

УДК 581.526.426.2 (285.3) (470)
DOI: 10.26456/vtbio200

ТОПКИЕ МЕЗОТРОФНЫЕ СФАГНОВЫЕ ЕЛЬНИКИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ И УРАЛА*

И.Б. Кучеров¹, С.А. Кутенков²

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург

²Институт биологии КарНЦ РАН, Петрозаводск

На основе выборки из 130 геоботанических описаний, сделанных авторами в 1995–2019 гг. или взятых из литературы, проведена доминантно-детерминантная классификация топких мезотрофных (*Picea abies* s.l.) ельников сфагновых, развивающихся при подтоплении либо периодическом затоплении в Европейской России и на Урале. Ценогическое разнообразие этих сообществ определяется спецификой названных процессов в сочетании с климатическими факторами, тогда как роль почвообразующих пород почти не выражена. Выделено 6 ассоциаций с 6 субассоциациями и 2 вариантами, всего 11 синтаксонов (табл. 1). В их числе подтопленные ельники вейниковые сфагновые с господством *Calamagrostis purpurea* s.l. и *Equisetum sylvaticum* в травяном ярусе (4 субассоциации в разных подзонах тайги либо долготных секторах), вздутоосоковые с *Carex rostrata* и *C. vesicaria* и вахтовые с *Menyanthes trifoliata* (2 субассоциации). Кроме того, выделены эндемичные для Южного Урала ельники малоцветковоосоковые с *C. pauciflora* и *Rubus chamaemorus*, развивающиеся на поверхностном дождевом стоке (2 варианта), приречные северотаежные водноосоковые с *Carex aquatilis* и затопленные южно- и подтаежные белокрыльниковые с *Calla palustris*. Для большинства синтаксонов характерны полидоминантность и взаимная замещаемость видов сфагновых мхов.

Ключевые слова: заболоченные еловые леса, мезотрофное заболачивание, подтопление, затопление, сфагновые мхи, классификация растительности, таежная зона, Европейская Россия.

* Работа выполнена в рамках действующих государственных заданий БИН РАН по теме 121032500047-1 «Растительность Европейской России и Северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации» и ИБ КарНЦ РАН по теме АААА-А19-119062590056-0 «Оценка разнообразия болотных и луговых экосистем, их динамика и история формирования на Европейском Севере».

Мезотрофные ельники (из *Picea abies* s.l.) вейниковые, осоковые, вахтовые и белокрыльниковые сфагновые представляют собой достаточно разнородную группу ассоциаций, объединяемую условиями длительного подтопления или периодического затопления, при котором и развиваются соответствующие сообщества. Они могут регулярно встречаться в разных регионах (Юркевич и др., 1979; Мартыненко, 1999), но площадь, занятая ими, повсеместно крайне мала. В большинстве случаев топкие мезотрофные ельники вторичны; они формируются на месте заболоченных (прежде всего, хвощовых сфагновых) или даже незаболоченных таежных еловых лесов иных ассоциаций, в сочетании с которыми они встречаются.

В настоящей статье рассмотрено ценотическое разнообразие топких мезотрофных сфагновых ельников Европейской России и Урала, а также сделана попытка выявить и закартировать ареалы соответствующих сообществ.

Использованные данные и методы. При классификации топких мезотрофных ельников сфагновых использована выборка из 130 геоботанических описаний, из них 86 выполнены авторами в экспедициях 1996–2019 гг. При описании оценивались проективные покрытия (ПП) всех видов растений по ярусам, кроме того – сомкнутость либо покрытие и средняя высота самих ярусов на площади не менее 400 м² в естественных границах сообществ. Для замера толщины лесной подстилки и оценки гранулометрического состава почвы выполнялась почвенная прикопка; для торфяно-болотных почв измерялась мощность торфяной залежи. Подробное описание методики опубликовано ранее (Кучеров, 2019). Еще 40 описаний взяты из опубликованных источников (Regel, 1923; Смирнова З., 1928; Корчагин, 1929, 1940; Игошина, 1930; Сочава, 1930; Андреев, 1935; Благовещенский, 1936; Никольский, Изотов, 1936; Смирнова А., 1954; Корчагин, Сенянинова-Корчагина, 1957; Колесников, 1985; Морозова, Коротков, 1999; Мартыненко и др., 2008), 4 – из рукописи докторской диссертации Ю.П. Юдина (1948), хранящейся в библиотеке БИН РАН.

Как и ранее, при выделении синтаксонов ельников черничных и хвощовых сфагновых (Кучеров, Кутенков, 2019, 2020 а, 2020 б), использован комплексный доминантно-детерминантный (доминантно-флористический) подход к классификации растительности. Согласно последнему, синтаксоны первоначально выделяются по доминантам, следуя традиции школы В.Н. Сукачева (1931), затем их объем уточняется с помощью установленных табличным методом (Becking, 1957; Westhoff, Maarel, 1978) детерминантных групп экологически и/или хорологически близких видов (Василевич, 1995; Кучеров, 2019). К одной ассоциации отнесены описания с одинаковым набором

доминантов и детерминантов на всем протяжении ее ареала. Для субассоциаций могут быть характерны собственные доминанты и детерминанты вдобавок к таковым ассоциации в целом. Варианты при отсутствии свойственных им доминантов могут выделяться только по детерминантам (Кучеров, 2019). Обработка фитоценологических таблиц проводилось с помощью ботанической информационной системы IBIS 7.2 (Зверев, 2007; Zverev, 2020).

Выделенные 11 синтаксонов разного ранга сведены в фитоценологическую таблицу (табл. 1), где содержатся также сведения о ярусной структуре сообществ. Названия синтаксонов даются согласно традиции школы В.Н. Сукачева (1931).

Номенклатура сосудистых растений дана по С.К. Черепанову (1995), листостебельных мхов – по М.С. Игнатову с соавторами (Ignatov et al., 2006), печеночных – по А.Д. Потемкину и Е.В. Софроновой (2009), лишайников – по «Списку лишенофлоры России» (2010). Европейские таежные популяции ели рассматриваются как единый комплекс *Picea abies* s.l. (Попов, 2005), березы пушистой – как *Betula pubescens* s.l. (incl. *B. subarctica*, *B. aurata* (Цвелев, 2004)).

Экологические характеристики видов приводятся на основе фитоиндикационных шкал Л.Г. Раменского с соавторами (1956) и И.А. Цаценкина с соавторами (1978) с уточнениями для региона (Кучеров, 2019). Данные об ареалах сосудистых растений основаны на картографических материалах из атласа Э. Гультена и М. Фриза (Hultén, Fries, 1986) с уточнениями (Шмидт, 2005; Кучеров, 2016), мхов – на монографии М.С. и Е.А. Игнатовых (2003, 2004).

Границы зон и подзон растительности приняты по Т.И. Исаченко и Е.М. Лавренко (Исаченко, Лавренко, 1980) с уточнениями (Сафронова, Юрковская, 2015). Зональная обусловленность ареалов синтаксонов оценена с помощью сумм превышений среднесуточных температур воздуха над базовой температурой в 10°C («сумм градусо-дней выше 10°C», degree-days above 10°C) по данным глобальной сети спутниковой метеосъемки (NASA..., 2006). На основе этой же базы вычислены индексы континентальности Конрада (Tukhanen, 1980) (табл. 2). Точечные ареалы синтаксонов (рис. 1, 2) учитывают как совокупность анализируемых описаний, так и дополнительные сведения, полученные из литературы.

Таблица 1

Фитоценотическая характеристика мезотрофных ельников вейниковых, осоковых, вахтовых и белокрыльниковых сфагновых Европейской России и Урала

Вид	Ярус	Синтаксоны										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Детерминанты субассоциаций и вариантов												
<i>Solidago virgaurea</i> s.l.	c	48 ⁺	33 ⁺	38 ⁺	33 ¹			40 ⁺	50 ⁺	18 ⁺	10 ⁺	
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	c	62 ²	89 ⁶	38 ¹					50 ¹	9 ⁺	14 ¹	11 ⁺
<i>Equisetum palustre</i>	c	52 ⁴	22 ¹	31 ⁺		20 ²			33 ¹	55 ⁵	14 ⁺	
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	c	45 ²	11 ¹						50 ³	36 ²		
<i>Pinus sylvestris</i>	a ₁	24 ¹	33 ²	56 ³	50 ⁴	20 ⁺			67 ²	64 ⁴	67 ⁵	33 ²
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	c	97 ⁶	100 ⁴	94 ⁴	100 ⁷	60 ¹	1 ⁺	13 ⁺	67 ³	91 ⁵	100 ⁴	100 ³
<i>Carex globularis</i>	c	66 ⁵	78 ³	88 ⁴	100 ⁵	60 ²			17 ⁺	73 ¹	67 ⁶	67 ¹
<i>Comarum palustre</i>	c	52 ²	78 ²	56 ⁷		80 ⁹			50 ³	55 ¹	57 ²	44 ⁺
<i>Linnaea borealis</i>	c	76 ¹	78 ²	56 ¹	33 ⁺	40 ⁺	1 ⁺	7 ⁺	33 ⁺	45 ⁺	33 ⁺	33 ⁺
<i>Orthilia secunda</i>	c	52 ⁺	56 ¹	56 ⁺	50 ¹	40 ⁺			33 ⁺	36 ⁺	29 ⁺	33 ⁺
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	d	69 ²⁹	44 ²²	81 ³⁸	67 ²⁰	80 ³⁴			33 ³	82 ³⁵	71 ³²	78 ²⁹
<i>Hylocomium splendens</i>	d	66 ⁵	78 ⁸	56 ²	83 ³	60 ¹		7 ⁺	17 ¹	55 ¹	71 ²	67 ¹
<i>Sphagnum centrale</i>	d	45 ⁴	56 ¹²	56 ³	67 ⁹	20 ⁺		7 ⁺	33 ²	55 ²	43 ³	44 ³
<i>Dryopteris carthusiana</i>	c	24 ⁺	33 ¹	56 ¹	33 ⁺			40 ¹		9 ⁺	14 ⁺	56 ⁺
<i>Maianthemum bifolium</i>	c	55 ¹	67 ¹	94 ¹	67 ³		1 ⁺	7 ⁺		27 ⁺	33 ¹	89 ¹
<i>Oxalis acetosella</i>	c	10 ⁺	56 ²	50 ⁺	17 ⁺			7 ⁺			10 ⁺	44 ⁺
<i>Luzula pilosa</i>	c	17 ⁺	22 ⁺	25 ⁺	50 ⁺	20 ⁺	1 ⁺	13 ⁺		9 ⁺	5 ⁺	33 ⁺
<i>Rubus chamaemorus</i>	c	90 ⁹	67 ⁶	6 ⁺		100 ³	3 ²⁷	67 ¹³	83 ³	82 ¹⁸	71 ⁶	44 ³
<i>Lycopodium annotinum</i>	c	66 ⁺	56 ⁺	6 ⁺	33 ⁺	40 ⁺	2 ⁺	47 ¹	17 ⁺	45 ⁺	14 ⁺	33 ⁺
<i>Pinus sibirica</i>	a ₁		44 ²	6 ⁺		20 ⁺			17 ¹			
<i>Epilobium palustre</i>	c	17 ⁺	44 ⁺	6 ⁺					17 ⁺		5 ⁺	
<i>Melampyrum sylvaticum</i> s.l.	c	7 ⁺	33 ⁺	13 ⁺						18 ⁺	5 ⁺	11 ⁺
<i>Veratrum lobelianum</i>	c		44 ¹			20 ⁺		33 ⁺				
<i>Rubus humulifolius</i>	c		56 ⁵								5 ⁺	22 ¹
<i>Carex chordorrhiza</i>	c	7 ⁺	11 ⁺	44 ²				13 ⁺		9 ⁺	33 ⁺	
<i>Rubus arcticus</i>	c	21 ⁺	33 ¹	63 ¹	17 ⁺	60 ⁺			17 ⁺	18 ⁺	24 ⁺	
<i>Salix aurita</i>	b	10 ¹		31 ⁺	67 ⁵					9 ¹	14 ⁺	22 ⁺
<i>Carex echinata</i>	c				50 ³							22 ⁺
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	d	10 ¹		19 ⁺	50 ¹	20 ⁺						11 ⁺

<i>Carex vaginata</i>	c	24 ⁺		13 ⁺	50 ⁺				50 ⁺	18 ⁺	5 ⁺	
<i>Sphagnum russowii</i>	d	28 ¹		31 ¹	50 ²	60 ⁶	1 ⁶	7 ²	33 ³	36 ¹	52 ⁷	33 ²
<i>S. angustifolium</i>	d	14 ¹	11 ¹	31 ¹¹	67 ¹²	60 ⁵				36 ⁷	43 ¹⁰	33 ⁷
<i>S. magellanicum</i> s.l.	d	14 ⁺		25 ²	33 ³	20 ⁺	1 ¹²	13 ¹	17 ⁺		29 ²	44 ¹
<i>Dactylorhiza maculata</i>	c	17 ⁺	11 ⁺	19 ⁺	33 ¹	60 ⁺				27 ⁺	19 ⁺	11 ⁺
<i>Corallorhiza trifida</i>	c	10 ⁺	11 ⁺	19 ⁺		40 ⁺						
<i>Carex vesicaria</i>	c	3 ⁺		13 ⁺		40 ⁸						
<i>Pyrola rotundifolia</i>	c			6 ⁺		40 ⁺				9 ¹		
<i>Dicranum majus</i>	d	7 ⁺				40 ⁺		7 ⁺		27 ²		11 ⁺
<i>Sphagnum fallax</i>	d	21 ⁶	22 ¹³	6 ⁴		40 ⁺	3 ⁴⁸	7 ⁺	33 ¹³	9 ³	10 ³	33 ¹³
<i>Juniperus communis</i> s.l.	b	31 ⁺		19 ⁺	17 ⁺	40 ²			67 ³	45 ¹	24 ¹	11 ⁺
<i>Salix phylicifolia</i>	b	28 ¹		13 ⁺		20 ⁺			50 ¹	36 ⁴	5 ¹	
<i>Eriophorum vaginatum</i>	c	17 ⁺	22 ⁺	6 ⁺	17 ⁺	60 ¹	2 ⁺	87 ²		27 ⁺	52 ¹	
<i>Carex paupercula</i>	c	28 ⁺		13 ⁺		40 ⁺	2 ⁺	87 ²	17 ⁺	36 ⁺	24 ⁺	
<i>C. rostrata</i>	c	7 ⁺		6 ⁺		100 ¹³	3 ¹	80 ¹	17 ⁺		24 ²	
<i>Listera cordata</i>	c	31 ⁺		13 ⁺		20 ⁺	1 ⁺	40 ⁺		18 ⁺	10 ⁺	
<i>Abies sibirica</i>	b		22 ⁺				2 ²	47 ⁺			10 ¹	
<i>Carex pauciflora</i>	c		11 ⁺				2 ⁵	87 ¹			14 ¹	
<i>Bistorta major</i>	c		11 ⁺				1 ⁺	47 ¹			5 ⁺	
<i>Betula czerepanovii</i>	b		11 ⁺	6 ⁺				27 ³	17 ¹			
<i>Juncus filiformis</i>	c	7 ⁺	11 ⁺	6 ⁺		40 ¹	1 ²	93 ²	33 ¹	18 ⁺	10 ⁺	
<i>Sphagnum capillifolium</i>	d	3 ⁺	11 ²					93 ⁴¹			19 ²	
<i>Vaccinium uliginosum</i>	c	7 ⁺		6 ⁺		20 ⁺	1 ¹	67 ¹	67 ⁵	36 ¹	24 ¹	
<i>Carex brunnescens</i>	c	10 ⁺	11 ⁺	6 ⁺				33 ⁺	17 ⁺	9 ⁺		
<i>Menyanthes trifoliata</i>	c	10 ⁺	11 ⁺					20 ⁺		91 ⁶	95 ¹³	11 ⁺
<i>Oxycoccus palustris</i>	c	10 ⁺				20 ⁺	1 ⁺	47 ¹		55 ⁺	52 ²	
<i>Salix hastata</i>	b								17 ⁺			
<i>Carex aquatilis</i>	c	3 ⁺				20 ⁺			100 ¹⁴	27 ⁺	5 ⁺	11 ⁺
<i>Pyrola minor</i>	c	24 ⁺	11 ⁺	6 ⁺					33 ⁺		10 ⁺	
<i>Galium uliginosum</i>	c								33 ¹			
<i>Sphagnum wulfianum</i>	d	14 ⁺	22 ¹	31 ²	17 ⁺				33 ²		10 ⁺	11 ²
<i>S. teres</i>	d	3 ⁺		13 ³					33 ⁺			
<i>Ledum palustre</i>	c	21 ¹	11 ⁺	6 ⁺	17 ⁺				50 ²	82 ³	48 ³	
<i>Sphagnum warnstorffii</i>	d	10 ²	22 ²	13 ²	33 ¹¹		1 ¹		50 ¹⁴	45 ¹⁸	10 ³	11 ⁺
<i>Pinus sylvestris</i>	b	14 ⁺	11 ⁺	31 ⁺					17 ⁺	55 ⁺	24 ⁺	11 ⁺
<i>Empetrum nigrum</i> s.l.	c	17 ⁺					1 ⁺		17 ⁷	55 ¹	5 ⁺	

<i>Chamaedaphne calyculata</i>	c	7 ⁺	11 ⁺	6 ⁺	17 ⁺	20 ⁺					36 ⁺	67 ²	
<i>Frangula alnus</i>	b	7 ⁺	11 ⁺	13 ⁺	17 ⁺							5 ⁺	33 ¹
<i>Dryopteris expansa</i> s.l.	c	14 ⁺	33 ⁺	13 ⁺			1 ⁺	27 ⁺			9 ⁺	10 ⁺	44 ²
<i>Naumburgia thyrsoflora</i>	c	10 ⁺		13 ⁺		20 ⁺			17 ⁺			19 ⁺	67 ¹
<i>Viola epipsila</i>	c	21 ¹	11 ⁺	6 ¹	17 ⁺				17 ⁺			10 ⁺	33 ⁺
<i>Calla palustris</i>	c	3 ⁺							17 ⁺				100 ¹⁹
<i>Calamagrostis canescens</i>	c	3 ⁺		6 ⁺						9 ⁺		10 ¹	33 ¹
<i>Carex rhynchophylla</i>	c	7 ⁺										14 ⁺	33 ¹
<i>Galium palustre</i>	c	7 ⁺		6 ⁺					17 ⁺			5 ⁺	33 ⁺
<i>Lysimachia vulgaris</i>	c			6 ⁺									33 ²
<i>Dicranum scoparium</i>	d	17 ⁺	22 ⁺	19 ⁺	33 ⁺			33 ¹			18 ⁺	19 ⁺	44 ⁺
<i>Rhizomnium punctatum</i>	d			6 ⁺									33 ⁺
Константные виды													
<i>Picea abies</i> s.l.	a1	100 ³⁰	100 ⁴¹	94 ²⁷	100 ²¹	100 ¹⁹	3 ²⁷	100 ²³	100 ²⁹	100 ²³	90 ²⁴	100 ⁴²	
<i>Betula pubescens</i> s.l.	a1	76 ¹¹	89 ¹⁷	100 ¹¹	100 ¹⁷	100 ¹⁴	2 ³	60 ⁵	67 ¹¹	91 ⁹	95 ¹⁷	89 ¹⁰	
<i>Sorbus aucuparia</i> s.l.	a2+b	86 ²	78 ⁵	88 ¹	67 ²	20 ⁺	2 ⁺	93 ¹	50 ¹	55 ⁺	43 ¹	89 ⁶	
<i>Picea abies</i> s.l.	b	93 ⁷	78 ⁶	100 ⁷	100 ⁹	100 ³	3 ⁴	100 ⁴	67 ¹	82 ⁴	95 ⁶	100 ⁸	
<i>Betula pubescens</i> s.l.	b	86 ³	56 ¹	69 ¹	67 ¹	100 ³	2 ³	67 ²	50 ²	82 ³	57 ¹	56 ⁺	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	c	90 ⁴	100 ⁵	100 ³	83 ¹⁰	60 ⁺	3 ⁺	100 ¹⁰	67 ²	73 ³	76 ⁴	89 ⁶	
<i>Equisetum sylvaticum</i>	c	97 ¹⁸	100 ¹³	88 ²⁹	100 ¹⁵	80 ³	1 ⁺	33 ¹	17 ¹	64 ¹¹	71 ¹³	89 ¹⁸	
<i>Calamagrostis purpurea</i> s.l.	c	97 ¹⁵	100 ¹⁴	94 ¹²	33 ¹	80 ¹		67 ¹	67 ⁹	55 ¹	71 ³	44 ¹	
<i>Trientalis europaea</i>	c	93 ¹	67 ¹	88 ²	83 ⁺	100 ¹	2 ⁺	93 ¹	50 ¹	36 ⁺	48 ⁺	78 ⁺	
<i>Carex canescens</i>	c	62 ²	56 ¹	50 ⁺	67 ⁵	60 ¹	1 ⁺	100 ¹	33 ⁺	45 ⁺	48 ⁺	44 ⁺	
<i>Pleurozium schreberi</i>	d	66 ²	89 ⁶	81 ³	100 ¹⁰	80 ¹	1 ⁺	53 ⁺	33 ¹	45 ¹	76 ⁴	56 ²	
<i>Polytrichum commune</i>	d	59 ³	33 ²	88 ⁴	67 ¹²	80 ⁴	2 ⁵	80 ³⁴	50 ¹	73 ²	52 ⁹	78 ⁴	
Прочие виды													
<i>Larix sibirica</i>	a1	3 ¹		13 ¹									
<i>Populus tremula</i>	a1+2	10 ⁺		19 ¹	33 ²				17 ¹	9 ⁺	5 ⁺	11 ⁺	
<i>Abies sibirica</i>	a1+2		22 ⁺				1 ⁺				10 ⁺		
<i>Picea abies</i> s.l.	a2	52 ⁶	33 ⁴	50 ⁸	33 ⁷				17 ¹	36 ⁵	43 ⁸	56 ⁹	
<i>Betula pubescens</i> s.l.	a2	38 ³	11 ²	25 ¹	17 ⁺				17 ³				
<i>Alnus incana</i> s.l.	a2+b	59 ³	22 ¹	56 ¹	33 ⁺				33 ²	55 ²	38 ³	22 ⁺	
<i>Salix caprea</i>	a2+b	21 ¹	11 ⁺	13 ⁺					33 ¹		5 ⁺	22 ⁺	
<i>Alnus glutinosa</i>	a2+b										5 ⁺	22 ⁺	
<i>Rosa acicularis</i>	b	17 ⁺	33 ⁺	31 ⁺	17 ⁺	40 ⁺				9 ⁺	14 ⁺	11 ¹	
<i>Salix lapponum</i>	b	7 ⁺				20 ¹			17 ¹	27 ⁺			
<i>S. cinerea</i>	b			25 ⁺						9 ⁺		11 ⁺	

<i>Pinus sibirica</i>	b		22 ⁺			20 ⁺							
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	c	62 ⁺	33 ¹	44 ⁺		60 ⁺			33 ⁺	36 ⁺	5 ⁺		
<i>Equisetum fluviatile</i>	c	24 ¹		6 ⁺		40 ¹			33 ¹	36 ³	38 ²		
<i>Melampyrum pratense</i> s.l.	c	28 ⁺		19 ⁺		20 ⁺			17 ⁺	9 ⁺	29 ⁺	11 ⁺	
<i>Carex disperma</i>	c	10 ¹	22 ²	25 ⁺	17 ⁺	20 ⁺			17 ⁺	9 ⁺	10 ⁺	22 ⁺	
<i>Rubus saxatilis</i>	c	17 ⁺	11 ⁺	19 ⁺	17 ⁺						5 ⁺	22 ⁺	
<i>Phegopteris connectilis</i>	c	21 ⁺	33 ⁺	6 ¹					17 ⁺		5 ⁺		
<i>Deschampsia cespitosa</i>	c	7 ⁺	11 ⁺	25 ⁺	33 ¹				17 ⁺			11 ⁺	
<i>Avenella flexuosa</i> s.l.	c	14 ⁺	11 ⁺	13 ⁺	33 ⁺						5 ⁺	11 ⁺	
<i>Carex cespitosa</i>	c	7 ⁺				20 ¹		27 ⁺			5 ⁺		
<i>Athyrium filix-femina</i>	c	10 ⁺	11 ⁺	13 ⁺	17 ⁺						5 ⁺	22 ⁺	
<i>Carex loliacea</i>	c	28 ⁺	11 ⁺						17 ⁺				
<i>C. lasiocarpa</i>	c	3 ⁺					1 ⁺	13 ⁺		9 ⁺	19 ⁺		
<i>C. juncella</i>	c	3 ⁺						27 ⁺	33 ¹				
<i>C. limosa</i>	c		11 ⁺			20 ¹		33 ⁺			5 ⁺		
<i>Ranunculus repens</i>	c	3 ⁺		13 ⁺		20 ⁺			17 ⁺			22 ⁺	
<i>Cirsium heterophyllum</i>	c		11 ⁺	25 ⁺									
<i>Agrostis canina</i>	c	3 ⁺										22 ⁺	
<i>Sanguisorba officinalis</i>	c							7 ⁺	33 ⁺				
<i>Aulacomnium palustre</i>	d	34 ⁺	11 ⁺	38 ⁺	33 ⁺	60 ¹	1 ⁺	7 ⁺	50 ¹	45 ¹	48 ⁺	33 ¹	
<i>Sphagnum riparium</i>	d	48¹⁹		19 ⁷	17 ²	60¹⁰			33 ⁵	18 ⁴	24 ⁷	44¹⁰	
<i>S. squarrosum</i>	d	31 ²	22 ¹	38 ¹					33 ⁶	18 ⁺	19 ⁺	33 ⁺	
<i>Straminergon stramineum</i>	d	31 ⁺	11 ¹	13 ⁺		20 ⁺				18 ⁺	29 ⁺	11 ⁺	
<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i>	d	34 ¹	33 ²	13 ⁺		20 ⁺		7 ⁺		9 ⁺	14 ⁺	11 ⁺	
<i>Pseudobryum cinclidioides</i>	d	17 ⁺	22 ²	31 ²					17 ⁺	27 ⁺	5 ⁺	33 ⁺	
<i>Rhytidadelphus triquetrus</i>	d	24 ¹	22 ⁵	31 ⁺	33 ²	20 ⁺			17 ²			11 ⁺	
<i>Dicranum polysetum</i>	d	28 ⁺	22 ⁺	13 ⁺	33 ⁺	20 ⁺					10 ⁺	11 ⁺	
<i>Calliergon cordifolium</i>	d	17 ⁺	22 ¹	25 ⁺		20 ⁺			17 ⁺	9 ⁺	5 ⁺	11 ⁺	
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	d	21 ⁺	11 ⁺	6 ⁺	17 ⁺				17 ⁺	9 ¹	5 ⁺	11 ⁺	
<i>Polytrichum strictum</i>	d			6 ⁺			1 ⁺	7 ⁺		9 ⁺	19 ⁺	11 ⁺	
<i>Sphagnum flexuosum</i>	d	3 ⁺	11 ⁺		17 ⁺	20¹³					14 ²	11 ⁶	
<i>Warnstorfia exannulata</i>	d	10 ⁺				20 ⁺			17 ¹		10 ⁺		
<i>Brachythecium rivulare</i>	d	7 ⁺		6 ⁺					17 ⁺			22 ⁺	
<i>Pellia neesiana</i>	d	3 ⁺		6 ⁺								22 ⁺	
<i>Calypogeia integristipula</i>	d								17 ⁺	9 ⁺		22 ⁺	
<i>Dicranum fuscescens</i>	d+z	17 ⁺	44 ⁺	31 ⁺	17 ⁺	40 ⁺		7 ⁺	33 ⁺		43 ⁺	22 ⁺	
<i>Plagiothecium laetum</i> s.l.	d+z	14 ⁺	22 ⁺	25 ⁺	50 ⁺	20 ⁺		33 ⁺	17 ⁺	9 ⁺	19 ⁺	44 ⁺	

<i>Tetraphis pellucida</i>	d+z	7 ⁺	11 ⁺	13 ⁺	33 ⁺	20 ⁺			33 ⁺	27 ⁺	14 ⁺	44 ⁺
<i>Pohlia nutans</i>	z	28 ⁺		13 ⁺	17 ⁺	20 ⁺		33 ⁺	33 ⁺	27 ⁺	19 ⁺	33 ⁺
<i>Dicranum scoparium</i>	z	28 ⁺	11 ⁺	44 ⁺	33 ⁺	20 ⁺				9 ⁺	14 ⁺	22 ⁺
<i>Cladonia coniocraea</i>	z	14 ⁺	22 ⁺	38 ⁺	33 ⁺						33 ⁺	44 ⁺
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	z	31 ⁺	11 ⁺	25 ⁺			1 ⁺	13 ⁺			19 ⁺	33 ⁺
<i>Sanionia uncinata</i>	z	21 ⁺		25 ⁺				33 ⁺	17 ⁺		10 ⁺	
<i>Pleurozium schreberi</i>	z	24 ⁺		31 ⁺					17 ⁺	9 ⁺		22 ⁺
<i>Hylocomium splendens</i>	z	17 ⁺		25 ⁺					17 ⁺	9 ⁺	5 ⁺	11 ¹
<i>Dicranum majus</i>	z	17 ⁺		13 ⁺	17 ⁺	20 ⁺			17 ⁺	9 ⁺		22 ⁺
<i>Cladonia deformis</i>	z	10 ⁺	11 ⁺	19 ⁺							14 ⁺	22 ⁺
<i>Chiloscyphus profundus</i>	z	3 ⁺			17 ⁺			33 ⁺	17 ⁺	9 ⁺		
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	z	3 ⁺			17 ⁺			33 ⁺	17 ⁺			
<i>Dicranum polysetum</i>	z		11 ⁺	13 ⁺	17 ⁺						5 ⁺	22 ⁺
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	z	3 ⁺	11 ⁺								5 ⁺	33 ⁺
Средние сомкнутость или покрытие (%) ярусов												
– 1-го яруса древостоя		0.4	0.6	0.4	0.4	0.3	0.3	0.3	0.4	0.3	0.4	0.5
– 2-го яруса древостоя		0.1	0.1	0.1	0.1	-	<0.1	-	0.1	0.1	0.1	0.1
– подроста и подлеска		20	15	10	15	10	10	10	15	15	15	15
– травяного		70	70	70	55	60	40	40	65	65	60	55
– мохового		80	85	90	80	90	75	85	55	80	95	85
Средняя высота ярусов, м												
– 1-го яруса древостоя		19	18	20	17	13	8	8	15	17	17	19
– 2-го яруса древостоя		12	14	12	13	-	?	?	12	9	12	14
– подроста и подлеска в целом		2.7	2.0	2.3	2.5	3.9	?	?	6?	4.4	3.2	2.1
– в том числе 1-го подъяруса		-	4.0	4.5	6.0	-	?	?	?	-	3.7	3.5
– 2-го подъяруса		-	1.5	1.5	2.5	-	?	?	?	-	1.8	1.3
– 3-го подъяруса		-	-	0.4	-	-	?	?	?	-	-	0.4
Бонитет древостоя		III	III	III	IV	V	Va	Va	IV	IV	IV-V	III
Мощность торфа, см		72	35	40	48	67	?	?	45	106	73	69
Число описаний		29	9	16	6	5	3	15	6	11	21	9

Примечание. Синтаксоны: 1–4 – Piceetum (P.) mixto-sphagnoso-calamagrostosum: 1 – rubosum chamaemori, 2 – rubosum humulifolii, 3 – typicum, 4 – caricosum canescentis; 5 – P. mixto-sphagnoso-rostratae-caricosum; 6–7 – P. sphagnoso-pauciflorae-caricosum: 6 – var. Sphagnum fallax, 7 – var. Sphagnum capillifolium; 8 – P. mixto-sphagnoso-aquatilis-caricosum; 9–10 – P. mixto-sphagnoso-meuanthosum: 9 – rubosum chamaemori, 10 – typicum; 11 – P. mixto-sphagnoso-callosum.
Ярусы: a₁ и a₂ – 1-й и 2-й ярусы древостоя, b – подрост и подлесок, c – кустарничково-травяной, d – моховой, z – эпифитные и эпиксильные мхи и лишайники. Для видов приводятся постоянство (%) и (в надстрочном регистре) среднее проективное покрытие (%); для синтаксонов с числом описаний менее 5 приводится точное число описаний. Детерминантные группы выделены серым фоном и жирной рамкой; виды в их пределах сортированы по ярусам, далее по убыванию встречаемости во всем массиве описаний таблицы. Для доминирующих видов значения покрытия и постоянства даны полужирным шрифтом. Среднее проективное покрытие видов менее 0.5% отмечено плюсом «+». Прочерк «-» – отсутствие яруса или подъяруса, знак вопроса «?» – отсутствие данных. Исключены сопутствующие виды со встречаемостью 20% и менее в каждом из синтаксонов, всходы деревьев и кустарников.

Таблица 2

Амплитуды среднесуточных (1983–2004) значений метеопараметров в пределах ареалов синтаксонов мезотрофных ельников вейниковых, осоковых, вахтовых и белокрыльниковых сфагновых

Синтаксоны	Метеопараметры	
	<i>GDD</i> >10, °C	<i>K</i>
1. Piceetum (P.) mixto-sphagnoso-calamagrostosum subass. rubosum chamaemori	208–544	25.94–44.09
2. Subass. rubosum humulifolii	484–596	38.32–45.66
3. Subass. typicum	410–788	32.26–44.44
4. Subass. caricosum canescentis	484–674	29.33–35.63
5. P. mixto-sphagnoso-rostratae-caricosum	171–477	26.56–45.59
6. P. sphagnoso-pauciflorae-caricosum var. Sphagnum fallax	?	48.28
7. Var. Sphagnum capillifolium	?	48.28
8. P. mixto-sphagnoso-aquaticum-caricosum	208–468	25.94–45.66
9. P. mixto-sphagnoso-menyanthosum subass. rubosum chamaemori	208–489	25.94–35.65
10. Subass. typicum	268–921	29.47–45.45
11. P. mixto-sphagnoso-callosum	471–817	31.18–40.68

Примечания. *GDD*>10 – сумма градусо-дней выше 10°C (NASA..., 2006), *K* – коэффициент континентальности Конрада (Tukhanen, 1980). Амплитуды значений факторов рассчитаны с учетом как имеющейся совокупности описаний, так и данных литературы. Знак вопроса «?» соответствует неопределенности из-за недоучета влияния высотной поясности на температуру воздуха в исходной базе данных (NASA..., 2006).

Общие черты характеризующих ассоциаций. В зависимости от синтаксона, топкие мезотрофные ельники сфагновые могут занимать различное положение в рельефе, при котором возможно подтопление или затопление. Они встречаются по подтопленным окраинам болот, берегам лесных ручьев, в понижениях надпойменных террас, межозовых и межсельговых депрессиях и т.д., в ряде синтаксонов во всех перечисленных местообитаниях. Сообщества большинства синтаксонов представлены на почвах разного гранулометрического состава от песков до суглинков и глин, как на силикатных, так и на карбонатных почвообразующих породах; наиболее распространенные синтаксоны отмечены также на гипсах. Почвы торфянисто- и торфяно-глеевые (Архипов, 1932; Гроздов, 1950; Пьявченко, 1957; Ниценко, 1960; Орлов и др., 1974; Мартыненко, 1999), реже торфяно-болотные (Юркевич и др., 1979). Для большинства синтаксонов характерно развитие сообществ по маломощной (20–50 см) торфяной залежи, при этом в отдельных случаях залежь может быть глубже, достигая мощности 1–1.6 м. Лишь ельникам вахтовым и морошково-вейниковым свойственны более мощные залежи, иногда глубиной до 2–3 м.

Нанорельеф, как правило, дифференцирован слабо, с низкими

кочками и преобладанием ковров. На фоне общей обводненности роль западин не выражена. Лишь иногда развивается двухкомпонентный нанорельеф с сочетанием микроповышений и обводненных западин без участия ковров.

Одним из следствий переменности и неустойчивости режима увлажнения оказываются изменчивость и полидоминантность состава мохового яруса ковров и западин. Господствовать в различных сочетаниях друг с другом могут *Sphagnum girgensohnii*, *S. centrale*, *S. warnstorffii*, *S. angustifolium*, в моховом покрове обводненных ковров и западин также *S. fallax* и *S. riparium*; последним двум видам вдобавок свойственна фитоценотическая замещаемость (Боч, Василевич, 1980). Из-за этого в названия почти всех ассоциаций входит эпитет «mixto-sphagnosum», а многие доминирующие виды сфагновых мхов не входят в число детерминантов.

Древостой большинства синтаксонов разрежен до 0.4 и избилует сухостоем, но отличается хорошим (по меркам заболоченных лесов) бонитетом (III–IV), характеризующим условия до начала подтопления. Второй ярус древостоя при этом разрежен до 0.1. Лишь в первичных ельниках вздуто- и малоцветковоосоковых сомкнутость 1-го яруса древостоя не превышает 0.3, бонитет – V–Va, а 2-й ярус почти либо полностью отсутствует. Примесь *Betula pubescens* s.l. к *Picea abies* s.l. в зависимости от синтаксона составляет 1–4 и 1–5 единиц по составу соответственно древостоя и подроста. Характер последнего меняется от сомнительного группового в ельниках вейниковых и белокрыльниковых до неблагонадежного единичного в осоковых. Дифференциация подроста по высоте не наблюдается в северной тайге, но отчетливо выражена южнее; общее покрытие подроста и подлеска обычно не более 10–15%. Кустарничково-травяной ярус средней густоты (40–70%), моховой, за исключением приречных ельников водноосоковых, почти сомкнут (75–90%; табл. 1).

В результате подтопления для многих синтаксонов (кроме ельников вейниковых) характерно флористическое обеднение сообществ. В них насчитывается порядка 20–45 видов сосудистых растений и мхов на описание, тогда как в хвощовых (и вейниковых) сфагновых – не менее 35–50 (Кучеров, Кутенков, 2021). Вследствие этого многие выделяемые детерминантные группы вынужденно оказываются маловидовыми. Примечательно, что в число детерминантов не входят эпифитные мхи.

Константные виды всех ассоциаций – бореально-лесные олигомезотрофные (*Vaccinium myrtillus*, *Pleurozium schreberi*) и мезотрофные (*Betula pubescens* s.l., *Sorbus aucuparia* s.l., *Trientalis europaea*) мезофиты и гигромезофиты (*Equisetum sylvaticum*), «спутники» *Picea abies*, а также болотно-лесные мезогигрофиты

(*Calamagrostis purpurea* s.l.) и гигрофиты (*Carex canescens*). К ним примыкает и *Polytrichum commune* – гипоаркто-полюзорный олиготрофный гигрофит (табл. 1).

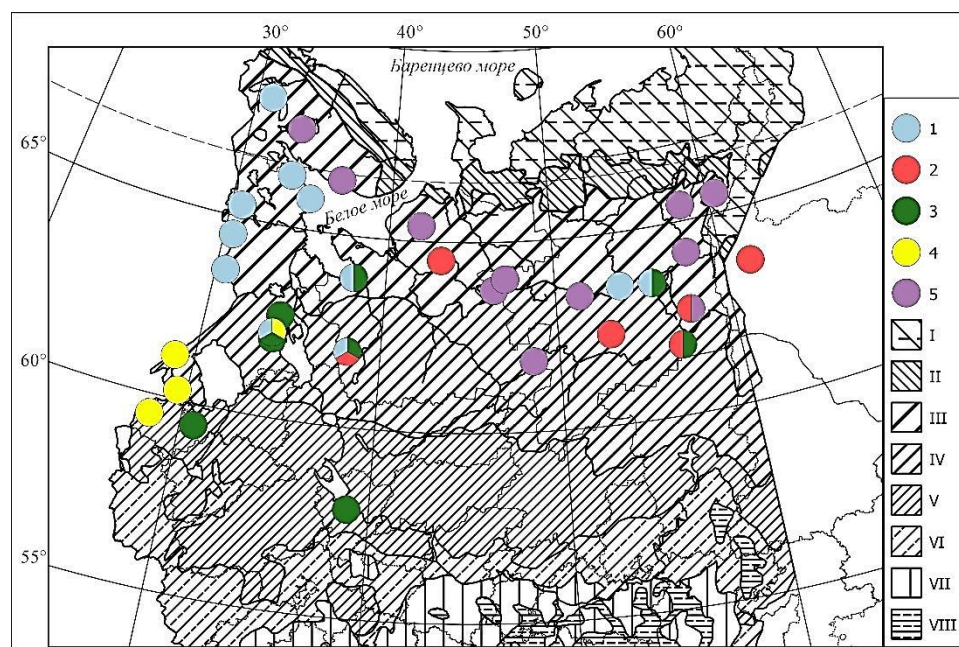


Рис. 1. Распространение ельников вейниковых сфагновых морошковой (1), хмеленичной (2), типичной (3) и пепельноосоковой (4) субассоциаций, а также вздутоосоковых сфагновых (5) в Европейской России и на Урале.

Зоны и подзоны: I – тундра, II – лесотундра и подгольцовые редколесья, III – северная, IV – средняя, V – южная тайга, VI – подтайга, VII – широколиственные леса, VIII – лесостепь. Картооснова (Исаченко, Лавренко, 1980; Сафронова, Юрковская, 2015) объединяет зональные выделы и их высотно-пооясные аналоги.

Характеристика выделенных синтаксонов. Piceetum (P.) mixto-sphagnoso-calamagrostosum – ельник (е.) вейниковый сфагновый (табл. 1, рис. 1: № 1–4). Бонитет 1-го яруса древостоя III, как в ельниках хвощовых сфагновых южной тайги (Кучеров, Кутенков, 2020 б). Примесь *Betula pubescens* s.l. к *Picea abies* s.l. порядка 2–3 единиц по составу; единична примесь *Pinus sylvestris*. Второй ярус еловый; подрост березово-еловый, групповой. Подлесок фрагментарный из *Sorbus aucuparia* s.l.; *Frangula alnus* нехарактерна. В кустарничково-травяном ярусе господствуют *Equisetum sylvaticum* и *Calamagrostis purpurea* s.l. (в Финноскандии *C. phragmitoides*, на Урале *C. langsdorffii*). Во всех субассоциациях значимыми сопутствующими видами на микроповышениях служат *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus* и *Carex globularis*, а в западинах в большинстве субассоциаций –

Comarum palustre. В моховом ярусе выражено преобладает *Sphagnum girgensohnii*; доминанты 2-го порядка различны в зависимости от субассоциации. В числе сопутствующих видов яруса – *S. centrale* и (на микроповышениях) *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* и *Polytrichum commune*. Эпизодически присутствуют западинные зеленые мхи.

По постоянству и значимому обилию *Equisetum sylvaticum*, *Vaccinium myrtillus* и *Sphagnum girgensohnii*, также по высоте и ярусной стратификации древостоя и подроста ельники вейниковые сфагновые очень близки к хвощовым, видимо, образуясь в результате их деградации при подтоплении. Возможно, последующие исследования покажут, что их следует рассматривать как вейниковую субассоциацию хвощовой ассоциации. В то же время мезотрофные ельники вейниковые следует отличать от мезоэвтрофных таволгово-вейниковых (Кучеров, Кутенков, 2021), которые ближе к таволговым ельникам без сфагнового покрова (Кутенков, Кузнецов, 2013).

Дифференциальные виды ассоциации, общие с ельниками белокрыльниковыми в противовес осоковым и вахтовым, – мезотрофные таежно-лесные мезофиты (*Dryopteris carthusiana*, *Luzula pilosa*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*), сближающие ельники вейниковые с хвощовыми сфагновыми. От последних синтаксон отличают высокие постоянство и покрытие гигромезофильного *Calamagrostis purpurea* s.l., а также постоянство гигрофитов (*Carex canescens*, *Comarum palustre*, *Sphagnum centrale*); одновременно не всем подчиненным синтаксонам свойственны *Dryopteris carthusiana* и *Gymnocarpium dryopteris*, константные в ельниках хвощовых сфагновых (Кучеров, Кутенков, 2020 б). Выделяются четыре субассоциации, различающиеся как фитоценотически и флористически, так и по ареалу и по спектру занимаемых экотопов.

Subass. rubosum chamaemori – е. морошково-вейниковый сфагновый (табл. 1, рис. 1: № 1). Ельники этой субассоциации встречаются вдоль ручьев и рек либо на ровных участках в понижениях, лишь изредка по окраинам болот, чаще всего надпойменных или старичных. Они почти всегда произрастают на силикатных породах, лишь в средней тайге Архангельской обл. на известняках. Торфяная залежь от мелкой до 100–130 (300) см глубиной. Нанорельеф двухкомпонентный с преобладанием ковров или трехкомпонентный с топками западинами, реже двухкомпонентный из кочек высотой 20–40 см или (на Тимане (Андреев, 1935)) торфяных бугров и западин между ними без участков ковров. В подлеске иногда примесь *Alnus incana* s.l. В кустарничково-травяном ярусе в число доминантов входит *Rubus chamaemorus*, а в западинах нередко примесь *Equisetum palustre*. Доминант 2-го порядка в моховом ярусе –

Sphagnum riparium.

От хмеленично-вейниковой субассоциации морошково-вейниковую отличают гипоарктические гигромезофиты (*Chamaepericlymenum suecicum*) и арктобореально-полизональные мезогигрофиты (*Equisetum palustre*), общие с фенноскандскими ельниками морошково-вахтовыми, а также с южноуральскими подгольцовыми малоцветковоосоковыми. В то же время олигомезотрофные гипоарктические оксигигромезофиты (*Rubus chamaemorus*) и бореальные мезофиты (*Lycopodium annotinum*) приствольных повышений, присущие также всем синтаксонам ельников осоковых, вахтовых и белокрыльниковых, объединяют ельники морошково- и хмеленично-вейниковые в противовес «типичным» вейниковым и пепельноосоковым.

Ареал субассоциации тяготеет к крайнесеверной и «типичной» северной тайге. Большая часть описаний выполнена на лесном западе Кольского п-ова (Лапландский заповедник) и в Северной и Средней Карелии. Учтены также описания, сделанные близ устья р. Онеги и в Республике Коми на Среднем Тимане («*P. hylocomioso-vaccinoso-chamaemorosum*» (Андреев, 1935: 17)), вдоль трассы Одес–Вуктыл и на левобережье р. Велью. Для Костомукшского заповедника они рассматриваются в составе ассоциации *Carici loliaceae-Piceetum Moroz. et V. Korotk.* 1999 (Морозова, Коротков, 1999), объединяющей все синтаксоны заболоченных приручьевых еловых лесов, в том числе относящиеся к иным ассоциациям, выделенным на основе доминантно-детерминантных критериев. Для всей территории северной и крайнесеверной тайги Коми синтаксон известен как «ельник вейниково-сфагновый» на торфянисто- и торфяно-глеевых почвах; в травяном ярусе этих сообществ доминирует *Calamagrostis purpurea* s.l., которому сопутствуют *Equisetum sylvaticum* и *Cirsium heterophyllum*, а в моховом – *Sphagnum girgensohnii* и *S. warnstorffii* (Мартыненко, 1999). В средней тайге известны лишь единичные местонахождения субассоциации на юго-западе Архангельской обл. (ранее отнесенные к ассоциации *Rubus humulifolii*-P. (Кучеров и др., 2010)) и в Южной Карелии.

В Западной Сибири сообщества (видимо, иного варианта) описаны как *P. calamagrostodoso-equisetosum* с *Calamagrostis langsdorffii*, *Equisetum sylvaticum*, *E. palustre* и напочвенным ярусом из сфагновых мхов, также с участием *Pinus sibirica* в древостое (Рысин, Савельева, 2002). В частности, они приводятся из верховий р. Таз (Нешатаев и др., 2002).

В Финляндии и Скандинавии ельники вейниковые сфагновые данной субассоциации рассматриваются вместе с морошково-хвощовыми сфагновыми как *Equisetum sylvaticum spruce mires* (Eurola

et al., 1984) или *Picea abies-Equisetum sylvaticum*-variant в рамках *Picea abies-Vaccinium spp.-Sphagnum spp.*-тип (Påhlsson, 1994).

Subass. rubosum humulifolii – е. хмеленично-вейниковый сфагновый (табл. 1, рис. 1: № 2). Сообщества развиваются по ложбинам стока, реже по окраинам болот и в понижениях в приматериковой части надпойменных террас, на всех типах почвообразующих пород. Мощность торфа не превышает 70–100 см. Нанорельеф из микроповышений высотой 30–100 см и сфагновых ковров между ними с преобладанием последних по площади; западины не выражены или единичны. Из всех рассматриваемых синтаксонов, сообщества данного наименее заболочены и обладают наиболее густым (0.6) древостоем, в котором на восток от правого берега р. Печоры наблюдается единичная примесь *Pinus sibirica*. *Rubus chamaemorus* переходит на роль сопутствующего вида, к числу которых добавляются также *R. humulifolius* и *Gymnocarpium dryopteris*, а в западинах – *Veratrum lobelianum*. В моховом ярусе доминантами 2-го порядка становятся *Hylocomium splendens*, *Sphagnum centrale* и (эпизодически) *S. fallax*.

«Ядро» детерминантной группы субассоциации образуют евразийские и евросибирские мезофиты (*Pinus sibirica*) и гигромезофиты (*Veratrum lobelianum*, *Rubus humulifolius*). К ним присоединяются европейско-уральский мезофит *Melampyrum sylvaticum* s.l. (incl. *M. carpathicum*) и голарктический болотно-лесной мезогигрофит *Epilobium palustre*. За вычетом *Veratrum lobelianum* (мезоэвтроф), все виды в составе группы мезотрофны. От subass. *turcicum* хмеленичную субассоциацию отличают также виды из группы *Rubus chamaemorus*–*Lycoperidium annotinum* (см. выше).

Ареал субассоциации в Европейской России охватывает южную часть подзоны северной тайги и среднюю тайгу Двино-Печорского региона, включая Предуралье и Урал. Практически на всей территории он накладывается на ареал предыдущей субассоциации. В Архангельской обл. сообщества описаны в средней тайге национального парка (НП) «Кенозерский» (*Rubo humulifolii*-P. (Кучеров и др., 2010)) и в северной тайге бассейна Средней Пинеги. Далее на восток регистрации синтаксона относятся к среднетаежному левобережью р. Нившеры (P. *mixto-herboso-sphagnosum* (Юдин, 1948)), к якшинскому и ильчскому (P. *humulifolio-ruboso-sphagnosum* (Корчагин, 1940; Юдин, 1948)) участкам Печоро-Ильчского заповедника и к долине р. Няйсманья в уральской части Ханты-Мансийского автономного округа (Paludipiceetum *herbosum* var. *equisetosum* (Сочава, 1930)). В Западной Сибири субассоциация, видимо, также не различается с вышеописанной морошково-вейниковой (Рысин, Савельева, 2002).

Subass. typicum – собственно е. вейниковый сфагновый (табл. 1, рис. 1: № 3). Преимущественно среднетаежная субассоциация с иррадиацией как в «типичную» северную, так и в южную тайгу. Сообщества встречаются на ровных участках в понижениях на флювиогляциальных или зандровых равнинах, реже на плакорах, как на силикатных, так и на карбонатных породах. Чаще всего они мелкозалежные, лишь иногда с мощностью торфа до 100–120 см. Нанорельеф обычно с выраженным преобладанием ковров, двух- или трехкомпонентный (с обводненными западинами), очень редко двухкомпонентный без ковров с преобладанием микроповышений. Высота последних от 30 до 100–150 см; наиболее высокие из них возникли на месте ветровальных выворотней. Кислотность (pH_{H2O}) торфа в Ярославской обл. составляет 4,8, как и в ельниках хвощовых сфагновых (Орлов и др., 1974). В травяном ярусе западин доминантом 2-го порядка становится *Comarum palustre*, а на микроповышениях незначительно возрастает активность *Trientalis europaea*. *Rubus chamaemorus* крайне редка, а *R. humulifolius* отсутствует. В моховом ярусе покрытие *Hylocomium splendens* и *Sphagnum centrale* резко снижается; эпизодическим доминантом 2-го порядка выступает *S. angustifolium*.

Единственный собственный детерминант субассоциации – западная *Carex chordorrhiza* (мезотрофный гигрофит). С ельниками вздутоосоковыми синтаксон объединяет *Rubus arcticus* – гипоарктический мезотрофный гигромезофит микроповышений. От пепельноосоковой субассоциации типичную дифференцирует группа мезотрофных мезофитов в составе *Solidago virgaurea* s.l. и *Gymnocarpium dryopteris*, свойственная также ельникам хвощовым сфагновым (Кучеров, Кутенков, 2020 б). Отсутствуют виды из групп *Rubus chamaemorus*–*Lycopodium annotinum* и *Pinus sibirica*–*Rubus humulifolius* (см. выше).

Наибольшая часть описаний субассоциации приходится на среднюю тайгу Карелии и Кенозерья; одно из описаний сделано также в Печорском Предуралье. В северной тайге ельники субассоциации описаны в окрестностях г. Онега и вдоль трассы Одес–Вуктыл, в южной – в заказнике «Лисинский» в центральной части Ленинградской обл. Известны также указания для территории Рыбинского и Угличского леспромхозов близ Рыбинского водохранилища в Ярославской обл. («ельники хвощово-сфагновые» с *Comarum palustre* и *Naumburgia thyrsoflora* (Орлов и др., 1974)).

Subass. caricosum canescentis – е. пепельноосоковый сфагновый (табл. 1, рис. 1: № 4). Субассоциация южной тайги северо-западных регионов Европейской России с иррадиацией в среднюю тайгу Карелии. Сообщества встречаются в водораздельных или

межзюзовых понижениях, реже в нижней части склонов, только на силикатных породах, мелкозалежные. Очень редко торфяная залежь достигает глубины 150 см. Нанорельеф трехкомпонентный с преобладанием ковров и низкими кочками. Бонитет древостоя снижается до IV. В подлеске преобладает *Salix aurita*, а *Sorbus aucuparia* лишь сопутствует ей. В кустарничково-травяном ярусе характерно резкое снижение постоянства и обилия *Calamagrostis purpurea* s.l. при сохранении доминирования *Equisetum sylvaticum*; «выпадает» также *Comarum palustre*. На фоне обеднения яруса заметна усиливающаяся роль *Carex canescens*, постоянной, но малообильной в прочих субассоциациях. На участках ковров в числе сопутствующих видов значима также *C. echinata*. На кочках и при стволах к доминантам яруса добавляются *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*, а к числу значимых сопутствующих видов – *Maianthemum bifolium*. В моховом ярусе *Sphagnum centrale* вновь становится доминантом 2-го порядка наряду со *S. angustifolium* и (эпизодически) *S. warnstorffii*.

Детерминанты субассоциации – болотно-лесные мезотрофные гигромезофиты вблизи от северо-восточной границы ареала в Европе (*Salix aurita*, *Carex echinata*). Включение в эту же группу голарктического таежно-лесного мха *Ptilium crista-castrensis* случайно. С южноуральскими ельниками малоцветковоосоковыми синтаксон сближает *Carex vaginata* (тоже олигомезотрофный гигромезофит), а с вздутоосоковыми, «типичными» вахтовыми и белокрыльниковыми – олиготрофные и олигомезотрофные сфагновые мхи микроповышений и возвышенных ковров (*Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum* s.l., *S. russowii*).

Ельники пепельноосоковой субассоциации приводятся для всей Ленинградской обл. как «сфагново-осоковые» с *Carex echinata* на суглинистых торфяно-глеевых почвах в понижениях рельефа (Ниценко, 1960). В частности, они не раз описаны на Крикковском плато в Кингисеппском районе (P. equisetoso-sphagnosum, P. caricoso-sphagnosum (Смирнова З., 1928; Цинзерлинг, 1932)), а также найдены на Карельском перешейке в заказнике «Линдуловская роща» в границах южнотаежного анклава на суглинках долины р. Рощинки. Имеются и указания на сообщества данного типа в средней тайге северо-западной части перешейка (P. equisetoso-caricoso-sphagnosum с согосподством *Equisetum sylvaticum* и *Carex echinata* (Дмитриева, 1973)). В средней тайге Карелии аналогичные леса произрастают в заповеднике «Кивач». По мнению З.Н. Смирновой (1928), к обсуждаемому типу близки также *Equisetum sylvaticum*-*Bruchmoore*, описанные из Южной Финляндии (Cajander, 1913).

P. mixto-sphagnoso-rostratae-caricosum – е. вздутоосоковый сфагновый (табл. 1, рис. 1: № 5). Специфичные сообщества

крайнесеверной и «типичной» северной тайги. Они формируются по подтопленным окраинам болот или на подтоке на шлейфах заболоченных склонов, как на силикатных, так и на карбонатных породах. Мощность торфяной залежи от 30–50 до 100–125 см. Нанорельеф с выраженным преобладанием моховых ковров либо топких западин; кочки низкие. Древостой разрежен до 0.3, бонитет V; доля *Betula pubescens* s.l. в его составе достигает 4–5 единиц. Второй ярус отсутствует. Подрост елово-березовый, редкий, на кочках; в подлеске изредка единичные экземпляры *Sorbus aucuparia* s.l. и *Rosa acicularis*. В травяном ярусе преобладает *Carex rostrata*; доминанты 2-го порядка – *C. vesicaria* и *Comarum palustre*. Среди сопутствующих видов наиболее активны *Equisetum sylvaticum* и *Rubus chamaemorus*. *Vaccinium myrtillus* и *Carex globularis* сравнительно постоянны, но малообильны на приствольных повышениях, также как *Eriophorum vaginatum* на коврах. Моховой ярус почти сомкнут. В нем, как правило, согосподствуют *Sphagnum girgensohnii* и *S. riparium*; последний вид, однако, может замещаться на *S. fallax*, *S. flexuosum* либо даже *S. angustifolium*. На микроповышениях преобладают *S. russowii* и *Polytrichum commune*; *Pleurozium schreberi* малообилён.

Детерминантная группа ассоциации разнородна, что отражает дифференциацию элементов нанорельефа. В нее одновременно входят мезоэвтрофные гигрофиты западин и обводненных ковров (*Carex vesicaria*), мезотрофные гигромезофиты ковров (*Corallorhiza trifida*, *Dactylorhiza maculata*) и мезотрофные мезофиты микроповышений (*Pyrola rotundifolia*, *Dicranum majus*; грушанка, впрочем, может расти и на сфагновых коврах, вероятно, как сукцессионный реликт). В то же время «титульная» группа дифференциальных видов, объединяющая ельники вздутоосоковые с малоцветковоосоковыми, а также с «типичными» вахтовыми, включает в себя голарктические арктобореальные и бореальные виды осоковых, от гигромезофитов до гигрофитов и от олиготрофов до мезотрофов (*Eriophorum vaginatum*, *Carex rostrata*, *C. paupercula*). Первым двум из этих видов парадоксально свойственны одновременно комплементарность жизненных стратегий (кочкообразователь и вегетативно подвижный вид) и (до известной меры) фитоценотическая замещаемость. Из видов других семейств в группу входит *Listera cordata* (тоже арктобореальный мезотрофный гигромезофит).

Западинный *Sphagnum fallax* (олигомезотрофный мезогигрофит) сближает ельники вздутоосоковые с подтопленным вариантом южноуральских ельников малоцветковоосоковых, *Juncus filiformis* – с подгольцовым вариантом последней ассоциации, гипоарктические кустарники микроповышений *Juniperus sibirica* (*J. communis* s.l.) и *Salix phylicifolia* – с ельниками водноосоковыми и фенноскандскими

ельниками морошково-вахтовыми, а мхи из группы *Sphagnum russowii*–*S. angustifolium* – с пепельноосоковыми, «типичными» вахтовыми и белокрыльниковыми. Кроме того, вновь появляются *Rubus chamaemorus* и *Lycopodium annotinum*, как и в ельниках морошково- и хмеленично-вейниковых.

Описания ельников вздутоосоковых выполнены в верховьях р. Сояны на Беломорско-Кулойском плато (Браславская и др., 2017) и в бассейне р. Нюхчи (притока р. Пинеги), а также на междуречье Большой и Малой Сыни близ п. Седьель (*P. comarog-inflatae-caricoso-sphagnosum*), в верхнем течении р. Чисвы (*P. vesicario-caricoso-sphagnosum* (Юдин, 1948)) и на левом берегу р. Большой Шижим близ водораздела Печоры и Илыча. Ельники данной ассоциации встречаются также в центральной части Кольского п-ова от Хибин до Варзуги (*Sparse-Piceetum fruticoso-caricoso-sphagnosum* с хвощами и *Carex rostrata* (Никонов, Лебедева, 1976)). К этому же синтаксону относится «ельник сабельниково-осоково-сфагновый», встречающийся по всей северной тайге Республики Коми небольшими участками, часто в комбинации с ельниками вахтовыми. Эти сообщества отмечены, в частности, в долинах Мезени, Кожима, Шугора и Илыча. В их травяном ярусе доминирует *Comarum palustre* в сопровождении *Carex rostrata* и *Equisetum fluviatile*, а в моховом – *Sphagnum girgensohnii* и *S. warnstorffii* (Мартыненко, 1999).

P. sphagnoso-pauciflorae-caricosum – **е. малоцветковоосоковый сфагновый** (табл. 1, рис. 2: № 6–7). Эндемичные сообщества Южного Урала (*Carici pauciflorae-Piceetum obovatae* Martynenko, Shirokikh et Muldashev 2008), описаны только в Республике Башкортостан в Южно-Уральском заповеднике, в верхнем горно-лесном поясе на высоте 1000–1300 м над ур. м. Здесь они развиты по периферии открытых переходных сфагновых болот на пологих склонах межгорных котловин, на силикатных породах. За счет осадков предвосхождения поверхностный сток преобладает над грунтовым питанием. Первый ярус древостоя из *Picea obovata* с примесью кривоствольной *Betula pubescens* s.l., разрежен до 0.3, высотой 6–10 (13) м; бонитет Va. Подрост пихтово-березово-еловый. В подлеске отдельные кусты *Sorbus aucuparia* s.l. (incl. *S. sibirica*), иногда также *Salix glauca*. Обилен погребенный валежник. Общее покрытие кустарничково-травяного яруса снижено до 40%. В нем выражено доминирует *Rubus chamaemorus* (Мартыненко и др., 2008), и ассоциацию было бы строже называть малоцветковоосоково-морошковой. Состав мохового яруса варьирует в зависимости от варианта. Сообщества, видимо, первичны.

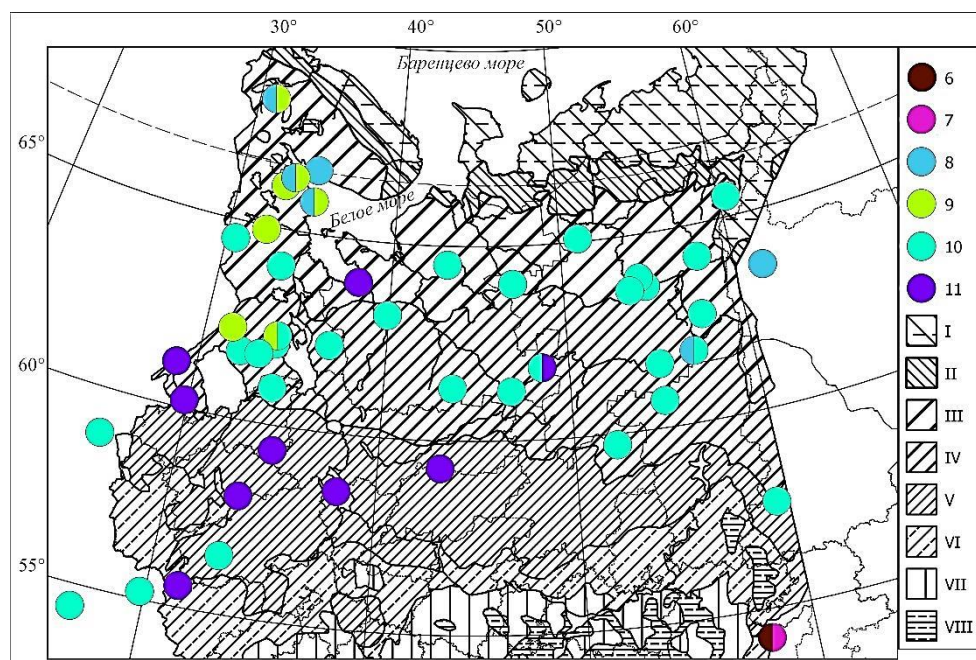


Рис. 2. Распространение ельников малоцветковоосоковых топяного (6) и высокогорного (7) вариантов, водноосоковых (8), вахтовых морошковой (9) и типичной (10) субассоциаций и белокрыльниковых (11) сфагновых в Европейской России и на Урале, а также (частично) на сопредельных территориях. Обозначения как на рис. 1.

Детерминантная группа ассоциации имеет значимые секторальные черты. Ее образуют активные на западном макросклоне Урала бореальные евразийские (*Bistorta major*), евросибирско-горнозападноазиатские (*Abies sibirica*) и амфиокеанические (*Carex pauciflora*) виды. Одновременно с этим выражена негативная дифференциация по отсутствию обширной группы лесных и болотно-лесных видов, присутствующих в лесах всех рассматриваемых равнинных синтаксонов. Это *Pinus sylvestris*, *Carex globularis*, *Comarum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Orthilia secunda*, *Linnaea borealis*, *Sphagnum centrale*, *S. girgensohnii*, *Hylocomium splendens*. «Выпадение» *Orthilia secunda* и *Vaccinium vitis-idaea* в верхнем горно-лесном поясе наблюдается и на склонах хребта Басеги на Среднем Урале; при этом последний вид вновь появляется в горной тундре и лесотундре (Баландин, Ладыгин, 2002; наблюдения И.Б. Кучерова 2014 г.). Отсутствуют и виды из группы *Equisetum palustre*–*Chamaepericlymenum suecicum*.

Ассоциацию можно подразделить на два варианта, не разграниченные у В.Б. Мартыненко с соавторами (2008).

Var. *Sphagnum fallax* (табл. 1, рис. 2: № 6). Судя по видовому

составу мохового яруса, вариант объединяет подтопленные сообщества. Он представлен малым числом описаний. Второй ярус древостоя из отдельных более высоких экземпляров *Abies sibirica*, практически не выражен. В травяном ярусе *Carex pauciflora* является доминантом 2-го порядка. Моховой ярус из *Sphagnum fallax* с незначительной примесью *Polytrichum commune* и (иногда) *S. magellanicum* s.l. и *S. russowii*. Единственным дифференциальным видом варианта выступает *S. fallax*, объединяющий сообщества с ельниками вздутоосоковыми; в остальном дифференциация негативная.

Var. *Sphagnum capillifolium* (табл. 1, рис. 2: № 7). Сообщества без выраженных признаков подтопления. Судя по набору детерминантов, описаны ближе к верхней границе леса, на хребте Ямантау проходящей на высоте 1300 м над ур. м. (Мартыненко и др., 2008). В древостое к *Picea obovata* может примешиваться не только *Betula pubescens* s.l., но и *B. czerepanovii*. 2-й ярус древостоя не выражен. В кустарничково-травяном ярусе согосподствуют *Rubus chamaemorus* и *Vaccinium myrtillus*. В числе сопровождающих видов яруса значимы *Eriophorum vaginatum*, *Juncus filiformis* и *Carex paupercula*, менее обильны *C. rostrata*, *C. pauciflora*, *C. canescens*, *Vaccinium uliginosum*, *Bistorta major*. В моховом ярусе согосподствуют *Sphagnum capillifolium* и *Polytrichum commune*.

Детерминанты варианта – гипоарктическая *Betula czerepanovii*, замещающая *B. pubescens* s.l. в подгольцовых описаниях, *Juncus filiformis*, характерный также для подгольцовой растительности Среднего (Баландин, Ладыгин, 2002) и Северного (Дегтева, Дубровский, 2014) Урала, и *Sphagnum capillifolium*, активность которого на севере Европы возрастает по мере континентализации климата (Påhlsson, 1994; Кучеров, 2019). Группа *Menyanthes trifoliata*–*Oxycoccus palustris* (см. ниже) объединяет сообщества с ельниками вахтовыми, а характерные для подгольцовых пустошей и горных тундр Урала циркумбореальные мезофиты и гигромезофиты (*Carex brunnescens*, *Vaccinium uliginosum*) – с северотаежными морошково-вахтовыми и водноосоковыми. Вдобавок в рассматриваемых сообществах возрастает встречаемость *Solidago virgaurea* s.l. и *Dryopteris carthusiana* (но не *Gymnocarpium dryopteris*).

P. mixto-sphagnoso-aquatilis-caricosum – е. водноосоковый сфагновый (табл. 1, рис. 2: № 8). Сообщества пониженных участков речных долин либо (в Прибеломорье) морских террас в крайнесеверной и северной, изредка также в средней тайге. Обычно формируются в условиях длительного весеннего затопления. Развиваются по мелкой торфяной залежи, реже на несколько более мощных (70–100 см) торфах, подстилаемых песчаными или

супесчаными отложениями – аллювиальными либо морскими. Нанорельеф двухкомпонентный с примерно равным соотношением низких (20–40 см) кочек и ковров либо западин, иногда не выражен. В 1-м ярусе древостоя примесь *Betula pubescens* s.l. (обычно *B. subarctica*) к *Picea abies* s.l. около 3 единиц по составу; бонитет яруса IV. Подрост елово-березовый, редкий. Фрагментарно развит подлесок из *Sorbus aucuparia* s.l., *Juniperus communis* s.l. и *Salix phylicifolia*. В травяном покрове ковров и западин господствует *Carex aquatilis*; доминант 2-го порядка – *Calamagrostis purpurea* s.l.; из сопутствующих видов активен *Comarum palustre*. На кочках и приствольных повышениях обильнее всего *Vaccinium uliginosum*; ее сопровождают другие эрикоидные кустарнички (*V. vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Ledum palustre*), а также *Rubus chamaemorus* и *Chamaepericlymenum suecicum*. Покрытие мохового яруса ощутимо снижено (до 55% против 85–90% в других синтаксонах). В составе яруса господствуют *Sphagnum warnstorffii* и/или *S. fallax*. На кочках к *S. warnstorffii* примешиваются замещающие друг друга *S. girgensohnii*, *S. wulfianum* и *S. russowii*.

В детерминантную группу ассоциации наряду с гипоаркто-бореальной *Carex aquatilis*, характеризующей условия периодического длительного затопления, входит ряд мезоэвтрофных видов, в их числе *Galium uliginosum* и *Sphagnum teres*, а также пойменная гипоарктическая *Salix hastata*. В состав группы вошла и мезофильная *Pyrola minor*, характерная для приручьевых ельников Кольского п-ова и прибалтоморской Северной Карелии. Включение в группу *Sphagnum wulfianum* скорее случайно. Впрочем, все перечисленные виды, помимо *Carex aquatilis*, отличаются невысоким постоянством.

С ельниками вахтовыми ассоциацию сближают *Ledum palustre* и *Sphagnum warnstorffii* – арктобореальные болотно-лесные гигромезо- и мезогигрофиты. Первый из этих видов приурочен к микроповышениям, второй скорее к коврам. Только с фенноскандским ельниками морошково-вахтовыми водноосоковыми объединяют *Juniperus communis* s.l. и *Salix phylicifolia*. Помимо этого, в лесах синтаксона возрастает постоянство *Carex vaginata*, что роднит их с пепельноосоковыми, а также *Solidago virgaurea* s.l. и *Gymnocarpium dryopteris*, как в остальных трех субассоциациях ельников вейниковых сфагновых. Наконец, *Chamaepericlymenum suecicum* и *Equisetum palustre* сближают ассоциацию с ельниками морошково-вейниковыми крайнесеверной и северной тайги. Отсутствуют виды из группы *Eriophorum vaginatum*–*Carex rostrata*.

От мезоэвтрофных ельников таволгово-осоковых и таволгово-вейниковых сфагновых водноосоковые отличает отсутствие либо редкость *Filipendula ulmaria* s.l., а также сопровождающих ее видов

(*Geum rivale*, *Geranium sylvaticum* s.l., *Angelica sylvestris*, *Paris quadrifolia*, *Plagiomnium ellipticum*, *Calliergon cordifolium* и др. (Кучеров, Кутенков, 2021), но не *Sphagnum warnstorffii*.

Из немногих сделанных описаний большая часть находится на Карельском и Терском («*P. vaccinosum*» (Regel, 1923)) берегах Белого моря. Здесь *Carex aquatilis* и иные гипоаркто-бореальные и гипоарктические виды (*Empetrum hermaphroditum*, *Chamaepericlymenum suecicum* и др.) активно расселялись вдоль морских побережий в период трансгрессии Белого моря в начале субатлантического периода голоцена, а затем вновь во время «малой ледниковой эпохи» XIV–XIX вв. (Миняев, 1969, 1985; Кучеров и др., 2005). Отдельные описания выполнены также в долинах рек Конья (в северо-западной части Лапландского заповедника) и Няйсманья (*Paludipiceetum caricosum* в пониженных заболоченных участках речных долин вдали от главного хребта Большого Урала (Сочава, 1930)) и вдоль лесного ручья в Печорском Предуралье.

***P. mixto-sphagnoso-menyanthosum* – е. вахтовый сфагновый** (табл. 1, рис. 2: № 9–10). Формирование сообществ происходит при длительном подтоплении. Бонитет древостоя IV; примесь березы к ели – 3–4 единицы по составу 1-го яруса, сосны – единична. Второй ярус еловый; подрост березово-еловый, групповой. Состав фрагментарно развитого подлеска зависит от субассоциации. В травяном покрове ковров согосподствуют *Menyanthes trifoliata* и *Equisetum sylvaticum* в сопровождении *Calamagrostis purpurea* s.l. На кочках и при стволах наиболее активны *Ledum palustre*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и *Carex globularis*. В моховом ярусе вновь господствует *Sphagnum girgensohnii*; эпизодически доминантом 2-го порядка выступает *S. angustifolium*. В числе постоянных сопутствующих видов *S. centrale*, при стволах также *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*.

Единственный детерминантный вид ассоциации – болотно-лесной олиготрофный мезогигрофит *Chamaedaphne calyculata*, способный расти как на микроповышениях, так и на участках ковров. Дифференциальную группу, свойственную также ельникам малоцветковоосоковым var. *Sphagnum capillifolium*, формируют циркумбореальные болотные мезотрофные гигрофиты (*Menyanthes trifoliata*) и олигомезотрофные мезогигрофиты (*Oxycoccus palustris*). Кроме того, группа *Ledum palustre*–*Sphagnum warnstorffii* объединяет ассоциацию с предыдущей, одновременно отличая от ельников белокрыльниковых. От мезоэвтрофных ельников горцово-вахтовых мезотрофные вахтовые отличаются по отсутствию как *Filipendula ulmaria* s.l. и сопровождающих ее видов, так и болотно-ключевого *Bistorta major* и западных эвтрофных видов зеленых мхов (Кучеров, Кутенков, 2021).

Выделяются две субассоциации.

Subass. rubosum chamaemori (табл. 1, рис. 2: № 9). Северотаежная фенноскандская субассоциация. Сообщества формируются по краю болот и озерных сплавин, в обводненных понижениях, иногда на подтоке при основании скальных склонов, всегда на силикатах. Торфяная залежь может быть как мелкой (20–50 см), так и более мощной (100–160 см), залегает поверх песка, супеси или скальной силикатной породы, очень редко на глине. Нанорельеф выражен слабо, состоит из низких (10–30 см) кочек и преобладающих по площади, нередко залитых водой ковров. Иногда нанорельеф волнистый. В подлеске малообильная *Sorbus aucuparia* s.l. сочетается с *Salix phylicifolia* и *Juniperus communis* s.l. В кустарничково-травяном ярусе к списку доминантов прибавляется (и возглавляет его) *Rubus chamaemorus*; обилие *Menyanthes trifoliata* снижено. К числу наиболее активных сопутствующих видов при стволах добавляется *Vaccinium uliginosum*, на коврах – *Equisetum palustre*. *Comarum palustre* малообилен. *Sphagnum girgensohnii* эпизодически может замещаться на *S. warnstorffii*.

Детерминантную группу субассоциации образуют олиготрофные (*Empetrum nigrum* s.l.) и олигомезотрофные (*Pinus sylvestris*) психромезофиты микроповышений, что, возможно, указывает на сукцессионное происхождение сообществ либо просто отражает высокую региональную активность этих видов. Группы *Equisetum palustre*–*Chamaepericlymenum suecicum* и *Juniperus communis*–*Salix phylicifolia* также помогают отличить субассоциацию от типичной. Кроме того, группа *Vaccinium uliginosum*–*Carex brunnescens* сближает данные ельники с водноосоковыми и малоцветковоосоковыми var. *Sphagnum capillifolium*. Мхи из группы *Sphagnum russowii*–*S. angustifolium* встречаются нечасто, как и осоковые из группы *Eriophorum vaginatum*–*Carex rostrata*.

Основная часть описаний выполнена в пределах «типичной» (южной) полосы северной тайги Северной и Средней Карелии, в том числе близ п. Лоухи (P. limosi-equisetosum, P. palustri-equisetosum (Благовещенский, 1936)). Описание в крайнесеверной тайге сделано у подножия отрогов г. Чильтальд в Мурманской обл., среднетаежные описания – в Кондопожском (заповедник «Кивач») и Суоярвском районах Карелии. Ранее в масштабах всей Карелии ельники морошково-вахтовые не различались как с хвощовыми сфагновыми, так и с «типичными» вахтовыми (Яковлев, Воронова, 1959). Судя по детерминантным видам, они известны также по всей Финляндии (swampy (true) herb and grass birch-spruce mires (Eurola et al., 1984)) и из Северной Швеции (*Picea abies*-*Betula pubescens*-*Sphagnum* spp.-typ (Påhlsson, 1994)). За пределами Фенноскандии синтаксон нами не

отмечен, хотя В.А. Мартыненко (1999) приводит ельники вахтовые с морошкой и *Sphagnum warnstorffii* и для Республики Коми. Возможно, однако, что речь при этом идет о мезоэвтрофных ельниках горцово-вахтовых, а не о лесах рассматриваемого синтаксона.

Subass. typicum (табл. 1, рис. 2: № 10). Широко распространенная субассоциация. Ее сообщества развиваются в самых разных условиях – по окраинам болот, вдоль ручьев и в долинах малых рек, у подножия склонов террас, в депрессиях водоразделов и крупных палеокарстовых воронках, поверх подстилающих пород всех типов, как на песках, так и на суглинках и глинах. Мощность торфяной залежи может достигать 1.8–2 м. Нанорельеф почти всегда двухкомпонентный с преобладанием обводненных ковров и низкими (15–30 см) кочками, очень редко также с западинами либо бугристый (Игошина, 1930). Бонитет древостоя может снижаться до V. Подрост почти чисто еловый с лишь незначительной примесью *Betula pubescens* s.l. Подлесок почти не развит, из *Sorbus aucuparia* s.l. *Rubus chamaemorus* не входит в число доминантов, тогда как *Menyanthes trifoliata* всегда доминирует. На коврах в числе постоянных видов-спутников появляется *Eriophorum vaginatum*. *Comarum palustre* в рассматриваемой выборке малообилен, но на значимую роль его, а также *Equisetum fluviatile* в лесах данного синтаксона указывают Н.И. Пьявченко (1957) и В.А. Мартыненко (1999). В ряде случаев в список доминантов входят *Carex lasiocarpa* (Василевич, Бибилова, 2004), *Chamaedaphne calyculata* либо *Equisetum palustre*, возможно также появление подроста *Pinus sylvestris* на кочках (Пьявченко, 1957). В моховом ярусе микроповышений значимую роль играют *Polytrichum commune* и *Sphagnum russowii*. На коврах иногда обилен *S. riparium*. В белорусских сообществах доминирующим видом сфагновых мхов является *S. fallax* (Юркевич и др., 1979).

Группы *Eriophorum vaginatum*–*Carex rostrata* и *Sphagnum russowii*–*S. angustifolium* дифференцируют субассоциацию от предыдущей. В остальном дифференциация как у ассоциации в целом.

Ельники вахтовые типичной субассоциации нередки в таежной зоне Восточной Фенноскандии и Двино-Печорского региона, а также к югу от их границ. Они не отмечены в Мурманской обл., но приводятся для всей Карелии (Яковлев, Воронова, 1959; см. выше), что подтверждает наш массив описаний. В частности, они описаны из Костомукшского заповедника (Морозова, Коротков, 1999), вдоль дороги Кочкома–Ругозеро (*P. equisetoso-menyanthosum* (Никольский, Изотов, 1936)) и на среднетаежном северо-востоке Ленинградской обл. (*Carici lasiocarpae*-P. (Василевич, Бибилова, 2004)). На среднюю тайгу Карелии приходится больше регистраций сообществ, чем на северную. В Архангельской обл. синтаксон описан на Средней Пинеге и на

среднетаежном юге и юго-востоке области, известен также из района Шелексинского стационара близ п. Обозерский (*P. menyanthoso-sphagnosum* (Чертовской, 1978)). В Республике Коми «ельники вахтово-сфагновые» хорошо известны как в средней, так и в северной тайге, в том числе в бассейнах Мезени, Кожима (единственное указание для крайнесеверной тайги), Щугора, Илыча (Мартыненко, 1999) и Нема (*P. riparioso-sphagnosum* (Колесников, 1985)). Они описаны также в понижениях на водораздельном плато близ г. Котласа («*P. equisetoso-sphagnosum*» (Архипов, 1932; Пьявченко, 1957)) и на Среднем Тимане по рекам Ижме (*P. sphagnoso-chamaemorosum* (Андреев, 1935)), Айюве (*P. menyanthoso-sphagnosum*) и Печорской Пижме (*P. limosi-equisetoso-sphagnosum* (Юдин, 1948)), исключительно обычны в северной тайге в районе п. Нижний Одес. Имеются также указания для средней тайги севера Кировской обл. (*P. caricoso-sphagnosum* (Смирнова А., 1954)) и Пермского края («*P. sphagnosum*» (Игошина, 1930)). В южной тайге ельники вахтовые типичной субассоциации известны из Эстонии (stagnant water spruce fen forest с *Menyanthes trifoliata* (Paal, 1999)) и из района Висимского заповедника на Среднем Урале («ельник хвощово-вахтовый» (Колесников и др., 1973)); приводятся они и для Свердловской обл. в целом («*P. sphagnosum*» (Полухатов, 1958)). В подтайге они же отмечены в Центральном-Лесном заповеднике («ельник хвощовый сфагновый» с *Menyanthes trifoliata* и *Naumburgia thyrsoflora* (Шапошников, 1988)) и в Западно-Двинском и Ошмянско-Минском геоботанических округах Белорусского Полесья. В обоих округах распространены осоковые (*Carex rostrata*, *C. lasiocarpa*, *C. nigra*) ельники с вахтой и *Sphagnum fallax* на торфяно-болотных почвах (*P. caricoso-sphagnosum* (Юркевич и др., 1979)).

Мезотрофные ельники вахтовые следует отличать от ключевых мезоэвтрофных горцово-вахтовых, где *Menyanthes trifoliata* произрастает по ковру *Sphagnum warnstorffii* (Кутенков, Кузнецов, 2013; Кучеров, Кутенков, 2021).

***P. mixto-sphagnoso-callosum* – е. белокрыльниковый сфагновый** (табл. 1, рис. 2: № 11). Преимущественно южно- и подтаежная ассоциация, сменяющая ельники вахтовые к югу и развивающаяся в условиях не столько подтопления, сколько затопления поверхностными водами, часто при проточном увлажнении. Затопление может быть как периодическим (сезонным), так и длящимся (например, при затоплении бобрами); в последнем случае ельник как таковой существует считанные годы, далее уступая место черноольшаннику. Обычно сообщества встречаются по долинам ручьев и малых рек, лишь изредка (Корчагин, Сенянинова-Корчагина, 1957) в слабопроточных условиях по окраинам болот, чаще на

силикатах, но иногда и на известняках. Мощность торфа 30–80, очень редко до 150 см. Нанорельеф двухкомпонентный с примерно равной долей кочек и обводненных ковров или с преобладанием последних, реже трехкомпонентный с западинами. Кочки невысокие (10–40 см), но на участках с развитым ветровально-почвенным комплексом высота микроповышений достигает 1 м. Бонитет древостоя III; примесь *Betula pubescens* к *Picea abies* s.l. до 2 единиц по составу 1-го яруса. Второй ярус чисто еловый; как и подрост. Сравнительно с ельниками вахтовыми, густота подлеска из *Sorbus aucuparia* s.l. возрастает; иногда наблюдается примесь *Frangula alnus* и даже *Alnus glutinosa*. В кустарничково-травяном ярусе преобладают *Calla palustris* и вновь *Equisetum sylvaticum*; в числе важнейших сопутствующих видов на микроповышениях – *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Maianthemum bifolium*, *Rubus chamaemorus* и *Carex globularis*. *Menyanthes trifoliata* редка. Моховой ярус из *Sphagnum girgensohnii* и *S. riparium* либо *S. fallax* с примесью *S. angustifolium*; на кочках и при стволах преобладают *Polytrichum commune*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* и *Sphagnum centrale* либо *S. magellanicum* s.l.

В числе детерминантов ассоциации мезотрофные гигрофиты и гелофиты (*Calla palustris*, *Naumburgia thyrsiflora*) сочетаются с мезоэвтрофами. Среди последних есть как гигрофиты, так и гигромезофиты; преобладают бореонеморальные (*Frangula alnus*, *Calamagrostis canescens*, *Viola epipsila*, *Rhizomnium punctatum*) и полizonальные (*Lysimachia vulgaris*, *Galium palustre*) виды, но есть и бореальные (*Dryopteris expansa* s.l., *Carex rhynchophysa*). Многие из перечисленных видов характерны также для крупнопоротниковой субассоциации ельников хвощовых сфагновых либо для каких-либо из подчиненных синтаксонов последней (Кучеров, Кутенков, 2020 б). К группе также тяготеет мезофильный мох *Dicranum scoparium*, растущий на почве приствольных повышений. Помимо этого, ельники белокрыльниковые отличает от вахтовых группа *Dryopteris carthusiana*–*Maianthemum bifolium*, общая с ельниками вейниковыми и опять-таки хвощовыми сфагновыми. В то же время с «типичными» ельниками вахтовыми белокрыльниковые сближают мхи из группы *Sphagnum russowii*–*S. angustifolium*, но *Menyanthes trifoliata* и *Oxycoccus palustris* нехарактерны, как и *Sphagnum warnstorffii*. Виды из группы *Eriophorum vaginatum*–*Carex rostrata* отсутствуют.

Ельники белокрыльниковой ассоциации описаны в северной тайге на заболоченном левобережье р. Онеги близ устья и в средней тайге на Карельском перешейке (по долинам ручьев в заказнике «Озеро Щучье») и в низовьях р. Вычегды (на древней речной террасе близ п. Паламыш). Сообщества, близкие к рассматриваемому типу, с *Equisetum sylvaticum*, *Dryopteris carthusiana*, *Viola epipsila* и *Sphagnum*

fallax, но без *Calla palustris* отмечены также на северо-западе Карельского перешейка (*P. equisetoso-filicoso-sphagnosum* (Дмитриева, 1973)). В южной тайге известны описания с юго-востока Ленинградской обл. (близ п. Сомино), из Новгородской (НП «Валдайский») и Вологодской (*P. sphagnosum* var. *callosum* на лессовидных суглинках по р. Иде (Корчагин, 1929)) областей. В подтайге аналогичные ельники указаны для севера Смоленской обл. («ельник белокрыльниково-сфагновый» на торфянисто-илватоглеевых почвах (Гроздов, 1950)) и для ныне затопленного Молого-Шекснинского междуречья («*P. equisetoso-myrtilloso-sphagnosum*» с *Calla palustris* и *Sphagnum angustifolium* (Корчагин, Сенянинова-Корчагина, 1957)).

Формирующиеся при затоплении мезотрофные ельники с *Calla palustris* и *Naumburgia thyrsoflora* приводятся также для Южной Финляндии (swampy (true) herb and grass birch-spruce mires (Eurola et al., 1984)) и для Фенноскандии в целом (*Picea abies*-*Betula pubescens*-*Drepanocladus* spp.-*Sphagnum* spp.-тип (Påhlsson, 1994)).

Ельники белокрыльниковые близки к распространенным в том же ареале мезоэвтрофным ельникам таволгово-белокрыльниковым, но отличаются от них отсутствием видов группы *Filipendula ulmaria* s.l. и составом мохового яруса. От ключевых ельников горцово-вахтовых белокрыльниковые отличают обилие *Calla palustris*, нетипичность *Menyanthes trifoliata*, отсутствие *Bistorta major* и несходство условий формирования сообществ (Кучеров, Кутенков, 2021).

Заключение. В Европейской России и на Урале нами описано 6 ассоциаций топких мезотрофных ельников сфагновых с 6 субассоциациями и 2 вариантами, всего 11 синтаксонов (табл. 1). Три из них строго или преимущественно приурочены к северной тайге, включая и крайнесеверную. Это ельники морошково-вейниковые, вздуто- и водноосоковые сфагновые. Ареал еще двух синтаксонов (обоих вариантов ельников малоцветковоосоковых) ограничен горной северной тайгой Южного Урала. Сообщества двух синтаксонов с сопоставимой частотой встречаются как в северной, так и в средней тайге: это ельники хмеленично-вейниковые и морошково-вахтовые. «Типичные» ельники вейниковые сфагновые встречаются преимущественно в средней тайге, пепельноосоковые – преимущественно в южной, белокрыльниковые – в южной тайге и подтайге. Наконец, ельники вахтовые типичной субассоциации характеризуются наиболее протяженным широтным ареалом, простирающимся от «типичной» северной тайги до подтайги. Закономерности широтного распространения синтаксонов подтверждаются амплитудами толерантности соответствующих сообществ по отношению к фактору теплообеспеченности (табл. 2).

Наиболее широкое долготное распространение свойственно ельникам морошково-вейниковым с европейско-западносибирским ареалом. К данному типу распространения приближаются и ельники хмеленично-вейниковые с восточноевропейско-западносибирским ареалом и водноосоковые с восточноевропейско-зауральским. Ельникам вздутоосоковым и «типичным» вахтовым свойственно восточноевропейско-уральское распространение, белокрыльниковым – центрально- и восточноевропейское, «типичным» вейниковым сфагновым – восточноевропейское. Для оставшихся синтаксонов характерны локальные долготные ареалы – восточнофенноскандский для морошково-вахтовых, восточнофенноскандско-прибалтийский для пепельноосоковых и южноуральский для малоцветковоосоковых. Долготные ареалы синтаксонов можно проиллюстрировать не только картами (рис. 1, 2), но и амплитудами этих синтаксонов по градиенту океаничности-континентальности климата (табл. 2).

Сообщества значительной части синтаксонов произрастают как на силикатных породах, так и на известняках, а ельники хмеленично-вейниковые и «типичные» вахтовые еще и на пинежских гипсах. Вероятно, это связано с тем, что экологический эффект подтопления или затопления существенно перекрывает влияние почвообразующей породы. Строгая приуроченность сообществ некоторых синтаксонов к силикатам чаще обусловлена региональным распространением этих синтаксонов – восточнофенноскандским либо горно-уральским, – хотя в случае ельников пепельноосоковых, возможно, следует говорить и об избегании карбонатных пород, хорошо представленных на юго-западе Ленинградской обл. Для этого, однако, недостаточно данных.

Авторы признательны к.б.н. М.А. Бойчук, к.б.н. А.И. Максимова (ИБ КарНЦ РАН) и к.б.н. Е.Ю. Чураковой (ФИЦКИА РАН) за определение критических сборов мхов.

Список литературы

- Андреев В.Н.* 1935. Лесная растительность южного Тимана // Тр. Полярной комиссии СОПС АН СССР. Т. 24. С. 7-64.
- Архипов С.С.* 1932. Заболачивание и типы лесов котласского леспромхоза. М.: Гослестехиздат. 77 с.
- Баландин С.В., Ладыгин И.В.* 2002. Флора и растительность хребта Басеги (Средний Урал). Пермь: Изд. Богатырев П.Г. 191 с.
- Благовещенский Г.А.* 1936. Эволюция растительного покрова болотного массива «1007 км» у ст. Лоухи (Карелия) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. Вып. 3. С. 141-232.
- Боч М.С., Василевич В.И.* 1980. Состав и структура растительности грядово-мочажинного комплекса // Экология. № 3. С. 22-30.

- Браславская Т.Ю., Горячкин С.В., Кутенков С.А., Мамонтов В.Н., Попов С.Ю., Пучнина Л.В., Сидорова О.В., Торхов С.В., Чуракова Е.Ю.* 2017. Флора и растительность Беломорско-Кулойского плато. Архангельск: САФУ. 302 с.
- Василевич В.И.* 1995. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Бот. журн. Т. 80. № 6. С. 28-39.
- Василевич В.И., Бибикова Т.В.* 2004. Сфагновые ельники Европейской России // Бот. журн. Т. 89. № 5. С. 734-748.
- Гроздов Б.В.* 1950. Типы леса Брянской, Смоленской и Калужской областей. Брянск: БЛХИ. 55 с.
- Дегтева С.В., Дубровский Ю.А.* 2014. Лесная растительность бассейна р. Илыч в границах Печоро-Илычского заповедника. СПб.: Наука. 291 с.
- Дмитриева Е.В.* 1973. Ельники северо-западной части Карельского перешейка // Лесоведение. № 2. С. 51-64.
- Зверев А.А.* 2007. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск: Изд-во Томск. ун-та. 304 с.
- Игнатов М.С., Игнатова Е.А.* 2003. Флора мхов средней части европейской России. Т. 1: *Sphagnaceae–Hedwigiaceae*. М.: КМК. С. 1–608. (Арктоа: Бриологический журнал. Т. 11, прилож. 1.) – 2004. Т. 2: *Fontinalaceae–Amblystegiaceae*. М.: КМК. С. 609–944. (Арктоа: Бриологический журнал. Т. 11, прилож. 2.)
- Игошина К.Н.* 1930. Растительность северной части Верхне-Камского округа Уральской области // Тр. биол. ин-та Перм. ун-та. Т. 3. Вып. 2. С. 73-176.
- Исаченко Т.И., Лавренко Е.М.* 1980. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука. С. 10-22.
- Колесников Б.П.* 1985. Лесная растительность юго-восточной части бассейна Вычегды. Л.: Наука. 216 с.
- Колесников Б.П., Зубарева Р.С., Смологонов Е.П.* 1973. Лесорастительные условия и типы леса Свердловской области. Свердловск: ИЭРЖ УНЦ АН СССР. 176 с.
- Корчагин А.А.* 1929. К вопросу о типах леса по исследованию в Тотемском уезде Вологодской губернии // Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. М.: Новая деревня. С. 287-327.
- Корчагин А.А.* 1940. Растительность северной половины Печорско-Ыльчского заповедника // Тр. Печорско-Ыльчского заповедника. Вып. 2. С. 5-415.
- Корчагин А.А., Сенянинова-Корчагина М.В.* 1957. Леса Молого-Шекснинского междуречья (дубняки, черноольшанники и ельники) // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вып. 4. С. 291-402.
- Кутенков С.А., Кузнецов О.Л.* 2013. Разнообразие и динамика заболоченных и болотных лесов Европейского Севера России // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. М.: КМК. Кн. 2. С. 152-206.
- Кучеров И.Б.* 2016. О подразделении типов ареалов полизональных и плюрирегиональных видов для целей сопряженного анализа флор сосудистых растений, мохообразных и лишайников // Комаровские чтения (Владивосток). Вып. 64. С. 138-197.
- Кучеров И.Б.* 2019. Ценоотическое и экологическое разнообразие светлохвойных лесов средней и северной тайги Европейской России.

- СПб.: Марафон. 568 с.
- Кучеров И.Б., Головина Е.О., Чепиного В.В.* 2005. Материалы по истории флоры Керетского архипелага // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Вып. 3. № 3. С. 32-45.
- Кучеров И.Б., Кутенков С.А.* 2020 а. Мезотрофные ельники морошково-хвощовые сфагновые северной и средней тайги Европейской России и Урала // Бот. журн. Т. 105. № 3. С. 263-279.
- Кучеров И.Б., Кутенков С.А.* 2020 б. Мезотрофные ельники хвощовые, крупнопоротниково- и хмеленично-хвощовые сфагновые средней и южной тайги Европейской России и Урала // Бот. журн. Т. 105. № 5. С. 438-457.
- Кучеров И.Б., Кутенков С.А.* 2021. Мезоэвтрофные ельники таволгово-дернистоосоковые и аконитово-таволговые сфагновые Европейской России и Урала // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 30. № 2. С. 5-24.
- Кучеров И.Б., Разумовская А.В., Чуракова Е.Ю.* 2010. Еловые леса национального парка «Кенозерский» (Архангельская область) // Бот. журн. Т. 95. № 9. С. 1268-1301.
- Мартыненко В.А.* 1999. Темнохвойные леса // Леса Республики Коми. М.: ИПЦ «Дизайн. Информация. Картография». С. 133-184.
- Мартыненко В.Б., Широких П.С., Мулдашев А.А.* 2008. Синтаксономия лесной растительности // Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника. Уфа: Гилем. С. 124-240.
- Миняев Н.А.* 1969. Гипоарктические (аркто-бореальные) элементы во флоре северо-запада европейской части СССР // Ареалы растений флоры СССР. Л.: Изд-во ЛГУ. Вып. 2. С. 34-46.
- Миняев Н.А.* 1985. Разработка вопросов истории формирования и структуры современной флоры Северо-Запада Европейской части СССР в связи с ее охраной. Заключительный отчет. Л.: ЛГУ. 68 с. (Рукопись на кафедре ботаники СПбГУ.)
- Морозова О.В., Коротков В.Н.* 1999. Классификация лесной растительности Костомукшского заповедника // Заповедное дело. Т. 5. С. 56-78.
- Нешатаев В.Ю., Потокин А.Ф., Томаева И.Ф., Егоров А.А., Добрыш А.А., Чернядьева И.В., Потемкин А.Д.* 2002. Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского государственного заповедника. СПб.: Гос. природн. заповедник «Верхне-Тазовский». 154 с.
- Никольский П.Н., Изотов И.И.* Очерк растительности полосы вдоль Парандово-Ругозерского тракта // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1936. Вып. 3. С. 345-394.
- Никонов В.В., Лебедева Р.М.* 1976. Ель и еловые леса в центральной части Кольского полуострова // Изучение растительных ресурсов Мурманской области. Апатиты: ПАБСИ АН СССР. С. 53-64.
- Ниценко А.А.* 1960. Еловые леса Ленинградской области // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. 3: Биол. Вып. 2. № 21. С. 5-16.
- Орлов А.Я., Кошельков С.П., Осипов В.В., Соколов А.А.* 1974. Типы лесных биогеоценозов южной тайги. М.: Наука. 230 с.

- Пьявченко Н.И.* 1957. Типы заболачивания лесов в бассейне Северной Двины // Тр. Ин-та леса АН СССР. Т. 36. С. 5-55.
- Полухтов К.К.* 1958. Растительность Свердловской области // Учен. записки Смоленск. пед. ин-та. Вып. 6. С. 3-317.
- Попов П.П.* 2005. Ель европейская и сибирская: структура, интерградация и дифференциация популяционных систем. Новосибирск: Наука. 231 с.
- Потемкин А.Д., Софронова Е.В.* 2009. Печеночники и антоцеротовые России. СПб.; Якутск: Бостон-Спектр. Т. 1. 368 с.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А.* 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз. 472 с.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И.* 2002. Еловые леса России. М.: Наука. 335 с.
- Сафронова И.Н., Юрковская Т.К.* 2015. Зональные закономерности растительного покрова равнин Европейской России и их отображение на карте // Бот. журн. Т. 100. № 11. С. 1121-1141.
- Смирнова А.Д.* 1954. Типы еловых лесов крайнего севера Кировской области. Ч. II // Учен. записки Горьковск. ун-та. Т. 25. С. 191-226.
- Смирнова З.Н.* 1928. Лесные ассоциации северо-западной части Ленинградской области // Тр. Петергоф. естеств.-науч. ин-та. № 5. С. 119-258.
- Сочава В.Б.* 1930. К фитосоциологии темнохвойного леса // Журн. Русск. бот. о-ва. Т. 15. № 1-2. С. 7-41.
- Список лишенофлоры России.* 2010. / Урбанавичюс Г.П., сост.; Андреев М.П., отв. ред. СПб.: Наука. 194 с.
- Сукачев В.Н.* 1931. Руководство к исследованию типов леса. 3-е изд. М.: Сельхозгиз. 328 с.
- Цаценкин И.А., Савченко И.В., Дмитриева С.И.* 1978. 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. 302 с.
- Цвелев Н.Н.* 2004. Род Береза – *Betula* L. // Флора Восточной Европы. М.; СПб.: КМК. Т. 11. С. 65-85.
- Цинзерлинг Ю.Д.* 1932. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. Л.: Изд-во АН СССР. 376 с.
- Черепанов С.К.* 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: «Мир и семья-95». 991 с.
- Чертовской В.Г.* 1978. Еловые леса европейской части СССР. М.: Лесн. пром-сть. 176 с.
- Шапошников Е.С.* 1988. Ассоциации еловых лесов Центрально-Лесного государственного заповедника: дис. ... канд. биол. наук. Л.: БИН АН СССР. 216 с.
- Шмидт В.М.* 2005. Флора Архангельской области. СПб.: Изд-во СПбГУ. 346 с.
- Юдин Ю.П.* 1948. Темнохвойные леса Коми АССР (геоботаническая характеристика): дис. ... д-ра биол. наук. Сыктывкар: Коми филиал АН СССР. 323 с. (Рукопись в библиотеке БИН РАН.)
- Юркевич И.Д., Голод Д.С., Адерихо В.С.* 1979. Растительность Белоруссии, ее

- картографирование, охрана и использование. Минск: Наука и техника. 248 с.
- Яковлев Ф.С., Воронова В.С. 1959. Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск: Гос. изд-во КАССР. 190 с.
- Becking R.W. 1957. The Zürich-Montpellier school of phytosociology // *Bot. Rev.* V. 23. № 7. P. 411-488.
- Cajander A.K. 1913. Studien über die Moore Finnlands // *Acta Forest. Fenn.* T. 2. N 3. S. 1-208.
- Eurola S., Hicks S., Kaakinen E. 1984. Key to Finnish mire types // *European Mires.* L.: Acad. Press. 117 p.
- Hultén E., Fries M. 1986. Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer. In 3 t. Königstein: Koeltz Sci. Publ. 1172 p.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa: Бриологический журнал.* Т. 15. С. 1-130.
- NASA surface meteorology and solar energy. 2006. <http://eosweb.larc.nasa.gov> (accessed on 15.05.2006).
- Paal J. 1999. Eesti taimkatte kasvukohatüüpide klassifikatsioon. Tartu: Tartu Ülikool bot. ökol. inst. 202 lk.
- Påhlsson L. (ed.) 1994. Vegetationstyper i Norden. Köpenhamn: Nordiska Ministerrådet. 627 s.
- Regel K. 1923. Die Pflanzendecke der Halbinsel Kola. T. I. Lapponia Varsugae // *Mémoires de la Faculté des Sciences de L'Université de Lithuanie.* Kaunas: Valstubes Spaustuve. 246 s.
- Tukhanen S. 1980. Climatic parameters and indices in plant geography // *Acta Phytogeogr. Suec.* V. 67. P. 1-105.
- Westhoff V., Maarel E. 1978. The Braun-Blanquet approach // *Handb. Vegetation Science.* The Hague: Kluwer. T. 9: Classification of plant communities. P. 287-399.
- Zverev A.A. 2020. Methodological aspects of indicator values use in biodiversity analysis // *Contemporary Problems of Ecology.* V. 13. № 4. P. 321-332.

SWAMPY MESOTROPHIC PEATMOSS SPRUCE FORESTS OF EUROPEAN RUSSIA AND URALS

I.B. Kucherov¹, S.A. Kutenkov²

¹Komarov Botanical Institute RAS, Saint-Petersburg

²Institute of Biology, Karelian Research Centre RAS, Petrozavodsk

Swampy mesotrophic peatmoss spruce forests, dominated by *Picea abies* s.l. and originated due to inundation or periodical flooding, have been classified in European Russia and the Urals using the dominant-determinant approach to vegetation. The data set involves 130 relevés made by the authors in 1996–2019 or taken from the published sources. 11 syntaxa are totally recognized (see Table 1). Inundated reedgrass-peatmoss (with the dominance of *Calamagrostis purpurea* s.l. and *Equisetum sylvaticum* in the field layer;

4 subassociations in different subzones or longitudinal sectors), sedge-peatmoss (with *Carex rostrata* and *C. vesicaria*), and trefoil-peatmoss (with *Menyanthes trifoliata*; 2 subassociations) spruce forests are recognized. In addition, one can distinguish sedge-cloudberry-peatmoss spruce forests with *Carex pauciflora* и *Rubus chamaemorus* in the subalpine belt of the Southern Urals, developing due to surficial rain flow, also riverine northern-boreal sedge-peatmoss forests with *Carex aquatilis* and flooded southern- and hemiboreal calla-peatmoss spruce forests with *Calla palustris*. The observed syntaxonomic diversity is governed by inundation/flooding intensity and longevity together with latitudinal zonation and climate continentality, whereas the role of bedrock type influence is minimal. Multi-dominance and mutual replaceability are typical for peatmosses in most of the syntaxa.

Keywords: *bog spruce forests, mesotrophic paludification, inundation, flooding, peatmosses, classification of vegetation, boreal-forest zone, European Russia.*

Об авторах:

КУЧЕРОВ Илья Борисович – доктор биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории общей геоботаники, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2, e-mail: atragene@mail.ru.

КУТЕНКОВ Станислав Анатольевич – кандидат биологических наук, заведующий лабораторией болотных экосистем, Институт биологии Карельского научного центра РАН, 185910, Республика Карелия, Петрозаводск, ул. Пушкинская, д. 11, e-mail: effort@krc.karelia.ru.

Кучеров И.Б. Топкие мезотрофные сфагновые ельники Европейской России и Урала / И.Б. Кучеров, С.А. Кутенков // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2021. № 2 (62). С. 74-106.