

БОТАНИКА

УДК [581.526.426.2 (285.3)] (470)
DOI: 10.26456/vtbio242

ТАВОЛГОВО-ВАХТОВЫЕ СФАГНОВЫЕ МЕЗОЭВТРОФНЫЕ ЕЛЬНИКИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ*

И.Б. Кучеров¹, С.А. Кутенков², А.В. Разумовская³

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

²Институт биологии КарНЦ РАН, Петрозаводск

³Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН, Апатиты

На основе выборки из 67 геоботанических описаний, сделанных авторами в 1996–2019 гг. или взятых из литературы, проведена доминантно-детерминантная классификация мезоэвтрофных ельников (из *Picea abies* s.l.) таволгово-вахтовых сфагновых с *Menyanthes trifoliata*, *Filipendula ulmaria* s.l. и *Sphagnum warnstorffii* в таежной зоне Европейской России. В рамках ассоциации выделено 3 субассоциации, две из них с двумя вариантами (табл. 1). Ценолитическое разнообразие на уровне субассоциаций определяется топоэдафическими факторами. Ельники горцово-вахтовые, где *Menyanthes trifoliata* сопровождается *Bistorta major*, формируются на карбонатных породах или в условиях жестководного ключевого питания, тогда как типичные таволгово-вахтовые – в основном на силикатных породах, а таволгово-белокрыльниковые, где *Menyanthes trifoliata* замещается *Calla palustris*, – в условиях мезоэвтрофного подтопления или длительно-периодического затопления. Распространение вариантов горцовой и типичной субассоциаций определяется континентальностью климата, отчасти также теплообеспеченностью периода вегетации.

Ключевые слова: заболоченные еловые леса, мезоэвтрофное заболачивание, известняки, континентальность, классификация растительности, таежная зона, Европейская Россия.

Введение. Статья посвящена характеристике ценолитического разнообразия мезоэвтрофных ельников (из *Picea abies* s.l.) таволгово-вахтовых сфагновых с *Menyanthes trifoliata*, *Filipendula ulmaria* s.l. и

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

Sphagnum warnstorffii в таежной зоне Европейской России. Это наиболее сильно заболоченные сообщества из всех синтаксонов мезоэвтрофных ельников сфагновых (Кучеров, Кутенков, 2021 а). Ранее при характеристике разнообразия сфагновых ельников с доминированием *Menyanthes trifoliata* в Европейской России мезоэвтрофные сообщества с преобладанием *Sphagnum warnstorffii* в моховом ярусе не были разграничены с мезотрофными с господством *S. girgensohnii* (Рысин, Савельева, 2002).

Использованные данные и методы. Классификация мезоэвтрофных ельников таволгово-вахтовых сфагновых основана на выборке из 67 геоботанических описаний, из них 43 выполнены авторами в экспедициях 1996–2019 гг. При описаниях оценивались проективные покрытия (ПП) всех видов растений по ярусам на площади не менее 400 м² в естественных границах лесных сообществ, а также сомкнутость либо покрытие и средняя высота самих ярусов и (органолептически) гранулометрический состав почвы. Кроме того, замерялась мощность лесной подстилки (на стенке прикопки) или торфяной залежи (щупом). В деталях методика описана ранее (Кучеров, 2019). Еще 12 описаний взято из литературных источников (Самбук, 1927, 1930, 1932; Корчагин, 1929, 1941; Игошина, 1930; Шиманюк, 1931; Колесников, 1985; Коротков, 1991; Морозова, Коротков, 1999), 9 – из рукописи докторской диссертации Ю.П. Юдина (1948), хранящейся в библиотеке БИН РАН. Три описания из Костромской обл. предоставлены из фитоценоария ЦЭПЛ РАН (Заугольнова, Ханина, 1999); соответствующие данные ранее использованы в других публикациях (Браславская, Тихонова, 2006).

При классификации, как и ранее (Кучеров, 2019; Кучеров, Кутенков, 2021 а, 2021 б, и др.), применялся комплексный доминантно-детерминантный подход. Первоначально синтаксоны выделялись по доминантам господствующего и подчиненного ярусов (Сукачев, 1931), затем их объем и границы уточнялись с помощью детерминантных групп экологически или хорологически близких видов (Василевич, 1995; Кучеров, 2019), установленных при табличной обработке описаний (Becking, 1957; Westhoff, Maarel, 1978). 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 диагностических доминантов могут выделяться только по детерминантам (Кучеров, 2019). Сортировка строк и столбцов в таблицах проводилась с использованием интегрированной ботанической информационной системы IBIS 7.2 (Зверев, 2007).

В рамках ассоциации выделены три субассоциации, в двух из

них по два варианта. Все синтаксоны сведены в фитоценотическую таблицу (табл. 1) вместе со сведениями о ярусной структуре сообществ, а также экологическими и хорологическими характеристиками слагающих их видов. Названия синтаксонов даны согласно традиции школы В.Н. Сукачева (1931). Экологические предпочтения видов охарактеризованы по фитоиндикационным шкалам Л.Г. Раменского и др. (1956) и И.А. Цаценкина и др. (1978) с региональными уточнениями на основе полевого опыта авторов (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, 2019), мхов – на монографии М.С. и Е.А. Игнатовых (2003, 2004). Широтные геоэлементы сосудистых растений даны по М.Л. Раменской (1983) и В.М. Шмидту (2005) с уточнениями (Кучеров, 2019). Хориономические геоэлементы установлены путем соотнесения видовых ареалов с выделами системы флористического районирования Земли (Тахтаджян, 1978; Камелин, 2018).

Границы зон и подзон растительности приняты по Т.И. Исаченко и Е.М. Лавренко (Исаченко, Лавренко, 1980). 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..., 2021). На основе этой же базы вычислены индексы континентальности Конрада (Tuhkanen, 1980) (табл. 2). Точечные ареалы синтаксонов (рис. 1) учитывают как совокупность анализируемых описаний, так и литературные сведения.

Номенклатура сосудистых растений дана по С.К. Черепанову (1995), листовых мхов – по М.С. Игнатову и др. (Ignatov et al., 2006), печеночных мхов – по А.Д. Потемкину и Е.В. Софроновой (2009). 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)).

Характеристика ассоциации в целом. Ельники, относящиеся к ассоциации *Piceetum* (P.) *warnstorffii-sphagnoso-filipenduloso-menyanthosum*, развиваются в условиях жестководного напорного подтопления либо периодического длительного затопления. Первый случай характерен для окраин мезоэвтрофных ключевых болот, в особенности при подстилании последних карбонатными почвообразующими породами, второй – для заболоченных долин лесных ручьев, в том числе и на силикатных породах – в распадках между сельг, моренных всхолмлений или увалов.

Именно этим сообществам свойственны наиболее мощные торфяные залежи, иногда достигающие 2 м и более. Мощность торфа при этом меняется в зависимости от субассоциаций и вариантов, существенно снижаясь к северу. В зависимости от этого почвы варьируют от торфянисто-подзолистых поверхностно-глееватых и торфяно-подзолистых поверхностно-глеевых до торфянистых перегнойно-глеевых и торфяно-глеевых (Скляр, Шарова, 1970). Характер нанорельефа также меняется в зависимости от синтаксона.

В почвах горцово-вахтовых ельников Вологодской обл. pH_{H_2O} составляет 5.0–6.0 (Гаврилов, Карпов, 1962). В травяно-сфагновых ельниках Архангельской обл. аналогичные значения могут достигать 6.3 и 5.8 соответственно в торфе и в минеральных горизонтах под ним, в среднем же в обоих случаях равны 5.1 (Чертовской, 1978).

Сомкнутость 1-го яруса древостоя меняется в сравнительно нешироких пределах – 0.4–0.5. Высота и бонитет древостоя при этом могут быть различны; в среднем для ассоциации они соответствуют 16–17 м и IV. Характерна значимая роль *Betula pubescens* s.l., которая сопутствует *Picea abies* s.l.: на нее приходится от 1/4 до почти половины по составу яруса. В большинстве субассоциаций выражена и незначительная примесь *Pinus sylvestris*, а также диффузно (0.15–0.25) развитый 2-й ярус древостоя, по составу близкий к первому.

Таблица 1

Фитоценотическая характеристика мезоэвтрофных ельников таволгово-вахтовых сфагновых таежной зоны Европейской России

Вид	Эко		Гео		Ярус	Синтаксоны				
	Бг	Вл	Ш	Хор		1	2	3	4	5
Детерминантные виды										
<i>Alnus glutinosa</i>	МЭ	МГ	Н	ЕСД	a ₁₊₂	15 ¹				
<i>Frangula alnus</i>	М	ГМ	БН	ЕСД	b	60 ⁺	25 ²	19 ⁺		
<i>Naumburgia thyrsiflora</i>	М	ГЛ	Б	Гол	c	85 ³	30 ⁺	31 ⁺	25 ²	
<i>Carex canescens</i>	М	Г	Б	ПР	c	65 ¹	10 ⁺	25 ⁺	25 ⁺	
<i>Phegopteris connectilis</i>	МЭ	М2	БН	Гол	c	30 ¹	5 ⁺	19 ⁺		1 ⁺
<i>Calla palustris</i>	М	ГЛ	Б	Гол	c	90 ¹⁰			38 ²	1 ⁺
<i>Ranunculus repens</i>	Э	ГМ	ПЛ	ЕА	c	45 ¹			13 ⁺	1 ¹
<i>Athyrium filix-femina</i>	М	ГМ	БН	ВАЕА	c	60 ³	25 ⁺			
<i>Carex elongata</i>	МЭ	Г	БН	ЕС	c	40 ¹	10 ⁺			
<i>Equisetum pratense</i>	М	М2	Б	Гол	c	30 ¹	10 ⁺			
<i>Lysimachia vulgaris</i>	МЭ	МГ	ПЛ	ЕСД	c	20 ⁺				
<i>Sphagnum centrale</i>	ОМ	Г	Б	Гол	d	65 ⁴	15 ³	25 ³	25 ⁵	1 ¹
<i>S. riparium</i>	М	МГ	Б	Гол	d	15 ⁶		6 ⁺		

<i>Padus avium</i>	МЭ	ГМ	БН	ЕСД	a ₂ +b	35 ⁺	20 ⁺	6 ⁺		
<i>Alnus glutinosa</i>	МЭ	МГ	Н	ЕСД	b	10 ¹	5 ⁺			
<i>Galium palustre</i>	МЭ	Г	ПЛ	ВАЕА	c	70 ⁺	65 ⁺	13 ¹	13 ⁺	
<i>Phragmites australis</i>	Э	Г	ПЛ	ПР	c	40 ¹	20 ²			
<i>Thyselium palustre</i>	М	ГМ	Б	ЕС	c	15 ⁺	20 ⁺			
<i>Picea abies</i> s.l.	М	М2	Б	ЕС	a ₂	20 ³	55 ⁷	38 ⁶		1 ²
<i>Betula pubescens</i> s.l.	М	М2	Б	ЕС	a ₂	25 ²	35 ²	25 ⁴		1 ²
<i>Vaccinium myrtillus</i>	ОМ	М2	Б	ЕА	c	75 ¹	70 ²	94 ⁴	13 ⁺	1 ²
<i>Oxalis acetosella</i>	М	М2	Б	ЕА	c	65 ¹	75 ¹	44 ⁺	25 ⁺	1 ⁺
<i>Carex disperma</i>	М	ГМ	Б	Гол	c	80 ²	40 ¹	50 ⁺	13 ⁺	
<i>Epilobium palustre</i>	М	МГ	Б	Гол	c	30 ⁺	40 ⁺	44 ⁺	13 ⁺	
<i>Dryopteris carthusiana</i>	М	М2	БН	Амф	c	80 ¹	45 ⁺	38 ⁺		
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	ОМ	М2	Б	Гол	d+z	20 ⁺	25 ¹	50 ¹		
<i>Dicranum scoparium</i>	М	М2	ПЛ	ПР	z+d	55 ⁺	45 ¹	44 ⁺		1 ⁺
<i>D. fuscescens</i>	М	М2	Б	Гол	z+d	25 ⁺	20 ⁺	25 ⁺		1 ¹
<i>Brachythecium salebrosum</i>	МЭ	М2	ПЛ	ПР	z+d	35 ⁺	25 ⁺	25 ⁺		1 ⁺
<i>Sanionia uncinata</i>	М	М2	АБ	ПР	z+d	30 ⁺	35 ⁺	38 ⁺		
<i>Tetraphis pellucida</i>	ОМ	М2	Б	Гол	z	25 ⁺	20 ⁺	19 ⁺		
<i>Rosa acicularis</i>	М	М2	Б	ЕА3А	b	45 ¹	70 ⁺	75 ³	50 ¹	
<i>Crepis paludosa</i>	МЭ	ГМ	БН	Е	c	45 ⁺	75 ¹	69 ²	38 ⁺	
<i>Carex cespitosa</i>	МЭ	МГ	ПЛ	ЕА	c	30 ¹	50 ¹	44 ¹	75 ⁵	
<i>Rubus arcticus</i>	М	ГМ	ГА	ЕА3А	c	50 ²	35 ¹	25 ⁺	38 ¹	
<i>Climacium dendroides</i>	М	ГМ	ПЛ	ПР	d+z	65 ⁺	45 ¹	31 ⁺	38 ¹	
<i>Menyanthes trifoliata</i>	М	Г	Б	Гол	c	35 ²	85 ¹¹	81 ¹⁴	100 ²³	3 ²⁷
<i>Comarum palustre</i>	М	Г	Б	Гол	c	90 ²	85 ¹	88 ⁵	75 ⁵	2 ¹
<i>Equisetum fluviatile</i>	МЭ	ГЛ	ПЛ	Гол	c	45 ⁺	65 ¹	63 ¹	50 ⁶	1 ²
<i>Caltha palustris</i>	МЭ	Г	Б	Гол	c	60 ¹	30 ⁺	50 ⁺	25 ⁺	1 ¹
<i>Calliergon cordifolium</i>	М	МГ	ПЛ	Гол	d	75 ³	40 ¹	69 ³	50 ³	2 ³
<i>Pseudobryum cinclidioides</i>	МЭ	Г	Б	Гол	d	45 ¹	10 ¹	69 ³	38 ²	3 ³
<i>Pinus sylvestris</i>	ОМ	М2	Б	ЕС	a ₁₊₂	30 ¹	60 ⁵	44 ²		2 ¹
<i>Juniperus communis</i> s.l.	ОМ; МЭ	М1; ГМ	Б	ВАЕА	b	30 ⁺	80 ³	94 ³		2 ⁵
<i>Rubus saxatilis</i>	М	М2	Б	ЕА	c	50 ¹	70 ⁵	56 ¹	25 ⁺	2 ⁺
<i>Equisetum palustre</i>	МЭ	МГ	ПЛ	Гол	c	60 ¹	50 ⁴	63 ²	13 ⁺	2 ¹
<i>Geum rivale</i>	МЭ	ГМ	БН	ВАЕА	c	35 ⁺	60 ²	50 ¹		3 ⁺
<i>Luzula pilosa</i>	М	М2	Б	ЕС	c	30 ⁺	65 ⁺	63 ⁺		1 ⁺
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	М	МГ	ПЛ	ПР	d	60 ²	60 ⁵	56 ²	13 ¹	2 ²

<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i>	М	ГМ	АБ	Гол	d+z	55 ⁺	40 ¹	56 ¹		2 ²
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	М	ГМ	АБ	Гол	d	40 ⁶	5 ⁺	19 ⁸	38 ⁸	2 ⁸
<i>S. squarrosum</i>	М	Г	ПЛ	ПР	d	65 ⁷	10 ¹	31 ⁺	38 ³	2 ²
<i>Carex appropinquata</i>	МЭ	ГМ	Б	ЕС	c	5 ¹	50 ²	13 ⁺		
<i>Melampyrum sylvaticum</i> s.l.	М	М2	Б	Е	c	10 ⁺	35 ⁺	6 ⁺		
<i>Convallaria majalis</i>	М	М2	БН	Е	c	5 ⁺	35 ⁺			
<i>Listera ovata</i>	МЭ	ГМ	БН	ЕСД	c		45 ⁺	6 ⁺		
<i>Lonicera pallasii</i> s.l.	М	М2	Б	ЕС	b	5 ⁺	45 ⁺	44 ¹	25 ⁺	
<i>Angelica sylvestris</i>	МЭ	М2	БН	ЕСД	c	25 ⁺	85 ¹	81 ²	25 ¹	1 ⁺
<i>Galium uliginosum</i>	МЭ	ГМ	ПЛ	ВАЕА	c	10 ⁺	65 ⁺	44 ¹	13 ⁺	
<i>Dactylorhiza maculata</i>	М	ГМ	Б	ЕС	c	5 ⁺	50 ⁺	38 ⁺	13 ⁺	
<i>Oxycoccus palustris</i>	ОМ	МГ	Б	Гол	c	10 ⁺	60 ⁺	25 ¹		1 ⁺
<i>Bistorta major</i>	МЭ	ГМ	Б	ЕА	c	15 ⁺	95 ⁵	100 ⁴		
<i>Rumex acetosa</i> s.l.	МЭ	ГМ	БН	ЕА	c	5 ⁺	35 ⁺	25 ⁺		
<i>Carex chordorrhiza</i>	ОМ	Г	Б	Гол	c		25 ⁺	25 ⁺		
<i>Vaccinium uliginosum</i>	О	ГМ	Б	Гол	c		25 ⁺	19 ⁺		
<i>Helodium blandowii</i>	МЭ	МГ	Б	Гол	d		25 ⁺	19 ⁺		
<i>Tomentypnum nitens</i>	МЭ	МГ	АБ	Гол	d		15 ⁺	25 ⁺		
<i>Bryum weigelii</i>	МЭ	МГ	АБ	Гол	d		5 ⁺	31 ⁺		
<i>Geranium sylvaticum</i> s.l.	М	М2	Б	ЕСД	c	25 ¹	40 ¹	94 ⁴	50 ²	1 ⁺
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	М	М2	Б	Гол	c	10 ⁺	60 ⁺	38 ¹	50 ¹	2 ⁺
<i>Paris quadrifolia</i>	МЭ	М2	БН	ЕС	c	20 ⁺	45 ⁺	44 ⁺	38 ⁺	2 ⁺
<i>Pyrola rotundifolia</i>	М	М2	Б	ЕСД	c	15 ⁺	60 ¹	31 ⁺		2 ⁺
<i>P. minor</i>	М	М2	Б	Гол	c	15 ⁺	35 ⁺	25 ⁺		2 ⁺
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	О	МГ	Б	Гол	c	5 ⁺	25 ⁺	38 ¹		1 ⁺
<i>Moneses uniflora</i>	ОМ	М2	Б	Гол	c		55 ⁺	13 ⁺		2 ⁺
<i>Ranunculus subborealis</i>	МЭ	ГМ	Б	ЕС	c	5 ⁺	20 ⁺	63 ⁺	13 ⁺	
<i>Rubus humulifolius</i>	М	ГМ	Б	ЕС	c	20 ⁺	10 ⁺	50 ²		
<i>Lathyrus vernus</i>	М	М2	БН	ЕС	c	10 ⁺	20 ⁺	50 ¹		
<i>Galium boreale</i>	МЭ	М2	ПЛ	Гол	c	5 ⁺		44 ²		
<i>Cypripedium guttatum</i>	М	М2	Б	ЕА	c			25 ⁺		
<i>Calliargon richardsonii</i>	М	ГЛ	ГАМ	Гол	d	5 ⁺	5 ⁺	38 ¹		
<i>Pinus sibirica</i>	М	М2	Б	ЕС	a ₁₊₂	5 ⁺		31 ²	25 ¹	
<i>P. sibirica</i>	М	М2	Б	ЕС	b	5 ⁺		31 ⁺	25 ¹	
<i>Cirsium heterophyllum</i>	М	М2	Б	ЕС	c	5 ⁺	10 ⁺	38 ¹	25 ⁺	
<i>Carex rostrata</i>	М	Г	Б	Гол	c	5 ⁺	10 ⁺	31 ²	25 ¹	

<i>Warnstorfia exannulata</i>	МЭ	Г	АБ	ПР	d	5 ⁺		38 ¹	25 ³	
<i>Plagiomnium affine</i>	М	ГМ	БН	ЕД	d+z			19 ²	38 ⁵	
<i>Rubus chamaemorus</i>	ОМ	ГМ	ГА	Гол	c	20 ⁺	25 ⁺	88 ²	38 ¹	3 ⁵
<i>Veratrum lobelianum</i>	МЭ	ГМ	Б	ЕА	c	5 ⁺		44 ²	50 ¹	1 ⁺
<i>Carex vaginata</i>	ОМ	ГМ	Б	ЕА	c	20 ⁺	30 ⁺	44 ⁺		2 ⁺
<i>Aconitum septentrionale</i>	МЭ	М2	Б	ЕА	c	5 ⁺	10 ¹	19 ¹	38 ²	
<i>Ligularia sibirica</i>	МЭ	ГМ	Б	ЕС	c	5 ⁺		6 ⁺	25 ⁺	
<i>Salix phylicifolia</i>	М	ГМ	ГА	ЕС	b	10 ⁺	5 ⁺	25 ¹	13 ¹	3 ⁷
<i>Carex globularis</i>	ОМ	ГМ	Б	ЕА	c	10 ⁺	20 ⁺	19 ⁺	13 ⁺	2 ¹
<i>Lycopodium annotinum</i> s.l.	ОМ	М2	Б	Гол	c	15 ⁺	20 ⁺	31 ¹	13 ⁺	2 ⁺
<i>Solidago virgaurea</i> s.l.	М	М2	Б	ЕС	c	15 ⁺	15 ⁺	6 ⁺	13 ⁺	2 ⁺
<i>Carex juncella</i>	М	МГ	Б	ЕС	c	5 ⁺	15 ¹	19 ¹		2 ⁺
<i>Listera cordata</i>	М	М2	Б	Гол	c	5 ⁺	5 ⁺			3 ⁺
<i>Ledum palustre</i>	О	ГМ	Б	ЕА	c	5 ⁺	25 ⁺	25 ¹		2 ⁺
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	М	ГМ	ГА	АО	c				13 ⁺	3 ⁴
<i>Rhytidiadelphus subpinnatus</i>	М	М2	Б	Гол	d+z	20 ¹		6 ¹		2 ⁵
Константные виды										
<i>Picea abies</i> s.l.	М	М2	Б	ЕС	a ₁	100 ²⁹	100 ²⁷	100 ³²	100 ³³	3 ²³
<i>Betula pubescens</i> s.l.	М	М2	Б	ЕС	a ₁	100 ¹⁷	100 ¹³	88 ¹⁴	100 ¹¹	3 ¹⁹
<i>Alnus incana</i>	М	ГМ	БН	ЕС	a+b	65 ⁵	50 ³	25 ¹	25 ³	3 ⁵
<i>Sorbus aucuparia</i> s.l.	М	М2	Б	ЕС	a ₂ +b	70 ¹	65 ²	50 ¹	63 ²	2 ¹
<i>Picea abies</i> s.l.	М	М2	Б	ЕС	b	95 ¹⁰	100 ⁶	100 ¹⁰	100 ²	3 ⁴
<i>Betula pubescens</i> s.l.	М	М2	Б	ЕС	b	50 ¹	70 ¹	56 ¹	100 ⁵	3 ³
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	ОМ	М2	Б	ЕА	c	100 ⁴	85 ³	88 ³	50 ¹	3 ⁴
<i>Trientalis europaea</i>	ОМ	М2	Б	ЕА3А	c	90 ⁺	90 ¹	63 ¹	63 ¹	3 ⁺
<i>Linnaea borealis</i>	ОМ	М2	Б	ЕА3А	c	65 ⁺	60 ¹	69 ²	38 ⁴	3 ⁺
<i>Filipendula ulmaria</i> s.l.	МЭ	ГМ	БН	ЕСД	c	90 ¹⁰	55 ⁵	94 ⁵	88 ⁶	3 ⁶
<i>Maianthemum bifolium</i>	ОМ	М2	Б	ЕА	c	80 ¹	80 ¹	56 ¹	63 ¹	3 ²
<i>Orthilia secunda</i>	ОМ	М2	Б	Гол	c	60 ⁺	70 ⁺	63 ⁺	50 ⁺	2 ⁺
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	М	М2	Б	Гол	c	65 ¹	50 ⁺	69 ¹	50 ²	3 ³
<i>Calamagrostis purpurea</i> s.l. + <i>canescens</i>	М	ГМ	Б	ЕС	c	95 ⁴	60 ²	94 ³	75 ⁸	3 ²
<i>Viola epipsila</i>	М	ГМ	Б	ЕС	c	75 ²	55 ¹	50 ¹	38 ³	1 ⁺
<i>Equisetum sylvaticum</i>	М	ГМ	Б	Гол	c	50 ³	15 ⁺	63 ³	38 ²	1 ²
<i>Hylocomium splendens</i>	ОМ	М2	Б	ПР	d	90 ⁴	80 ⁶	100 ⁴	38 ¹	3 ⁵
<i>Pleurozium schreberi</i>	ОМ	М2	Б	ПР	d	90 ⁵	80 ⁶	94 ⁶	38 ¹	3 ²
<i>Sphagnum warnstorffii</i>	МЭ	МГ	АБ	Гол	d	60 ¹²	95 ⁴¹	81 ²⁴	75 ¹³	3 ²³

<i>Aulacomnium palustre</i>	ОМ	ГМ	АБ	ПР	d	40 ⁺	70 ¹	69 ²	25 ¹	3 ¹
<i>Rhytidadelphus triquetrus</i>	М	М2	БН	Гол	d+z	65 ³	65 ⁴	69 ³	50 ²	3 ¹⁸
Сопутствующие виды										
<i>Salix caprea</i>	М	М2	Б	ЕА	a+b	15 ⁺		6 ⁺		1 ⁺
<i>S. myrsinifolia</i> s.l.	МЭ	ГМ	Б	ЕС	a ₂ +b	25 ¹	5 ⁺	19 ⁺		1 ⁺
<i>Pinus sylvestris</i>	ОМ	М2	Б	ЕС	b	20 ⁺	25 ⁺	19 ⁺		1 ⁺
<i>Ribes nigrum</i>	МЭ	МГ	БН	ЕСД	b	25 ⁺	25 ⁺	13 ⁺		
<i>Lonicera xylosteum</i>	М	М2	БН	ЕС	b	5 ⁺	15 ⁺		25 ⁺	
<i>Salix cinerea</i>	МЭ	ГМ	ПЛ	ЕСД	b	25 ⁺	5 ⁺			1 ²
<i>S. lapponum</i>	М	ГМ	ГАМ	ЕС	b		5 ⁺	6 ⁺	13 ⁺	
<i>Carex dioica</i>	М	МГ	Б	ЕС	c	5 ⁺	20 ⁺	25 ⁺	13 ⁺	
<i>C. loliacea</i>	МЭ	ГМ	Б	Гол	c	25 ⁺	20 ⁺	31 ⁺		1 ⁺
<i>Melica nutans</i>	М	М1	Б	ЕА	c	10 ⁺	25 ⁺	6 ⁺		1 ⁺
<i>Deschampsia cespitosa</i>	МЭ	ГМ	ПЛ	ЕА	c	20 ⁺	10 ⁺	25 ⁺		1 ¹
<i>Carex paupercula</i>	ОМ	ГМ	Б	Гол	c	15 ⁺	20 ⁺	31 ⁺		1 ⁺
<i>Cirsium oleraceum</i>	МЭ	ГМ	БН	ЕС	c	10 ⁺	25 ²	25 ¹		
<i>Carex rhynchophysa</i>	МЭ	Г	Б	ЕА3А	c	20 ¹		6 ⁺	13 ⁺	
<i>C. aquatilis</i>	М	Г	Б	Гол	c	10 ⁺			25 ¹	1 ²
<i>Melampyrum pratense</i>	ОМ	М2	Б	ЕС	c		25 ⁺	31 ⁺		1 ⁺
<i>Epipactis helleborine</i>	МЭ	ГМ	БН	ЕА	c	10 ⁺	20 ⁺			
<i>Poa pratensis</i>	МЭ	М2	ПЛ	Гол	c	5 ⁺	20 ⁺			
<i>Platanthera bifolia</i>	М	М2	Б	ЕС	c	5 ⁺		25 ⁺		
<i>Scutellaria galericulata</i>	МЭ	Г	ПЛ	Гол	c	25 ⁺			13 ⁺	
<i>Cicuta virosa</i>	М	ГЛ	Б	ЕА	c		25 ⁺		25 ⁺	
<i>Sphagnum angustifolium</i>	О	МГ	АБ	Гол	d	5 ⁺	10 ⁺	19 ³	13 ¹	1 ⁺
<i>Brachythecium rivulare</i>	МЭ	МГ	БН	ПР	d	30 ⁺	25 ⁺	13 ⁺		1 ⁺
<i>Straminergon stramineum</i>	ОМ	МГ	АБ	ПР	d	10 ⁺	25 ⁺	31 ⁺		1 ⁺
<i>Calliergonella cuspidata</i>	М	Г	ПЛ	ПР	d	25 ⁺	20 ⁺	6 ⁺		
<i>Campylium protensum</i>	Э	ГМ	ПЛ	ПР	d	20 ⁺		13 ⁺		
<i>Chiloscyphus polyanthos</i>	М	Г	Б	Гол	d	5 ⁺				2 ⁺
<i>Rhodobryum roseum</i>	МЭ	М2	БН	Гол	d+z	25 ⁺	15 ⁺	19 ⁺	13 ⁺	
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	М	ГМ	ПЛ	ПР	d+z	25 ⁺	5 ⁺	6 ⁺		1 ⁺
<i>Rhizomnium punctatum</i>	МЭ	ГМ	БН	Гол	d+z	30 ¹	15 ⁺	6 ⁺		
<i>Pohlia nutans</i> s.l.	М	М2	ПЛ	ПР	z+d	25 ⁺	35 ⁺	13 ⁺		2 ⁺
<i>Dicranum majus</i>	М	М2	АБ	Гол	z+d	25 ⁺	10 ⁺	19 ⁺		2 ²
<i>Plagiothecium laetum</i> s.l.	М	М2	Б	ПР	z+d	10 ⁺	15 ⁺	25 ⁺		2 ⁺
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	О	М2	Б	Гол	z+d	10 ⁺	5 ⁺	6 ⁺		2 ⁺

<i>Sciuro-hypnum curtum</i>	М	М2	БН	ВАЕА	z+d	20 ⁺	10 ⁺	19 ⁺		
<i>Dicranum fragilifolium</i>	М	М2	Б	Гол	z	20 ⁺	10 ⁺	6 ⁺		
<i>D. polysetum</i>	ОМ	М1	Б	Гол	z	15 ⁺	5 ⁺	25 ⁺		
<i>Breidleria pratensis</i>	М	ГМ	Б	Гол	z+d	10 ⁺		6 ⁺		2 ⁺
Средние сомкнутость или покрытие (%) ярусов										
– 1-го яруса древостоя						0.5	0.45	0.50	0.45	0.40
– 2-го яруса древостоя						0.15	0.15	0.25	-	0.15
– подроста и подлеска						20	20	20	20	25
– травяного						60	65	60	75	70
– мохового						60	80	75	55	80
Средняя высота ярусов, м										
– 1-го яруса древостоя						16	19	17	11	17
– 2-го яруса древостоя						12	11	12	-	?
– подроста и подлеска в целом						3.9	2.7	3.6	2.1	4.6
– в том числе 1-го подъяруса						6.3	3.0	?	?	?
– 2-го подъяруса						2.3	1.5	?	?	?
– 3-го подъяруса						0.5	0.3	?	?	?
Бонитет древостоя						IV	III	IV	V	IV
Средняя мощность торфа, см						103	232	164	39	87
Число описаний						20	20	16	8	3

Примечание. Синтаксоны: 1–4 – Piceetum (P.) warnstorffii-sphagnoso-filipenduloso-menyanthosum: 1 – callosum palustris, 2–3 – bistortosum majoris: 2 – var. Carex appropinquata, 3 – var. Veratrum lobelianum; 4–5 – typicum: 4 – var. typica, 5 – var. Salix phylicifolia. Ярусы: а₁ и а₂ – 1-й и 2-й ярусы древостоя, b – подрост и подлесок, c – кустарничково-травяной, d – эпигейный моховой, z – эпифитные и эпиксильные мохообразные. Для видов приводятся постоянство (%) и (в надстрочном регистре) среднее проективное покрытие (ПП, %). При числе описаний менее 5 вместо постоянства приводится число описаний, в которых отмечен вид. Детерминантные группы выделены серым фоном и полужирной рамкой. Виды в пределах групп сортированы по ярусам, далее по убыванию встречаемости во всем массиве описаний таблицы. Для доминантов и субдоминантов (ПП > 5%) значения покрытия и постоянства даны полужирным шрифтом. ПП 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.

Эко – экоэлементы по отношению к: Бг – богатству почвы / субстрата: О – олиготрофы, ОМ – олигомезотрофы, М – мезотрофы, МЭ – мезоэвтрофы, Э – эвтрофы; Вл – влажности почвы / субстрата: М1, М2 – мезофиты сухо- и влажнолугового увлажнения, ГМ – гигромезофиты, МГ – мезогигрофиты, Г – гигрофиты, ГЛ – гелофиты. Гео – геоэлементы: Ш – широтные: ГА – гипоарктический, ГАМ – гипоарктомонтанный, АБ – арктобореальный, Б – бореальный, БН – бореонеморальный, Н – неморальный, ПЛ – полизональный; Хор – хориономические: ПР – плюрирегиональный, Гол – голарктический, АО – амфиокеанический, ВАЕА – восточноамериканско-евразийский, Амф – амфиатлантический, ЕАЗА – евразийско-западноамериканский, ЕА – евразийский, ЕС – евросибирский, ЕСД, ЕД – евросибирско- и европейско-древнесредиземноморский, Е – европейский.

ПП яруса подроста и подлеска сравнительно постоянно – около 20%. Основу яруса составляет подрост *Picea abies* s.l. и *Betula pubescens* s.l., тяготеющий к микроповышениям и в различной степени стратифицированный по высоте. К этим видам в незначительной степени примешиваются *Sorbus aucuparia* s.l. (incl. *S. × gorodkovii*, *S. sibirica*) и *Alnus incana*, в большинстве синтаксонов также *Juniperus communis* s.l. (incl. *J. sibirica* в северной тайге). Другие виды кустарников специфичны для отдельных вариантов.

Кустарничково-травяной ярус средней густоты (ПП 60–75%); его основным доминантом выступает *Menyanthes trifoliata* – мезотрофный гигрофит, растущий на сфагновых коврах и в обводненных западинах. В число субдоминантов всегда входит *Filipendula ulmaria* s.l. (мезоэвтрофный гигромезофит), в ельниках таволгово-белокрыльниковых (см. ниже) становящаяся доминантом вместо *Menyanthes trifoliata*. На микроповышениях обычны таежно-лесные олигомезотрофные (*Vaccinium vitis-idaea*, *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*, *Maianthemum bifolium*, *Orthilia secunda*) и мезотрофные (*Gymnocarpium dryopteris*) мезофиты, входящие в число константных видов ассоциации. Константными являются и мезотрофные гигромезофиты, приуроченные к коврам: *Equisetum sylvaticum*, *Calamagrostis purpurea* s.ampl. (incl. *C. canescens*), *Viola epipsila*.

Таблица 2

Амплитуды среднемноголетних (1983–2004) значений метеопараметров в пределах ареалов синтаксонов мезоэвтрофных ельников таволгово-вахтовых сфагновых

Синтаксоны	Метеопараметры	
	<i>GDD</i> >10, °C	<i>K</i>
1. Piceetum (P.) warnstorffii-sphagnoso-filipenduloso-menyanthosum subass. callosum palustris	382–758	31.56–45.59
2. Subass. bistortosum majoris var. Carex appropinquata	484–683	35.65–41.11
3. Var. Veratrum lobelianum	357–589	40.19–44.73
4. Subass. typicum var. typica	283–612	41.66–45.59
5. Var. Salix phylicifolia	215–452	25.94–39.12

Примечание. *GDD*>10 – сумма градусо-дней выше 10°C, *K* – коэффициент континентальности Конрада. Амплитуды значений факторов рассчитаны с учетом имеющейся совокупности описаний и данных литературы.

Моховой ярус от пятнистого (ПП 50–55%) до почти сомкнутого (80%) в зависимости от синтаксона. Константным доминантом сфагновых ковров и оснований кочек выступает *Sphagnum warnstorffii* (мезоэвтрофный мезогигрофит), тогда как *S. girgensohnii* (мезотрофный гигромезофит) более характерен для приствольных

повышений. Здесь он растет совместно с таежно-лесными мезофильными зелеными мхами (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*); последние тоже относятся к числу констант ассоциации, общих с иными синтаксонами мезоэвтрофных ельников сфагновых (Кучеров, Кутенков, 2021 а). Состав и обилие видов западных мхов более изменчивы и варьируют в зависимости от субассоциации и варианта.

Детерминанты ассоциации – циркумбореальные болотно-лесные гигрофиты, мезотрофы (*Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Calliergon cordifolium*) либо мезоэвтрофы (*Equisetum fluviatile*, *Caltha palustris*, *Pseudobryum cinclidioides*; табл. 1), растущие в основном в западинах, первый вид также на коврах.

В рамках ассоциации выделяются три субассоциации, характеристика которых дана ниже.

Характеристика субассоциаций и вариантов. Subass. *callosum palustris* – ельник (е.) таволгово-белокрыльниковый сфагновый (табл. 1, рис. 1: № 1). Средне- и южнотаежная субассоциация с отдельными находками как в южной полосе подзоны северной тайги, так и в подтайге. Сообщества развиваются при подтоплении по краю мезоэвтрофных болот или периодическом затоплении в заболоченных долинах ручьев между моренными всхолмлениями. Почвы различного гранулометрического состава – от песков до тяжелых суглинков, могут формироваться и на силикатных, и на карбонатных породах. Иногда торф залегает непосредственно поверх известняковой плиты. Мощность торфа от 25–30 до 190–200 см. Нанорельеф чаще всего трехкомпонентный с небольшим преобладанием сфагновых ковров и весомой (20–45%) долей площади обводненных западин. Почти столь же обычны участки обводненного двухкомпонентного нанорельефа с господством западин и редкими микроповышениями. Высота последних 20–60 см.

Древостой березово-еловый с долей *Betula pubescens* до 1/3 по составу первого яруса и незначительной примесью *Pinus sylvestris* и *Alnus glutinosa*. Бонитет IV, типичный для ассоциации в целом. Имеется фрагментарный 2-й ярус древостоя с примесью *Alnus incana*. Подрост умеренно обильный, преимущественно еловый, выраженно стратифицирован по высоте на три подъяруса. В подлеске характерны *A. incana* и *Frangula alnus*, изредка также *Padus avium*.

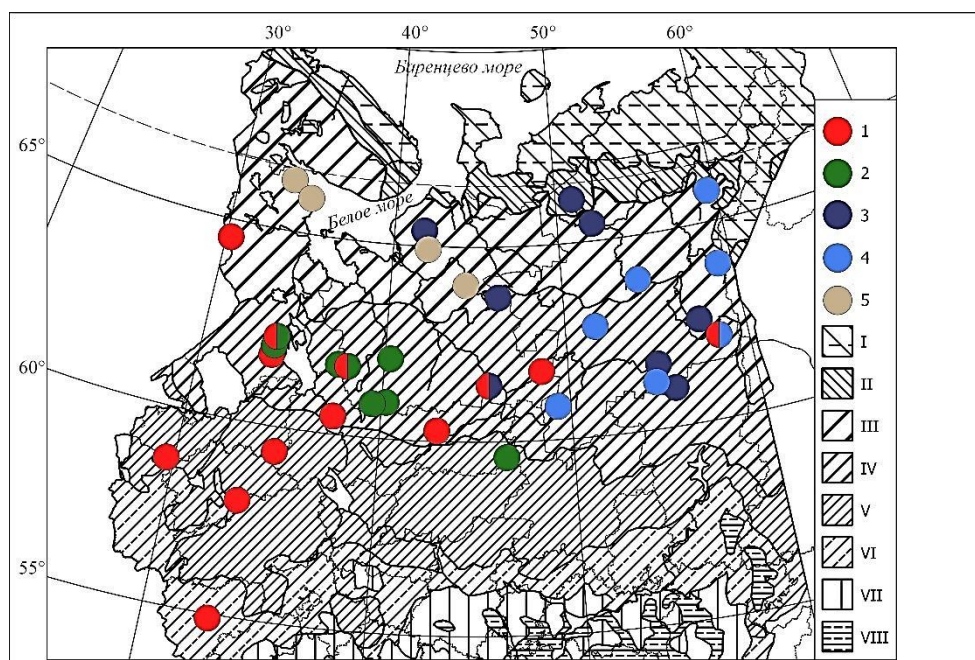


Рис. 1. Распространение ельников таволгово-вахтовых сфагновых белокрыльниковой субассоциации (1), кочкарноосокового (2) и высокотравного (3) вариантов горцовой субассоциации, типичного (4) и ивнякового (5) вариантов типичной субассоциации в таежной зоне Европейской России.

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

В травяном ярусе обводненных западин доминирует *Calla palustris*, практически полностью замещающий малолюбимую здесь *Menyanthes trifoliata*; к нему примешиваются *Naumburgia thyrsoiflora* и *Comarum palustre*. На участках сфагновых ковров преобладает *Filipendula ulmaria* s.l. (incl. *F. denudata*); ей сопутствуют *Calamagrostis phragmitoides*, *Equisetum sylvaticum* и *Athyrium filix-femina*. На приствольных повышениях господствует *Vaccinium vitis-idaea* в сопровождении *Carex disperma*, *Rubus arcticus*, *Maianthemum bifolium*, *Dryopteris carthusiana*, *Oxalis acetosella*. Из мхов при стволах обилеи *Sphagnum girgensohnii* с примесью *S. centrale*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* и *Rhytidiadelphus triquetrus*. В моховых коврах и при основании микроповышений разрастается *Sphagnum warnstorffii*, а в западинах – *S. squarrosum* и *Calliergon cordifolium*, эпизодически также *Sphagnum riparium*.

Детерминанты субассоциации крайне разнородны. К ним относятся одновременно циркумбореальные мезотрофные гигрофиты и мезогигрофиты западин (*Calla palustris*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Carex canescens*, *Sphagnum riparium*) и мезофиты микроповышений (*Phegopteris connectilis*, *Equisetum pratense*), евросибирско-древнесредиземноморские мезотрофные (*Frangula alnus*) и мезоэвтрофные мезогигрофиты свиты *Alnus glutinosa* (также *Lysimachia vulgaris*), мезоэвтрофные и эвтрофные евразийские и евросибирские виды (*Athyrium filix-femina*, *Carex elongata*, *Ranunculus repens*). Неоднородный набор детерминантов, по всей видимости, указывает на многоэтапность формирования ценофлоры, в составе которой бореальные миграционные элементы сочетаются с атлантическими (Нейштадт, 1957; Миняев, 1966; Никифорова, 1982).

Мезоэвтрофные и эвтрофные виды, от гигромезофитов (*Padus avium*) до мезогигрофитов (подрост *Alnus glutinosa*) и гигрофитов (*Phragmites australis*, *Galium palustre*), объединяют синтаксон с западным вариантом горцовой субассоциации; к этой группе присоединяется также мезотрофный гигромезофит *Thyselium palustre*. Группа олигомезотрофных (*Vaccinium myrtillus*, *Ptilium crista-castrensis*, *Tetraphis pellucida*) и мезотрофных (*Picea abies* s.l. и *Betula pubescens* s.l. во 2-м ярусе древостоя, *Oxalis acetosella*, *Dryopteris carthusiana*, *Dicranum scoparium*, *D. fuscescens*, *Sanionia uncinata*, мезоэвтроф *Brachythecium salebrosum*) мезофитов микроповышений объединяет ельники таволгово-белокрыльниковые с обоими вариантами горцово-вахтовых – как западным, так и восточным. К этой группе тяготеют также мезотрофные гигромезофиты и мезогигрофиты *Carex disperma* и *Epilobium palustre*. Одновременно мезотрофные гигромезофиты приствольных повышений (*Sphagnum girgensohnii*) и гигрофиты западин (*S. squarrosum*) сближают ельники таволгово-белокрыльниковые с типичными таволгово-вахтовыми в противовес горцово-вахтовым (табл. 1). Стоит попутно заметить, что при дифференциации ельников таволгово-белокрыльниковых, в отличие от мезотрофных белокрыльниковых, вновь проявляется диагностическая роль эпифитных мхов, свойственная последним наряду с эпигейными видами.

От топких мезотрофных ельников белокрыльниковых сфагновых (Кучеров, Кутенков, 2021 б) мезоэвтрофные таволгово-белокрыльниковые отличаются высоким постоянством и обилием *Filipendula ulmaria* s.l., постоянством *Athyrium filix-femina*, *Carex elongata* и *Galium palustre* при одновременной нетипичности *Dryopteris expansa* s.l., *Carex canescens*, *C. globularis* и *Rubus chamaemorus*. Частично различается и набор сфагновых мхов. В ельниках таволгово-белокрыльниковых в число доминантов и субдоминантов мохового

яруса входят *Sphagnum warnstorffii* и *S. riparium*, а в белокрыльниковых – *S. fallax* вместе со *S. russowii*, *S. angustifolium* и *S. magellanicum* s.l. В то же время *S. girgensohnii* и *S. centrale* характерны для сообществ обоих синтаксонов.

Большая часть выделов ельников таволгово-белокрыльниковых описана в средней тайге Карелии и юга Архангельской обл. и в южной тайге Вологодской (*P. uliginosum* (Корчагин, 1929)), Новгородской (*Climacio-Piceetum typicum* var. *typica* К.Коротк. 1991 (Коротков, 1991)) и Ленинградской областей, в том числе в бассейне р. Луги («ключевое болото на месте елового леса» (Самбук, 1930)). С юго-запада к южнотаежной части ареала примыкает и подтаежная находка субассоциации в центральной части Смоленской обл. (Гроздов, 1950). Одно из описаний, однако, сделано в восточном отрыве от основной части ареала – на известняках в среднетаежных предгорьях Северного Урала.

В северной тайге ельники, флористически близкие к рассматриваемой субассоциации (хотя и почти без *Calla palustris*), отмечены в Костомукшском заповеднике. Здесь они включены в состав ассоциации *Carici Ioliaceae-Piceetum* Moroz. et V.Коротк. 1999 (Морозова, Коротков, 1999), как и все прочие типы заболоченных приручьевых еловых лесов.

В Финляндии таволгово-белокрыльниковые ельники с *Naumburgia thyrsiflora* и *Sphagnum warnstorffii* наряду с горцово-вахтовыми (см. ниже) отнесены к типу swampy (true) herb and grass birch-spruce mires (Eurola et al., 1994). В Скандинавии они входят в состав *Picea abies-Betula pubescens-Drepanocladus* spp.-*Sphagnum* spp.-тип'a (Påhlsson, 1994).

Subass. *bistortosum majoris* – е. горцово-вахтовый сфагновый (табл. 1, рис. 1: № 2–3). Характерные, крайне физиономичные заболоченные ельники карбонатных ландшафтов, наиболее обычные в Архангельской обл. Мощность торфа, как правило, более 1–2 м. Примесь *Betula pubescens* s.l. к *Picea abies* s.l. – не более 1/4 по составу 1-го яруса древостоя. Примесь *Pinus sylvestris* в древостое постоянна, но не слишком велика, *Alnus glutinosa* – полностью отсутствует. Как и в предыдущей субассоциации, фрагментарно выражен 2-й ярус древостоя, однако в нем большую роль играет ель. В подлеске на микроповышениях преобладает *Juniperus communis*, которому сопутствуют *Alnus incana* и *Sorbus aucuparia* s.l. Появляется также *Lonicera pallasii* s.l. (incl. *L. × subarctica*, *L. altaica*).

В травяном ярусе ковров и западин выражено господствует *Menyanthes trifoliata*; в число характерных субдоминантов при этом входит не только *Filipendula ulmaria* s.l., но и *Bistorta major*. Если начало цветения последнего вида совпадает по времени с концом

цветения *Menyanthes trifoliata*, в июне в ельнике кратковременно возникает красочный бело-розовый аспект. В числе сопутствующих видов на коврах обычны *Crepis paludosa*, *Carex cespitosa*, *Geum rivale*, *Calamagrostis purpurea* s.l., *Rumex acetosa* s.l., а в западинах – *Comarum palustre*, *Equisetum palustre* и *E. fluviatile*. При стволах преобладают *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus* в сопровождении *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*, *Maianthemum bifolium* и других видов таежно-лесного мелкотравья, а также *Vaccinium uliginosum*.

В моховом ярусе всех элементов нанорельефа доминирует *Sphagnum warnstorffii*, к которому на приствольных повышениях примешиваются таежные зеленые мхи, на коврах – *Plagiomnium ellipticum* и *Rhizomnium pseudopunctatum*, а в западинах – *Calliergon cordifolium*, *Pseudobryum cinclidioides* и болотно-ключевые мхи типа *Helodium blandowii*.

В числе детерминантов субассоциации евразиатские (в широком смысле) и евросибирско-древнесредиземноморские болотно-луговые мезоэвтрофные гигромезофиты (*Bistorta major*, *Rumex acetosa* s.l., *Angelica sylvestris*, *Galium uliginosum*) сочетаются с евросибирскими мезотрофными лесными (*Lonicera pallasii* s.l.) и болотно-лесными (*Dactylorhiza maculata*) и одновременно с циркумбореальными болотными видами. Среди последних представлены олиготрофные и олигомезотрофные гигромезофиты микроповышений (*Vaccinium uliginosum*) и гигрофиты ковров (*Carex chordorrhiza*, *Oxycoccus palustris*), а также мезоэвтрофные гигрофиты западин (*Helodium blandowii*, *Tomentypnum nitens*, *Bryum weigelii*).

Мезоэвтрофные лесные (*Paris quadrifolia*) и мезотрофные опушечно-лесные (*Geranium sylvaticum* s.l. (incl. *G. krylovii*), *Chamaenerion angustifolium*) мезофиты объединяют субассоциацию с типичной (собственно таволгово-вахтовой) в противовес белокрыльниковой. Другая группа видов сближает синтаксон лишь с северо-западным ивняковым вариантом типичной субассоциации (см. ниже). Ее формируют лесные (*Pyrola rotundifolia*, *P. minor*, *Moneses uniflora*) и болотно-лесные (*Chamaedaphne calyculata*) виды микроповышений, от олиготрофов до мезотрофов. Нетипичны сфагновые мхи из группы *Sphagnum girgensohnii*–*S. squarrosum*, а также *Sphagnum centrale* и *S. riparium*.

В составе субассоциации выделяются два варианта, замещающих друг друга с юго-запада на северо-восток.

Var. *Carex appropinquata* (табл. 1, рис. 1: № 2) Западный средне- и южнотаежный жестководный кочкарноосоковый вариант. Сообщества развиваются по окраинам, реже в центральной части облесенных мезоэвтрофных болот (при залегании торфа поверх известняковой плиты либо в местах разгрузки минерализованных

грунтовых вод), также в долинах ручьев, логах, по дну лощин, на выходах ключей при основании склонов озов. Почвы от супесчаных до глинистых, очень редко песчаные, обычно на известняках или доломитах. Именно для ельников данного варианта характерны наиболее мощные торфяные залежи – от 2 до 5 м и более, – хотя встречаются и мелкозалежные почвы с мощностью торфа не более 20–30 см. Нанорельеф с преобладанием ковров, трехкомпонентный с редкими кочками и западинами до 30–40% от площади сообщества, иногда двухкомпонентный без западин вплоть до выположенного.

Средняя высота 1-го яруса древостоя возрастает до 19 м, а бонитет – до III. Примесь *Pinus sylvestris* – до единицы в формуле древостоя. Сравнительно с ельниками таволгово-белокрыльниковыми, подрост ели ниже и не столь обилен; доля подроста березы при этом остается постоянной. В подлеске все еще изредка встречается *Padus avium*, а в травяном покрове приствольных повышений – *Oxalis acetosella*. Характерны отдельные высокие плотные кочки *Carex appropinquata*. *Sphagnum girgensohnii* редок и малообилен; всегда безраздельно господствует *S. warnstorffii*.

Детерминанты варианта – европейские мезотрофные мезофиты микроповышений (*Convallaria majalis*, *Melampyrum sylvaticum* s.l.) одновременно с евросибирскими (*Carex appropinquata*) и евросибирско-горнозападноазиатскими (*Listera ovata*) мезоэвтрофными гигромезофитами, приуроченными к участкам сфагновых ковров. Все эти виды (возможно, за вычетом *Carex appropinquata*), можно отнести к атлантическому миграционному элементу (Нейштадт, 1957; Миняев, 1966, и др.; Никифорова, 1982).

Основная часть описаний выполнена на известняках, перекрытых тонким и прерывистым чехлом плейстоценовых отложений, в средней тайге Пудожского р-на Карелии («ельник сфагново-вахтовый» (Кутенков, Кузнецов, 2013)) и Каргопольского р-на Архангельской обл. (*Menyantho-Piceetum filipendulosum* из национального парка «Кенозерский» (Кучеров и др., 2010)). В Карелии отдельные описания сделаны и западнее, по окраинам ключевых болот в Кондопожском р-не. Аналогично, в средней тайге Архангельской обл. сообщества встречаются и к востоку от территории парка – в Няндомском, а также Коношском (*P. herboso-caricosum* (Самбук, 1927), *P. sphagnosum* (Шиманюк, 1931)) районах. К югу и юго-востоку от этих находок ареал синтаксона продолжается в южную тайгу. В Вологодской обл. ельники горцово-вахтовые отмечены на карбонатной морене на водоразделе рек Вожега и Сить («ельник травяно-сфагновый» с *Menyanthes trifoliata* и *Bistorta major* (Гаврилов, Карпов, 1962)). На северо-востоке Костромской обл. аналогичные сообщества описаны по заболоченным долинам ручьев в верхнем течении

р. Вохмы, тоже на известняках (Браславская, Тихонова, 2006). С геологической точки зрения, преобладающая часть описаний синтаксона сделана в области залегания карбоновых отложений по верхней бровке западного склона Главного прогиба Русской платформы, отчасти также на пермских отложениях в пределах упомянутого склона (Геология СССР, 1963; Атлас..., 1976).

Судя по участию в травяном ярусе *Carex cespitosa* и *Galium palustre* одновременно с *Filipendula ulmaria*, *Menyanthes trifoliata* и *Equisetum fluviatile* (табл. 1), аналогичные либо близкие к ним ельники могут встречаться и в Южной Фенноскандии. Здесь они произрастают по окраинам мезоэвтрофных болот на известняках либо перемещенной карбонатной морене (swampy (true) herb and grass birch-spruce mires (Eurola et al., 1984), *Picea abies*-*Betula pubescens*-*Drepanocladus* spp.-тип (Påhlsson, 1994)). Однако описаний из этого региона мы не видели. Возможно, речь идет о ельниках таволгово-болотнохвощовых (Кучеров, Кутенков, 2021 а) либо вновь о таволгово-белокрыльниковых (см. выше) – тем более, что указания на *Bistorta major* отсутствуют.

Var. *Veratrum lobelianum* (табл. 1, рис. 1: № 3) – восточный средне- и северотаежный высокотравный вариант, не проникающий в южную тайгу. Сообщества развиваются по краю мезоэвтрофных болот, вдоль ручьев в логах и на надпойменных террасах, как на карбонатных породах, так и на силикатах в условиях ключевого питания. Почвы от песчаных до легко- и среднесуглинистых, очень редко тяжелосуглинистые. Мощность торфа 0.5–3.8 м. Нанорельеф обычно трехкомпонентный с незначительным преобладанием ковров над кочками и долей западин до 10–20% от площади сообщества, реже двухкомпонентный с выраженным господством западин и без ковров. Высота кочек 20–50 см. Грунтовые воды стоят на глубине 20–60 см, в западинах часто с поверхности.

Средняя высота и бонитет древостоя близки к таковым ассоциации в целом. Примесь *Pinus sylvestris* незначительна; в Предуралье появляется примесь *P. sibirica*, присутствующая также в составе подроста. Елового подроста больше, чем в лесах предыдущего варианта, и примерно столько же, сколько и в ельниках таволгово-белокрыльниковых. Стратификация подроста по высоте не изучалась. В подлеске возрастает роль *Rosa acicularis*, тогда как *Alnus incana* становится редкой, а *Padus avium* исчезает окончательно. При стволах в травяно-кустарничковом ярусе возрастают постоянство и обилие *Rubus chamaemorus* и *R. humulifolius* одновременно с *Galium boreale* и *Lathyrus vernus*. Последние два вида, видимо, можно отнести к евросибирскому бетулярному флорозлементу, судя по их постоянству в подгольцовых травяных березняках Среднего Урала (Камелин и др., 1999; Кучеров и др., 2022). На коврах к числу субдоминантов

травяного яруса добавляется *Geranium sylvaticum* s.l., а к свите сопутствующих видов – *Veratrum lobelianum*, *Cirsium heterophyllum* и *Ranunculus subborealis*. В травяном покрове западин возрастает ПП *Comarum palustre*, встречается и *Carex rostrata*. При этом *C. appropinquata* нехарактерна.

В моховом ярусе *Sphagnum girgensohnii* изредка достигает значимого обилия, существенно примешиваясь к *S. warnstorffii*. В западинах появляются *Calliergon richardsonii* и *Warnstorfia exannulata*.

Детерминанты варианта – по большей части мезотрофные, лишь отчасти мезоэвтрофные (*Ranunculus subborealis*, *Galium boreale*) виды, как мезофиты (*Lathyrus vernus*, *Galium boreale*, *Cypripedium guttatum*), так и гигромезофиты (*Ranunculus subborealis*, *Rubus humulifolius*). Присоединение к этой же группе гелофита *Calliergon richardsonii*, видимо, закономерно: данный вид также служит дифференциатором восточного варианта ельников аконитово-таволговых со *Sphagnum warnstorffii* (Кучеров, Кутенков, 2021 а). Собственно темнохвойно-таежные евросибирские виды (*Rubus humulifolius*) в составе группы произрастают совместно с чернево-таежными (*Ranunculus subborealis*, *Cypripedium guttatum*) и бетулярными (*Lathyrus vernus*, *Galium boreale*) (Клеопов, 1941; Камелин и др., 1999). С ценогенетической точки зрения все эти виды относятся к единому комплексу сибирских мигрантов, проникших в Двино-Печорский регион предположительно в пребореальном или (скорее) бореальном периоде голоцена (Нейштадт, 1957; Никифорова, 1982).

Другая группа мезотрофных видов, в числе которых евросибирские мезофиты (*Pinus sibirica* в древостое и подросте, *Cirsium heterophyllum*) сочетаются с циркумбореальными западными гигрофитами (*Carex rostrata*, также мезоэвтрофный *Warnstorfia exannulata*), объединяет вариант с типичным (восточным) вариантом типичной таволгово-вахтовой субассоциации в противовес западному варианту ельников горцово-вахтовых, а также ельникам белокрыльниковым. Гигромезофиты *Rubus chamaemorus* и *Veratrum lobelianum* сближают вариант с таволгово-вахтовой субассоциацией в целом, а *Carex vaginata* – только с ее северо-западным ивняковым вариантом (см. ниже).

Ельники высокотравного варианта распространены к востоку от р. Северной Двины. В северной тайге Архангельской обл. они отмечены в долинах рек Кепины и Котуги на Беломорско-Кулойском плато (Браславская и др., 2017), а также южнее в бассейне р. Нюхчи (притока р. Пинеги), в средней – в окрестностях оз. Чурозеро в Красноборском р-не, повсюду тяготея к известнякам. На территории Республики Коми сообщества проникают и в крайнесеверную тайгу. Здесь они описаны на береговых выходах ключей близ п. Усть-Цильма

(*P. fontinale (herbosum)* (Самбук, 1932)) и на междуречье Тобыша и Ропчи (*P. mixto-herboso-sphagnosum* (Юдин, 1948)). В «типичной» северной тайге аналогичные леса отмечены в предгорьях Северного Урала по р. Илыч, на мощных (свыше 2 м) торфах (*Sembreto-Piceeto-Betuletum menyanthosum* (Корчагин, 1940)). В средней тайге ельники высокотравного варианта многократно описаны на надпойменных террасах р. Нем и ее притоков в Усть-Куломском р-не, на силикатных аллювиях при близком залегании грунтовых вод (*P. herboso-turfosum*, *P. riparioso-sphagnosum*, *P. menyanthi-turfosum* (Колесников, 1985)). Сообщества отмечены и в Гайнском р-не на среднетаежном северо-западе Пермской обл. (*P. sphagno-herbosum* (Игошина, 1930)).

Subass. *typicum* – собственно е. таволгово-вахтовый сфагновый (табл. 1, рис. 1: № 4–5). Сообщества силикатных, отчасти также сульфатных ландшафтов, распространенные севернее либо восточнее западного варианта ельников горцово-вахтовых. Мощность торфа в среднем менее 1 м. В отличие от субассоциаций, описанных выше, 2-й ярус древостоя, как правило, отсутствует. В составе подроста доля *Betula pubescens* s.l. примерно равна таковой *Picea abies* s.l. или даже превышает ее. Еловый подрост малочислен; стратификация подроста по высоте не изучена.

В травяном ярусе ковров и западин доминантом 1-го порядка выступает *Menyanthes trifoliata*, 2-го (на коврах) – *Filipendula ulmaria* s.l. *Bistorta major* отсутствует. На приствольных повышениях постоянно сочетание *Rubus chamaemorus* с *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea* и *Vaccinium vitis-idaea* на фоне редкости и нетипичности *V. myrtillus* и тем более *Oxalis acetosella*. Нет, однако, и *Vaccinium uliginosum*. На коврах к *Filipendula ulmaria* примешиваются *Veratrum lobelianum* и *Geranium sylvaticum* s.l. В моховом покрове *Sphagnum warnstorffii* сохраняет доминирование лишь на коврах. На приствольных повышениях вновь появляется *S. girgensohnii*, а в западинах – *S. squarrosum*. Одновременно исчезают эвтрофные болотно-ключевые зеленые мхи; сравнительно постоянны лишь *Calliergon cordifolium* и *Pseudobryum cinclidioides*.

Собственная дифференциация субассоциации негативная – по отсутствию видов, диагностических для белокрыльниковой и горцовой субассоциаций. Выделяются два варианта, разобщенных географически.

Var. *typica* (табл. 1, рис. 1: № 4) – типичный восточный вариант, ареал которого перекрывается с таковым восточного варианта ельников горцово-вахтовых (рис. 1). Сообщества замкнутых плоских депрессий по окраинам болот. Почти всегда формируются на силикатных породах, лишь в предгорьях Северного Урала на известняках. Мощность торфяной залежи от 20 до 80 см. Данных о

нанорельефе нет, кроме как о наличии приствольных повышений.

Примесь *Betula pubescens* s.l. к *Picea abies* s.l. – около 1/4 по составу 1-го яруса древостоя, как и в ельниках горцово-вахтовых. Наблюдается и примесь *Pinus sibirica*, но полностью отсутствует *P. sylvestris*. Высота 1-го яруса, а также подростка снижена; бонитет не выше V; 2-й ярус древостоя не выражен. Возможно, замедленный ход роста древостоя следует напрямую связать с меньшим богатством почвообразующей породы, что ухудшает условия минерального питания. В подлеске, помимо *Sorbus aucuparia* s.l., постоянно встречается *Rosa acicularis*, но *Lonicera pallasii* s.l. нетипична, а *Juniperus communis* s.l. отсутствует. На приствольных повышениях спорадически может быть особенно обильной *Linnaea borealis*. На коврах доминантами 2-го порядка, помимо *Filipendula ulmaria*, выступают *Calamagrostis purpurea* s.l. (прежде всего *C. langsdorffii*) и *Carex cespitosa*, а в западинах – *Equisetum fluviatile* и *Comarum palustre*. Иногда в покрове последних вновь появляется *Calla palustris*. *Rubus humulifolius* и *Ranunculus subborealis* всегда отсутствуют. В моховом ярусе западин иногда бывает обильна *Warnstorfia exannulata*, а на микроповышениях и коврах – *Plagiomnium affine*; последнее – характерная черта ельников Предуралья (Игнатов, Игнатова, 2003).

Маловидовую диагностическую группу варианта формируют евразийские и евросибирские бореальные мезоэвтрофные виды (*Aconitum septentrionale*, *Ligularia sibirica*) из состава бетулярного флороценотического комплекса (Клеопов, 1941; Камелин и др., 1999). Одновременно вариант дифференцируется по отсутствию или редкости видов, свойственных всем остальным рассматриваемым синтаксонам, а также болотно-ключевым соснякам (Кучеров, 2019) и березнякам: *Pinus sylvestris*, *Juniperus communis* s.l., *Equisetum palustre*, *Geum rivale*, *Plagiomnium ellipticum*, *Rhizomnium pseudopunctatum*, также *Rubus saxatilis* и *Luzula pilosa*. Нехарактерны и виды из группы *Pyrola rotundifolia*–*P. minor*.

Ельники типичного варианта на данный момент отмечены только в пределах Республики Коми. В крайнесеверной тайге они известны с р. Кожим, в южной полосе северной тайги – с правобережья р. Щугор напротив г. Тельпос-Из (*P. menyanthoso-sphagnosum*), а также с водораздела в 140 км от устья р. Айювы (*P. calamagrostioso-filipenduloso-sphagnosum*). Больше всего описаний сделано в средней тайге. Здесь ельники рассматриваемого варианта отмечены на междуречьях Вишеры, Симвы и Весляны (*P. caespitosi-caricoso-herbo-sphagnosum*), Вычегды, Сысолы и Лузы (*P. mixto-herboso-sphagnosum*) и в среднем течении р. Северной Кельтмы (*P. caricoso-herbo-hypno-sphagnosum* (Юдин, 1948; Мартыненко, 1999)). В предгорьях Северного Урала они описаны также на Верхней Печоре ниже устья

р. Большой Шижим, напротив выхода к реке гряды Высокая Парма.

Var. *Salix phylicifolia* (табл. 1, рис. 1: № 5) – ивняковый северо-западный вариант с ареалом к северу от такового западного варианта ельников горцово-вахтовых (рис. 1). Сообщества встречаются по берегам ручьев или вдоль протоков между болотами. Почвы песчаные, щебнистые или илистые, развиваются на силикатах либо гипсах. Мощность торфа 50–140 см. Нанорельеф выровненный: высота кочек не более 15 см, западин нет.

Высота 1-го яруса древостоя – как у ассоциации в целом, подроста – скорее выше, чем в целом по ассоциации (видимо, случайно). Примесь *Betula pubescens* s.l. к *Picea abies* s.l. достигает почти половины по составу 1-го яруса, *Pinus sylvestris* – незначительна. 2-й ярус древостоя представлен лишь в отдельных описаниях. Бонитет в карельских сообществах IV, на гипсах Беломорско-Кулойского плато скорее V. В подлеске появляются *Salix phylicifolia*, а также – вновь – *Juniperus communis* s.l. и *Alnus incana*; одновременно исчезает *Rosa acicularis*. На приствольных повышениях возрастает ПП *Rubus chamaemorus*, отчасти также *Vaccinium vitis-idaea*, появляется *Chamaepericlymenum suecicum*; прочие виды малообильны. В травяном ярусе ковров у *Menyanthes trifoliata* и *Filipendula ulmaria* нет выраженных спутников. В частности, существенно изреживается *Calamagrostis purpurea* s.l. и исчезает *Carex cespitosa*, замещаясь не столь обильной *C. juncella*. В западинах к *Comarum palustre* и *Equisetum fluviatile* добавляется *E. palustre*. В составе моховых ковров в примеси к *Sphagnum warnstorffii* снова встречаются *Plagiomnium ellipticum* и *Rhizomnium pseudopunctatum*, добавляется также *Rhytidiadelphus subpinnatus*.

«Ядро» детерминантной группы варианта составляют гипоарктические (*Chamaepericlymenum suecicum*) и гипоарктобореальные (в смысле М.Л. Раменской (1983): *Salix phylicifolia*, *Lycopodium annotinum* s.l. (incl. *L. pungens*), *Listera cordata*, *Ledum palustre*, *Solidago lapponica* (*S. virgaurea* s.l.)) виды, характерные для ценогенетически пребореальных ценофлор современной Северной Фенноскандии (Миняев, 1966; Филимонова, Еловичева, 1998; Елина и др., 2000; Кучеров и др., 2006). Среди этих видов есть как мезотрофы, так и олиготрофы, однако мезоэвтрофы отсутствуют. В состав группы входят также евросибирские бореальные олигомезотрофы и мезотрофы – *Carex globularis* и *C. juncella*, – и циркумбореальный мезотрофный мох *Rhytidiadelphus subpinnatus*.

Вместе с тем для варианта нехарактерен ряд евразийских (*Rosa acicularis*, *Carex cespitosa*, *Rubus arcticus*) и европейских (*Crepis paludosa*) и плюрирегиональных (*Climacium dendroides*) видов, свойственных всем прочим рассмотренным синтаксонам. Учитывая

малое число описаний, это, скорее всего, случайность (Сабуров, 1972), особенно в случае *Rubus arcticus*.

Ельники ивнякового варианта описаны только из южной полосы подзоны северной тайги в пределах Беломорской Карелии (на силикатах), Беломорско-Кулойского плато и прилегающих территорий Пинежья (на эвтрофных торфяниках поверх гипсов). В последнем случае они приводятся из Карпогорского и Келдинско-Полтинского ландшафтов как *R. menyanthosum* с древостоями V–Va бонитета. Иногда в них наблюдаются *Calla palustris* и *Cirsium heterophyllum* (Сабуров, 1972).

Заключение. В рамках ассоциации ельников таволгово-вахтовых сфагновых в Европейской России нами выделено три субассоциации, две из них с двумя вариантами, всего пять подчиненных синтаксонов (табл. 1). Распространение субассоциаций определяется преимущественно топоэдафическими условиями. Ельники горцovo-вахтовые, как правило, формируются на карбонатных почвообразующих породах либо в условиях жестководного ключевого заболачивания, тогда как типичные таволгово-вахтовые – в основном на силикатных породах, а таволгово-белокрыльниковые – на породах разного состава, но всегда в условиях мезоэвтрофного подтопления или длительно-периодического затопления.

Распространение вариантов в большей степени зависит от макроклимата (табл. 2). Распространение ивнякового варианта типичной таволгово-вахтовой субассоциации ограничено северной тайгой. Сообщества типичного варианта данной субассоциации и высокотравного (восточного) варианта горцовой субассоциации встречаются в северной и средней тайге, кочкарноосокового (западного) варианта последней – в средней и южной тайге. Ельники таволгово-белокрыльниковые встречаются от южной полосы подзоны северной тайги до подтайги.

Более южно распространенные субассоциации и варианты в основном являются и более западными, субокеаническими, со свойственными их местонахождениям значениями коэффициента Конрада $K < 40$. Субокеаническим, однако, оказывается и северотаежный ивняковый вариант типичной субассоциации. Варианты, обогащенные высокотравьем бетулярного флороэлемента, закономерно оказываются восточными, субконтинентальными ($K > 40$ (табл. 2)).

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

Список литературы

- Атлас* Архангельской области. 1976. М.: ГУГК. 72 с.
- 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.
- Браславская Т.Ю., Тихонова Е.В.* 2006. Оценка биоразнообразия южнотаежных лесов на северо-востоке Костромской области // *Лесоведение*. № 2. С. 34-50.
- Василевич В.И.* 1995. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // *Бот. журн.* Т. 80. № 6. С. 28-39.
- Гаврилов К.А., Карпов В.Г.* 1962. Главнейшие типы леса и почвы Вологодской области в районе распространения карбонатной морены // *Тр. ин-та леса и древесины*. Т. 52. С. 5-119.
- Геология СССР*. 1963. Т. 2: Архангельская, Вологодская области и Коми АССР. Ч. 1.: Геологическое описание. М.: ГНТИ лит-ры по геологии и охране недр. 1080 с.
- Гроздов Б.В.* 1950. Типы леса Брянской, Смоленской и Калужской областей. Брянск: БЛХИ. 55 с.
- Елина Г.А., Лукашев А.Д., Юрковская Т.К.* 2000. Позднеледниковье и голоцен Восточной Фенноскандии (палеорастительность и палеогеография). Петрозаводск: КарНЦ РАН. 242 с.
- Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г.* 1996. Опыт разработки и использования баз данных в лесной фитоценологии // *Лесоведение*. № 1. С. 76–83.
- 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.
- Камелин Р.В.* 2018. География растений. СПб.: Изд-во СПбГУ. 306 с.
- Камелин Р.В., Овеснов С.А., Шилова С.И.* 1999. Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири. Пермь: Изд-во ПГНИУ. 83 с.
- Клеопов Ю.Д.* 1941. Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // *Материалы по истории флоры и растительности СССР*. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Вып. 1. С. 183-256.
- Колесников Б.П.* 1985. Лесная растительность юго-восточной части бассейна Вычегды. Л.: Наука. 216 с.
- Коротков К.О.* 1991. Леса Валдая. М.: Наука. 160 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.
- 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 плурирегиональных видов для целей сопряженного анализа флор сосудистых растений, мохообразных и лишайников // Комаровские чтения (Владивосток). Вып. 64. С. 138-197.
- Кучеров И.Б.* 2019. Ценотическое и экологическое разнообразие светлохвойных лесов средней и северной тайги Европейской России. СПб.: Марафон. 568 с.
- Кучеров И.Б., Кутенков С.А.* 2021 а. 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. DOI 10.24412/2073-1035-2021-10387.
- Кучеров И.Б., Кутенков С.А.* 2021 б. Топкие мезотрофные сфагновые ельники Европейской России и Урала // Вестник Тверского государственного университета. Серия биология и экология. № 2. С. 74-106. DOI: 10.26456/vtbio200
- Кучеров И.Б., Новикова Л.А., Сенатор С.А.* 2022. Ценотические позиции полизональных луговых видов растений в луговых степях // Растительный мир Азиатской России. № 1. С. 35–59. DOI: 10.15372/RMAR20220103
- 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.
- Кучеров И.Б., Филлимонова Л.В., Кутенков С.А., Максимов А.И., Максимова Т.А.* 2006. Географическая структура лесных ценофлор заповедника «Кивач» // Тр. КарНЦ РАН. Петрозаводск. Вып. 10: Природа государственного заповедника «Кивач». С. 71-84.
- Мартыненко В.А.* 1999. Темнохвойные леса // Леса Республики Коми. М.: ИПЦ «Дизайн. Информация. Картография». С. 133-184.
- Миняев Н.А.* 1966. История развития флоры северо-запада европейской части СССР с конца плейстоцена: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л.: ЛГУ. 38 с.
- Морозова О.В., Коротков В.Н.* 1999. Классификация лесной растительности Костомукшского заповедника // Заповедное дело. Т. 5. С. 56-78.
- Нейштадт М.И.* 1957. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Изд-во АН СССР. 405 с.
- Никифорова Л.Д.* 1982. Динамика ландшафтных зон голоцена северо-востока Европейской части СССР // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М.: Наука. С. 154-162.
- 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.
- Раменская М.Л.* 1983. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука. 203 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.
- Сабуров Д.Н.* 1972. Леса Пинеги. Л.: Наука. 173 с.
- Самбук Ф.В.* 1927. Растительные ассоциации на желто-подзолистых почвах Коношской дачи Вологодской губернии // Журн. Русск. Бот. о-ва. Т. 12. № 1–2. С. 33-58.
- Самбук Ф.В.* 1930. Наблюдения над сосновыми борами и ключевыми болотами долины и бассейна р. Облы, притока р. Луги // Тр. Бот. музея АН СССР. Т. 22. С. 277-310.
- Самбук Ф.В.* 1932. Печорские леса // Тр. Бот. музея АН СССР. Т. 24. С. 63-245.
- Скляр Г.А., Шарова А.С.* 1970. Почвы лесов Европейского Севера. М.: Наука. 272 с.
- Сукачев В.Н.* 1931. Руководство к исследованию типов леса. 3-е изд. М.: Сельхозгиз. 328 с.
- Тахтаджян А.Л.* 1978. Флористические области Земли. Л.: Наука. 248 с.
- Филимонова Л.В., Еловичева Я.К.* 1988. Основные этапы развития растительности лесов и болот в голоцене на территории заповедника «Кивач» // Болотные экосистемы Европейского Севера. Петрозаводск: ИБ КарНЦ АН СССР. С. 94-109.
- 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.
- 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.
- Шиманюк А.П.* 1931. Опыт изучения северных лесов. М.; Л.: Сельхозгиз. 104 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. ... докт. биол. наук. Сыктывкар: Коми филиал АН СССР. 323 с. (Рукопись в библиотеке БИН РАН.)
- Becking R.W.* 1957. The Zürich-Montpellier school of phytosociology // Bot. Rev. V. 23. № 7. P. 411-488.
- Eurola S., Hicks S., Kaakinen E.* 1984. Key to Finnish mire types // European Mires. L.: Acad. Press. 117 p.
- Hult E., Fries M.* 1986. Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer: In 3 t. Koenigstein: 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 prediction of worldwide energy resources. 2021. <https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/> (accessed on Nov. 06, 2021).
- Påhlsson L.* (ed.) 1994. *Vegetationstyper i Norden*. Köpenhamn: Nordiska Ministerrådet. 627 s.
- Tuhkanen 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. Т. 9: Classification of plant communities. P. 287-399.

MESOEUTROPHIC MEADOWSWEET-TREFOIL PEATMOSS SPRUCE FORESTS OF EUROPEAN RUSSIA

I.B. Kucherov¹, S.A. Kutenkov², A.V. Razumovskaya³

¹Komarov Botanical Institute RAS, Saint-Petersburg

²Institute of Biology, Karelian Research Centre RAS, Petrozavodsk

³Institute of North Industrial Ecology Problems, Kola Science Centre RAS, Apatity

Mesoeutrophic peatmoss spruce forests, dominated by *Picea abies* s.l., *Menyanthes trifoliata*, *Filipendula ulmaria* s.l., and *Sphagnum warnstorffii*, have been classified in boreal-forest European Russia using the dominant-determinant approach to vegetation. The data set involves 67 relevés made by the authors in 1996–2019 or taken from the published sources. 3 subassociations, 2 of them both with the 2 variants, are recognized within the association *Piceetum warnstorffii-sphagnoso-filipenduloso-menyanthosum* (see Table 1). The subassociation diversity is controlled by edaphic factors. Forests of subass. *bistortosum majoris* where *Menyanthes trifoliata* is accompanied by *Bistorta major* are usually formed on deep peat over limestone bedrock or under hardwater spring paludification. On the other hand, forests of subass. *typicum* grow on shallow peat over silicate bedrock, and those of subass. *callosum palustris*, where *Menyanthes trifoliata* is being mainly replaced by *Calla palustris*, occur under mesoeutrophic inundation or long-periodical flooding. Variants of the first two subassociations are being controlled by climate continentality and (partly) summer warmth supply in their distribution.

Keywords: *spruce mires, mesoeutrophic paludification, limestone, continentality, classification of vegetation, boreal-forest zone, European Russia.*

Об авторах:

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

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

РАЗУМОВСКАЯ Анна Владимировна – научный сотрудник ФГБУН «Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН», 184209, Мурманская область, Апатиты, мкр. Академгородок, 14А, e-mail: anna-lynx@mail.ru.

Кучеров И.Б. Таволго-вахтовые сфагновые мезоэвтрофные ельники Европейской России / И.Б. Кучеров, С.А. Кутенков, А.В. Разумовская // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2022. № 1 (65). С. 114-140.