и *Anthoxanthum alpinum*. Моховой ярус развит пятнами, его покрытие достигает 30%, в том числе *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi* – по 5–10%. Детерминанты субассоциации – гипоарктомонтанные психромезофиты (*Luzula frigida*, *Polemonium acutiflorum*, *Euphrasia frigida*) в сочетании с евразийскими бореальными луговыми мезофитами, связанными с бетилярным комплексом (*Trisetum sibiricum*, *Dianthus superbus*). О видах, общих с subass. calamagrostietosum, сказано выше.

Леса этой субассоциации отмечены преимущественно на западном макросклоне Приполярного Урала, где широко распространены. Здесь они описаны как в нижней части склона г. Сабля [90], так и на склонах речных долин в бассейне р. Хаймы (правый приток р. Лемвы; Н.И. Непомилуева [46]: Laricetum mixtoherboso-graminosum), а также в верхней части горно-лесного пояса по склонам хребтов Малды-Из, Тисва-Из и г. Хайма (Н.И. Непомилуева [46]: L. nanobetuloso-mixtoherbosum, Piceeto-Laricetum herbosum). В нижней части горных склонов и в долинах рек на коренных берегах они встречаются повсеместно (Н.И. Непомилуева [46]: «L. magnoherbosum», L. pratensi-equisetosum-herbosum). В целом сообщества отмечены на высотах от 550 м над ур.м. на юге до 200 м на севере Приполярного Урала, на суглинках с галькой или щебнем [46]. Наиболее типичная их модификация приводится как «L. herbosum alpinum» [12]. Одна из доминантных модификаций описана на хребте Тельпос-Из (64° с.ш.), на пологих склонах на высоте 625 м над ур.м. (Ю.П. Юдин [12]: L. deschampsiosum montanum). Здесь в напочвенном покрове наряду с *Avenella flexuosa* преобладает *Vaccinium myrtillus*. Однако мы относим эти указания именно к данному синтаксону, исходя из умеренной (до 50%) степени развития мохового ковра, наличия *Veratrum lobelianum*, большого обилия *Bistorta elliptica*, отсутствия сомкнутого яруса *Betula nana*. Этот же синтаксон Ю.П. Юдин [12] приводит для верхней границы леса к северу от Тельпос-Иза из бассейнов рр. Кожим, Хатемалья, Большой Паток, Кос-Ю и Уса как «L. herboso-fruticulosum», для склонов г. Сабля, хребтов Ууты, Лорчим-Из и Хатемалья-Из как «L. nanobetuloso-herbosum».

На западном макросклоне Северного Урала сообщества отмечены на юго-западном склоне г. Кычил-Из, на высоте 300 м над р. Илыч, по правому склону лога ручья Яран-Пасса-ель (В.С. Говорухин [91]: «лиственничное редколесье»). На восточном макросклоне Приполярного Урала они описаны на выходах коренных пород выше сплошной границы леса в верховьях р. Малая Хобе-Ю (В.Б. Сочава [42]: «лиственничник ерниковый травяной»). Указаний для Полярного Урала, а также для регионов за пределами Урала нами не найдено.

**Subass. anthoxanthesum** (№ 9; см. таблицу) объединяет сообщества на тяжелых суглинистых почвах, формирующиеся в условиях повышенной нивальности преимущественно в нижней части горно-лесного пояса. Древетой сравнительно сомкнутый и высокий (0,4; 14 м); примесь ели к лиственнице до 2–3 ед. по составу. Примесь березы в 1-м ярусе древетоя отсутствует, зато во 2-м постоянно наблюдается *Betula czerepanovii* (как в лишайниковых лиственничниках; покрытие 5%). Подлесок сравнительно разрежен (25%), более чем наполовину состоит из *B. nana* (15%). Можжевельник постоянен, но малообилен; ольховник «выпадает», хотя его нахождение и возможно, исходя из распределения вида в составе детерминантной группы (см. таблицу). В сомкнутом полидоминантном напочвенном покрове господствуют субальпийско-луговые злаки – *Anthoxanthum alpinum* (30%) и *Alopecurus alpestris* (15%) – при существенной сопровождающей роли *Bistorta elliptica*, *Carex arctisibirica*, *Sanguisorba officinalis*, *Thalictrum alpinum*, а также *Vaccinium myrtillus* (по 10%) и гипоарктических кустарничков: *V. uliginosum* s.l., *Empetrum hermaphroditum* (по 5%). Постоянна примесь *Carex sabyensis*, *Allium schoenoprasum*, *Ranunculus glabriusculus*, *Valeriana capitata*. Покрытие *Calamagrostis langsdorffii* и *Geranium albiflorum* падает до 5%; *Avenella flexuosa* отсутствует. Моховой покров редкий (10%), наряду с таежными *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi* в нем представлены тундровые *Dicranum bonjeanii*, *D. spadicum*, *D. congestum*, *Polytrichum strictum*.

Диагностическими видами субассоциации выступают урало-сибирские гипоарктомонтанные луговинно-тундровые мезо- и макрохионофиты: *Valeriana capitata*, *Lagotis minor*, *Carex sabyensis*; к ним тяготеют, однако не входят в диагностический блок, евразийские пойменно-луговые *Sanguisorba officinalis* и *Allium schoenoprasum*. Луговинно-тундровые мезохионофиты *Pachypleurum alpinum* и *Rumex lapponicus* объединяют синтаксон с лишайниковыми лиственничниками var. *Carex rupestris*, а тундровые оксилофиты из блока *Polytrichum strictum* – *Carex bigelowii* – со всеми вариантами ерниковых лишайниковых редколесий (см. выше), а также со сфагновыми лиственничниками. Только с последними наш синтаксон сближает группа гипоарктобореальных болотных (*Aulacomnium palustre*, *Sphagnum capillifolium*, *S. warnstorffii*) и гипоарктических тундрово-болотных (*Pedicularis lapponica*) гигрооксилomezофитов, характерных для торфянистых почв мезотрофного и (*Sphagnum warnstorffii*) мезоэвтрофного увлажнения.

Сообщества описаны на восточном макросклоне Полярного Урала. Здесь они отмечены на всех типах почвообразующих пород вдоль ручьев в подгольцовом поясе (В.Б. Сочава [41]: *Rivularilaricetum subalpinum*), а также на перидотитах в верховьях рр. Нельки, Нырдомен, Хаймы и Большой Харуты в средней части горно-лесного пояса (В.Б. Сочава [41]: *Nivalilaricetum herbosum*). К.Н. Игошина приводит лиственничники с *Anthoxanthum alpinum*, с участием луговых и арктоальпийских трав для аналогичного макросклона Приполярного Урала, указывая, что они развиты «на мелкоземистом плаще поверх основных пород» [36].

Леса данного типа известны и на западном макросклоне Урала от 63° 30' до 66° с.ш., в том числе на склонах хребта Тельпос-Из и смежных с ним мас-

сивов Лорцим-Из и Хатемалья-Из в бассейне верхнего Щугора без указания на приуроченность к породам того или иного состава (Ю.П. Юдин [12]: *Laricetum graminoso-herbosum*). Они приводятся также для Северного Урала (П.Л. Горчаковский [34]: «лиственничные... горные леса... с участием *Valeriana capitata*, *Pachypleurum alpinum*, *Allium schoenoprasum*»), здесь уже на различных типах почвообразующих пород. Видимо, приуроченность данного синтаксона к перидотитам на Полярном Урале обусловлена не химизмом породы, а тяготением к условиям повышенной нивальности.

Из всех типов приполярных травяных лиственничников именно этот наиболее широко распространен на восток. Аналогичные сообщества, развитые на тяжелых суглинках при постоянном подтоке грунтовых вод, с *Duschekia fruticosa*, *Valeriana capitata*, *Saussurea alpina* и с преобладанием трав над кустарничками приводятся для севера Западной Сибири [20]. В горно-лесном поясе северо-западного склона плато Путорана (в долинах рек и на умеренно влажных горных террасах) их замещают леса сходного типа из *Larix gmelinii*. В их травяном покрове обычны *Calamagrostis purpurea* s.l., *Veratrum lobelianum* s.l., *Geranium albiflorum*, *Viola biflora*, *Carex sabyensis* и т.д., подлесок нередко формируют *Duschekia fruticosa* и/или *Salix hastata*; покров зеленых мхов сомкнут (Б.Н. Норин [87]: «лиственничник травяной зеленомошный», «л. травяной зеленомошный ольховый»).

На восточном макросклоне Северного и Среднего Урала лиственничники физиономически близкого к *subass. anthoxanthetosum* типа описаны на верхней границе леса на южных склонах Конжаковского и Денежкина Камня, в том числе на высоте 820 м над ур.м. на правом берегу р. Сухой Шарп (К.К. Полуяхтов [35]: *L. montanum herbosum*). Высота лиственницы здесь не более 10–12 м; в травяном ярусе обильны *Veratrum lobelianum*, *Geranium sylvaticum* s.l., *Sanguisorba officinalis*, *Thalictrum minus* s.l., *Trollius europaeus*; умеренно обильны таежные зеленые мхи. Однако основным доминантом травяного покрова выступает *Calamagrostis obtusata*; обычны *Melica nutans* и *Dryopteris* spp., что нехарактерно для более северных лиственничников. В древостое велика примесь ели и кедра. Все это заставляет относить соответствующие леса не к *subass. anthoxanthetosum*, а к высокогорным дериватам северо- и среднетаежной долинно-лесной ассоциации *Aconito-Laricetum* (о ней будет сказано во второй части статьи). В целом лиственничники верхней границы леса на Среднем и тем более Южном Урале по составу их ценофлоры следует относить не к подгольцовому, а к горно-лесному поясу [32–34, 37]. Еще более флористически отличны разнотравные подгольцовые лиственничники Алтая, где наряду с *Geranium albiflorum* и *Calamagrostis obtusata* обильны чернево-таежные (*Carex macroura*, *Cruciata krylovii*) и лесостепные (*Bupleurum multinerve*, *Phlomis tuberosa*, *Saussurea controversa* и др.) виды [27].

**Sphagno-Betulo nani-Laricetum** – лиственничник ерниковый сфагновый (№ 10; см. таблицу) описан с восточного макросклона Полярного Урала. Сообщества представлены на заболоченных экотопах близ верхней границы леса, на габбро (избегают перидотитов), почвы торфянистые на суглинках (В.Б. Сочава [41]: *Sphagnolaricetum subalpinum*, *Hypnolaricetum montanum*, *H. montanum intermedium*). Сомкнутость древостоя 0,4 при высоте 9 м; во 2-м

ярус единичные деревья *Picea obovata* и *Betula czerepanovii*. Развита густой (45–50%) ярус *B. nana* с незначительной примесью *Salix phylicifolia*; можжевельника нет. Травяно-кустарничковый покров (75%) из *Empetrum hermaphroditum*, *Andromeda polifolia* s.l., *Carex globularis*, *Calamagrostis lapponica* (по 10–15%); постоянны *Vaccinium uliginosum*, *Rubus chamaemorus* и *R. arcticus*. Последние 2 вида наряду с *Carex globularis* формируют дифференциальный блок оксилофитов и оксилomezофитов, сближающих ассоциацию с ерниково-ольховниковыми зеленомошными лиственничниками subass. *rubetosum arcticum*. Моховой ярус сомкнут; преобладают сфагновые мхи (*Sphagnum russowii*, *S. capillifolium*, *S. warnstorffii*), демонстрирующие фитоценологическую замещаемость (в сумме до 50%), а также *Pleurozium schreberi* (30%) и *Hylocomium splendens* (10%); в примеси обычны *Polytrichum strictum*, *Aulacomnium palustre* и *Nephroma arcticum*.

Тундровые оксилофиты из блока *Polytrichum strictum* – *Carex bigelowii* объединяют сфагновые лиственничники с ерниковыми лишайниковыми, а также нивальными травяными, виды группы *Aulacomnium palustre*–*Sphagnum warnstorffii* – только с последними, тундрово-болотные *Tomentypnum nitens* и *Andromeda polifolia* s.l. – с лишайниковыми лиственничниками var. *Carex rupestris* (см. выше). Дифференциальными видами ассоциации выступают также гипоаркто-тундровый психромезофит *Calamagrostis lapponica* и тундрово-болотные сфагновые мхи олигомезотрофных условий (*Sphagnum russowii*, *S. compactum*). Возможно, по мере накопления данных состав и объем групп уточнятся. Виды групп *Aulacomnium palustre*–*Sphagnum warnstorffii* и *Calamagrostis lapponica*–*Sphagnum russowii* сближают синтаксон с европейско-западносибирской ассоциацией *Ledo-Laricetum*, описанной в Архангельской области на северных склонах карстовых логов по р. Пинеге и флористически переходной к иным типам северотаежных лиственничников на обнажениях гипсов [50].

Ассоциация приводится также для южной части западного макросклона Полярного Урала в пределах Республики Коми, к северу от 66° с.ш., где развита на пологих обильно увлажненных склонах с выраженным слоем торфа (Ю.П. Юдин [12]: *L. sphagnoso-polytrichosum*, *L. globulari-caricoso-sphagnosum*). На Приполярном и Северном Урале сообщества не отмечены. В то же время сфагновые и переходные к ним кустарничково-сфагновые лиственничники обычны на севере Западной Сибири [20, 24] на заболоченных водоразделах и их пологих склонах с многолетнемерзлыми почвами [29]. Здесь характерно разнообразие доминантных модификаций. Как Б.Н. Норин [23] на Гыдане, так и И.С. Ильина [30] на водоразделе Пура и Таза и в бассейне Надьма разграничивают долгомошные и собственно сфагновые лиственничники. Флористическая дифференциация этих двух типов, однако, не очевидна (хотя, возможно, ее и удалось бы проследить при детальном выявлении состава мохового яруса). Аналогичные различия намечены и на Полярном Урале между *Hypnolaricetum montanum* и *Sphagnolaricetum subalpinum* [41], но они недостоверны из-за малого числа описаний.

В целом, однако, *Larix sibirica* избегает заболоченных мерзлотных почв; этот тип экотопов более характерен для *L. gmelinii* [1, 3], формирующей древостой лиственничных марей в Восточной Сибири [31 и др.].

Таким образом, на северо-востоке Европейской России нами описано 10 синтаксонов приполярных и подгольцовых лиственничников – 4 ассоциации с 7 субассоциациями и 3 вариантами. Из них 3 синтаксона – *Stereocaulo-Cladino-Laricetum. armerietosum* и *betuletosum var. Vaccinium myrtillus*, а также *Hylocomio-Betulo nani-L. typ.* – характеризуются восточноевропейско-западносибирским типом ареала; последний из упомянутых синтаксонов доходит до предгорий плато Путорана. Еще 3 типам сообществ – *Hylocomio-Betulo nani-L. rubetosum*, *Bistorto-Geranio-L. anthoxanthesetosum*, *Sphagno-Betulo nani-L.* – свойствен урало-западносибирский ареал. У 4 синтаксонов распространение ограничено Приполярным и Полярным Уралом: это *Stereocaulo-Cladino-L. betuletosum var. typ.* и *var. Carex rupestris*, *Bistorto-Geranio-L. calamagrostietosum* и *avenelletesum*.

С зональной точки зрения, только сообщества *Bistorto-Geranio-L. avenelletesum* и *anthoxanthesetosum*, а также *Stereocaulo-Cladino-L. betuletosum var. Vaccinium myrtillus* проникают в южную часть подзоны северной тайги на Северном Урале. Все остальные синтаксоны лиственничных редколесий в регионе встречаются лишь в полосе крайнесеверной тайги [12, 76, 92]. Согласно общепринятым схемам ботанико-географического районирования севера Европейской России [70, 93, 94], данный зональный выдел не картируется даже в ранге полосы (тем более подзоны), хотя он отличен как от «типичной» северной тайги, так и от лесотундры. На европейском Северо-Востоке лиственничные редколесья, наряду со многими иными типами сообществ, служат его надежными маркерами. В Западной Сибири полоса крайнесеверной тайги имеет еще большее широтное простираие [95]. Здесь, однако, большинство синтаксонов приполярных лиственничников (кроме *Stereocaulo-Cladino-L. armerietosum*) проникает и в южную часть северотаежной подзоны [30], и делимитацию полос лучше проводить, основываясь на сообществах других формаций.

По приуроченности к различным типам почвообразующих пород выделяются синтаксоны, тяготеющие к ультраосновным породам: это *Stereocaulo-Cladino-L. betuletosum var. Carex rupestris* и *Bistorto-Geranio-L. anthoxanthesetosum*. Однако в последнем случае приуроченность к перидотитам объясняется лишь условиями повышенной нивальности, поскольку эти породы выветриваются и сглаживаются активнее силикатов. Этот вывод подтверждается и во внеуральской части ареала синтаксона. Напротив, сообщества *Sphagno-Betulo nani-L.* избегают ультраосновных пород. *Stereocaulo-Cladino-L. betuletosum var. Vaccinium myrtillus*, *Hylocomio-Betulo nani-L. rubetosum* и *Bistorto-Geranio-L. avenelletesum* также отмечены только на силикатах, а сообщества *Bistorto-Geranio-L. calamagrostietosum* и *Stereocaulo-Cladino-L. armerietosum* – исключительно на четвертичных песках. Наконец, *Stereocaulo-Cladino-L. betuletosum var. typ.*, *Hylocomio-Betulo nani-L. typ.* встречаются на горных породах разного литологического состава – от силикатных до ультраосновных и карбонатных.

С точки зрения истории растительного покрова, абсолютное большинство типов лиственничных редколесий отмечено в пределах границ максимального поздневалдайского оледенения либо в непосредственной близости от них

[80, 81]. Только сообщества *Stereocaulo-Cladino-L. armerietosum* описаны вне области последнего оледенения на песках Бореальной трансгрессии, в их составе содержатся дериваты плейстоценовых тундростепных видов. В ценофлоры *Stereocaulo-Cladino-L. betuletosum* var. *typ.* и var. *Carex rupestris* также входят арктоальпийские и арктостепные виды. Вероятно, формирование этих синтаксонов началось в непосредственной близости от края ледникового щита либо сразу по его отступлении в древнем голоцене. Остальные ценофлоры состоят в основном из гипоарктических (включая гипоарктомонтанные) и бореальных видов; соответствующим типам свойственны пребореальные и раннебореальные черты формирования флоры.

Авторы признательны доктору биологических наук Т.К. Юрковской (БИН РАН) за ценные замечания в процессе написания статьи.

### Литература

1. Дылис Н.В. Сибирская лиственница. М.: МОИП, 1947. 136 с.
2. Бобров Е.Г. История и систематика лиственниц // Комаровские чтения. Л.: Наука, 1972. Т. 25. С. 1–96.
3. Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 189 с.
4. Самбук Ф.В. Печорские леса // Труды Ботанического музея АН СССР. 1932. Т. 24. С. 63–245.
5. Цинзерлинг Ю.Д. О северо-западной границе сибирской лиственницы (*Larix sibirica* Ledeb.) // Труды БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1933. Вып. 1. С. 87–97.
6. Непоминцева Н.И., Дурагина Д.А. К истории лиственничников среднего Тимана в голоцене (Коми АССР) // Ботанический журнал. 1990. Т. 75, № 3. С. 326–335.
7. Нейштадт М.И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 405 с.
8. Хотинский Н.А. Голоцен Северной Евразии. М.: Наука, 1977. 200 с.
9. Елина Г.А., Юрковская Т.К. Верховые болота на левобережье Северной Двины // Ботанический журнал. 1980. Т. 65, № 7. С. 958–970.
10. Никифорова Л.Д. Динамика ландшафтных зон голоцена северо-востока Европейской части СССР // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М.: Наука, 1982. С. 154–162.
11. Юрковская Т.К., Елина Г.А., Климанов В.А. Растительность и палеогеография лесных и болотных экосистем правобережья реки Пинеги (Архангельская область) // Ботанический журнал. 1989. Т. 74, № 12. С. 1711–1723.
12. Юдин Ю.П. Лиственничные леса // Производительные силы Коми АССР. М.; Л., 1954. Т. 3, ч. 1. С. 158–185.
13. Юдин Ю.П. Реликтовая флора известняков северо-востока европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Вып. 4. С. 493–571.
14. Камелин Р.В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул: Изд-во Барнауль. ун-та, 1998. 240 с.
15. Аврорин Н.А. Материалы о типах лесов Горного Алтая // Труды Института по изучению леса АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1933. Т. 1. С. 42–54.
16. Поляков П.П. Краткий очерк растительности северо-восточных отрогов Холзунского хребта на Алтае // Труды БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1933. Вып. 1. С. 251–272.
17. Золотвенский М.В. Лиственничные леса верховьев р. Чульчи // Труды Алтайского государственного заповедника. М., 1938. Вып. 2. С. 95–116.
18. Лесков А.И. Фитоценологический очерк редколесий бассейна р. Полуя // Труды БИН АН СССР. 1941. Сер. 3: Геоботаника. Вып. 4. С. 253–276.



19. Поварницын В.А. Типы лесов сибирской лиственницы СССР // Сборник трудов СибЛТИ. Л.: Гослестехиздат, 1941. С. 17–51.
20. Сочава В.В. Листоенничные 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. 249–318.
21. Лащинский Н.Н. Типы листоенничных лесов Усть-Канского лесхоза // Труды по лесному хозяйству Западной Сибири. Новосибирск, 1957. Вып. 3. С. 155–166.
22. Лащинский Н.Н. Листоенничные леса среднего течения р. Чуи и их естественное возобновление // Труды по лесному хозяйству Сибири. Новосибирск, 1960. Вып. 5. С. 49–66.
23. Норин Б.Н. К познанию семенного и вегетативного возобновления древесных пород в лесотундре // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. Л.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 154–244.
24. Крылов Г.В. Леса Западной Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 255 с.
25. Крылов А.Г., Речан С.Л. Типы листоенничных и кедровых лесов Горного Алтая. М.: Наука, 1967. 222 с.
26. Коротков И.А., Дзедзюля А.А. Леса бассейна реки Хантайки // Типы лесов Сибири. Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1969. Вып. 2. С. 230–244.
27. Крылов Г.В., Крылов А.Г. Леса Западной Сибири // Леса СССР. М.: Наука, 1969. Т. 4. С. 157–247.
28. Речан С.П. Классификация листоенничных лесов Горного Алтая // Типы лесов Сибири. Красноярск: ИЛиД СО РАН, 1969. Вып. 2. С. 78–100.
29. Тьртиков А.П. Динамика растительного покрова и развитие вечной мерзлоты в Западной Сибири. М.: Изд-во МГУ, 1974. 198 с.
30. Ильина И.С. Листоенничные леса севера Западно-Сибирской равнины // Современные проблемы биогеографии. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1980. С. 28–44.
31. Крылов А.Г. Жизненные формы лесных фитоценозов. Л.: Наука, 1984. 181 с.
32. Тюлина Л.В. Материалы по высокогорной растительности Южного Урала // Известия ГО СССР. 1931. Т. 63, вып. 5–6. С. 453–499.
33. Горчаковский П.Л. Лесная растительность подгольцового пояса Урала // Сборник трудов по лесному хозяйству. Свердловск: УЛТИ, 1954. Вып. 2. С. 15–65.
34. Горчаковский П.Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 283 с.
35. Полуятов К.К. Растительность Свердловской области // Ученые записки Смоленского педагогического института. 1958. Вып. 6. С. 3–317.
36. Игошина К.Н. Растительность Урала // Труды БИН АН СССР. 1964. Сер. 3: Геоботаника. Вып. 16. С. 83–230.
37. Мартыненко В.Б., Широких П.С., Мулдашев А.А. Синтаксономия лесной растительности // Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника. Уфа: Гилем, 2008. С. 124–240.
38. Городков Б.Н. Полярный Урал в верхнем течении рек Соби и Войкара // Известия АН СССР. 1926а. Т. 20, № 9. С. 745–766.
39. Городков Б.Н. Полярный Урал в верхнем течении реки Сось // Труды Ботанического музея АН СССР. 1926б. Т. 19. С. 1–74.
40. Городков Б.Н. Полярный Урал в верховьях Войкара, Сыни и Ляпина // Материалы комиссии экспедиционных исследований АН СССР. Сер. Уральск. 1929. Вып. 7. С. 1–31.
41. Сочава В.В. Ботанический очерк лесов Полярного Урала от р. Нельки до р. Хулги // Труды Ботанического музея АН СССР. 1927. Т. 21. С. 1–78.
42. Сочава В.В. Пределы лесов в горах Ляпинского Урала // Труды Ботанического музея АН СССР. 1930. Т. 22. С. 1–47.
43. Самбук Ф.В. Ботанико-географический очерк долины р. Печоры // Труды Ботанического музея АН СССР. 1930. Т. 22. С. 49–145.
44. Леонтьев А.М. Растительность Беломорско-Кулойской части Северного края // Труды БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1937. Вып. 2. С. 81–222.

45. *Сабуров Д.Н.* Леса Пинеги. Л.: Наука, 1972. 173 с.
46. *Непомилуева Н.И.* Лиственничные (*Larix sibirica*) редколесья Приполярного Урала // Изучение и охрана растительности Севера. Сыктывкар: Коми филиал АН СССР, 1984. С. 51–68.
47. *Зверев А.А.* Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: Учеб. пособие. Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
48. *Василевич В.И.* Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Ботанический журнал. 1995. Т. 80, № 6. С. 28–39.
49. *Кучеров И.Б., Головина Е.О., Чепинога 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.
50. *Кучеров И.Б., Чуракова Е.Ю.* Сравнительная характеристика сосновых и лиственничных лесов карстовых ландшафтов средней Пинеги (Архангельская обл.) // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114, № 6. С. 24–36.
51. *Василевич В.И.* Ельники черничные Европейской России // Ботанический журнал. 2004. Т. 89, № 11. С. 1728–1739.
52. *Кучеров И.Б., Кутенков С.А., Максимов А.И., Максимова Т.А., Гимельбрант Д.Е.* Незаболоченные сосновые леса заповедника «Кивач» (Карелия) // Ботанический журнал. 2007. Т. 92, № 10. С. 1515–1535.
53. *Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья-95, 1995. 991 с.
54. *Ignatov M.S., Afonina O.M.* Check-list of mosses of the former USSR // *Arctoa*. 1992. Vol. 1. P. 1–85.
55. *Konstantinova N.A., Potemkin A.D., Schljakov R.N.* Check-list of the Hepaticae and Anthocerotae of the former USSR // *Arctoa*. 1992. Vol. 1. P. 87–127.
56. *Vitikainen O., Ahti T., Kuusinen M., Vommilä S., Ulvinen T.* Checklist of lichens and allied fungi of Finland // *Norrinia*. 1997. № 7. P. 1–123.
57. *Арктическая флора СССР.* М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960–1964. Вып. 1–4; М.; Л.: Наука, 1966–1987. Вып. 5–10.
58. *Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
59. *Лопатин В.Д., Волков А.Д., Воронова Т.Г.* Метод экоценологических координат при изучении лесов таежной зоны // Структура и динамика лесных ландшафтов Карелии. Петрозаводск: КНЦ РАН, 1985. С. 159–180.
60. *Флора европейской части СССР.* Л.: Наука, 1974–1994. Т. 1–8.
61. *Флора Восточной Европы.* СПб.: СПбХФА, 1996–2004. Т. 9–11.
62. *Hultén E., Fries M.* Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer: In 3 t. Königstein: Koeltz Sci. Publ., 1986. 1172 p.
63. *Meusel H., Jäger E., Weinert R.* Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1965. Bd 1. 258 s.; 1978. Bd 2. 419 s.; 1992. Bd 3. 333 s.
64. *Абрамов И.И., Волкова Л.А.* Определитель листостебельных мхов Карелии // *Arctoa*: Бриологический журнал. 1998. Т. 7, прил. 1. 390 с.
65. *Oksanen J., Ahti T.* Lichen-rich pine forest vegetation in Finland // *Ann. Bot. Fenn.* 1982. Vol. 19, № 4. P. 275–301.
66. *Коровкин А.А.* Геоботанический очерк Хибинского массива // Известия ГГО. 1934. Т. 66, вып. 6. С. 787–825.
67. *Некрасова Т.П.* Очерк растительности Лапландского заповедника // Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. 1935. Т. 64, вып. 2. С. 239–272.
68. *Любимова А.А.* Растительность и почвы побережья оз. Ловозеро (Кольский полуостров) // Труды БИН АН СССР. 1937. Сер. 3: Геоботаника. Вып. 2. С. 345–489.
69. *Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю.* Синтаксономическое разнообразие сосновых лесов Лапландского заповедника // Ботанический журнал. 2002. Т. 87, № 1. С. 99–121.

70. Цинзерлинг Ю.Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР // Труды Геоморфологического института. Л.: Изд-во АН СССР, 1932. Вып. 4. 376 с.
71. Рысин Л.П. Сосновые леса европейской части СССР. М.: Наука, 1975. 212 с.
72. Горшков В.В., Горшков В.Г. Характеристики восстановления лесных экосистем после пожаров. СПб.: ПИНФ РАН, 1992. 39 с.
73. Самойлов Ю.И., Ипатов В.С. Пирогенные сукцессии напочвенного покрова сухих сосняков на песках // Вестник СПбГУ. Сер. 3: Биология. 1995. Вып. 4, № 24. С. 58–66.
74. Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 174 с.
75. Атлас Архангельской области. М.: ГУГК, 1976. 72 с.
76. Мартыненко В.А. Светлохвойные леса // Леса Республики Коми. М.: Лесн. пром-сть, 1999. С. 105–131.
77. Атлас Коми АССР. М.: ГУГК, 1964. 112 с.
78. Городков Б.Н. Растительность тундровой зоны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. 142 с.
79. Юрцев Б.А. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии: Проблемы реконструкции криоксеротических ландшафтов Берингии. Новосибирск: Наука, 1981. 168 с.
80. Последний европейский ледниковый покров. М.: Наука, 1965. 219 с.
81. Гричук В.П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. М.: Наука, 1989. 183 с.
82. Prentice I.C., Jolly D. et al. Mid-Holocene and glacial-maximum vegetation geography of the northern continents and Africa // J. Biogeogr. 2000. Vol. 27, № 3. P. 507–519.
83. Smith S.E., Read D.J. Mycorrhizal symbiosis. L.: Acad. Press, 1997. 605 p.
84. Колесников Б.П., Зубарева П.С., Смологов Е.П. Лесорастительные условия и типы леса Свердловской области. Свердловск: Ин-т экол. растений и животных УНЦ АН СССР, 1973. 176 с.
85. Дылис Н.В. Типы лиственничных лесов южного Тимана // Труды БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1941. Вып. 4. С. 339–371.
86. Неиштаева В.Ю., Демьянов В.А. Лесная растительность Полярного Урала в верхнем течении р. Сось // Ботанический журнал. 2002. Т. 87, № 5. С. 90–109.
87. Норин Б.Н. Леса // Горные фитоценоотические системы Субарктики. Л.: Наука, 1986. С. 168–209.
88. Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев: Наукова думка, 1990. 352 с.
89. Андреев В.Н. Лесная растительность южного Тимана // Труды Полярной комиссии. 1935. Т. 24. С. 7–64.
90. Цинзерлинг Ю.Д. Очерк растительности массива Сабля // Труды ледниковых экспедиций. Л.: РИО ЦУЕГМС, 1935. Вып. 4: Урал (приполярные районы). С. 75–86.
91. 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.
92. Шенников А.П. К ботанической географии лесного северо-востока европейской части СССР // Труды БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1941. Вып. 4. С. 35–46.
93. Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 10–22.
94. Александрова В.Д., Юрковская Т.К. Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части СССР. Л.: Наука, 1989. 64 с.
95. Шуმიлова Л.В. Ботаническая география Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1962. 440 с.

Поступила в редакцию 15.06.2010 г.

Ilya B. Kucherov<sup>1</sup>, Andrei A. Zverev<sup>2</sup><sup>1</sup> V.L. Komarov's Botanical Institute of Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg, Russia<sup>2</sup> Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia**SIBERIAN LARCH FORESTS IN THE NORTH-EAST OF EUROPEAN RUSSIA.  
I. SUBARCTIC AND SUBALPINE OPEN WOODLANDS**

Following the dominant-floristic approach to vegetation, 4 associations of subarctic and/or subalpine Siberian larch open woodlands with 7 subassociations and 3 variants were distinguished in the North-Eastern part of European Russia. The most common lichen and feathermoss woodland syntaxa, *Stereocaulo-Cladino-Laricetum* (L.) *armerietosum* (on marine sands of the Boreal transgression) and *betuletosum nanae* var. *Vaccinium myrtillus*, also *Hylocomio-Betulo nani-L. typ.* (on glacial deposits or rock debris) are observed from the North-Eastern Europe to the Putorana Plateau foothills. The herb-rich and peatmoss woodlands, *Bistorto-Geranio-L. anthoxanthesum* and *Sphagno-Betulo nani-L.*, also *Hylocomio-Betulo nani-L. rubetosum* (mountain alder-herb-feathermoss woodlands in the river valley slope bottoms), are known to grow in the Urals and the West-Siberian north. The last 4 syntaxa are restricted to the Polar and Sub-Polar Urals. Such are: *Stereocaulo-Cladino-L. betuletosum nanae* var. *typ.* (on different types of rock in the mountains) and var. *Carex rupestris* (on peridotites along the alpine timberline), *Bistorto-Geranio-L. calamagrostietosum* (herb-rich woodlands on floodplain sands) and *avenelletesum* (the same on silicate rock debris along the alpine timberline). From the zonal point of view, only herb-rich woodlands of *Bistorto-Geranio-L. avenelletesum* and *anthoxanthesum* and dwarfbirch-moss-lichen stands of *Stereocaulo-Cladino-L. betuletosum nanae* var. *Vaccinium myrtillus* penetrate into the southern belt of the northern taiga subzone. All the rest of the larch woodland syntaxa is restricted to the northernmost (subarctic) belt of the latter, thus providing its delimitation in the study area.

**Key words:** *Larix sibirica*; subarctic open woodlands; Urals; vegetation classification.

Received June 15, 2010