

СООБЩЕНИЯ

МЕЗОТРОФНЫЕ ЕЛЬНИКИ МОРОШКОВО-ХВОЩОВЫЕ СФАГНОВЫЕ СЕВЕРНОЙ И СРЕДНЕЙ ТАЙГИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ И УРАЛА

© 2020 г. И. Б. Кучеров^{1,*}, С. А. Кутенков^{2,**}

¹ Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия

² Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, 185910, Россия

*e-mail: atragene@mail.ru, IKuchеров@binran.ru

**e-mail: effort@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 26.11.2019 г.

После доработки 10.01.2020 г.

Принята к публикации 14.01.2020 г.

На основе 125 геоботанических описаний, сделанных авторами в 1995–2019 гг. или взятых из литературы, проведена доминантно-детерминантная классификация мезотрофных ельников морошково-хвощовых сфагновых с доминированием *Picea abies* s.l., *Equisetum sylvaticum*, *Rubus chamaemorus* и *Sphagnum girgensohnii* в Европейской России и на Урале. Выделены 2 ассоциации с 7 субассоциациями и 4 вариантами. Разнообразие синтаксонов обусловлено как широтной зональностью, так и изменениями континентальности климата, для субассоциаций и вариантов — также различиями во внутриландшафтной приуроченности. Ельники деренно-хвощовые сфагновые, где *Equisetum sylvaticum* и *Rubus chamaemorus* сопровождаются *Chamaepericlymenum suecicum*, свойственны преимущественно северной, морошково-хвощовые сфагновые без *C. suecicum* — также средней тайге. В Предуралье и на Урале на фоне роста континентальности климата в обеих ассоциациях выделяются субассоциации или варианты с участием *Abies sibirica* в древостое. Леса всех синтаксонов развиваются на начальных этапах мезотрофного заболачивания, тяготея к переувлажненным почвам умеренного минерального богатства.

Ключевые слова: мезотрофное заболачивание, ельники морошково-хвощовые сфагновые, сфагновые мхи, северная тайга, средняя тайга, Европейская Россия

DOI: 10.31857/S0006813620030060

Ельники хвощовые сфагновые — физиономически специфичный тип заболоченных еловых (из *Picea abies* s.l.) лесов, развивающихся на начальных этапах мезотрофного заболачивания, преимущественно при усилении проточности. Первые упоминания о нем в литературе, посвященной таежным лесам Европы, восходят к работам А. Каяндера (Cajander, 1913), Ф.В. Самбука (Sambuk, 1932) и Ю.Д. Цинзерлинга (Zinserling, 1932). Отличительной чертой данных ельников является господство *Equisetum sylvaticum* в кустарничково-травяном и *Sphagnum girgensohnii* в моховом ярусах. В таежной зоне Европейской России и Урала ельники хвощовые сфагновые произрастают в широком диапазоне зонально- и секторально-климатических и топоэдафических условий, что является предпосылкой их флористического и синтаксономического разнообразия.

По данным табличной обработки, совокупность описаний ельников хвощовых сфагновых, сделанных на упомянутой территории, распадается мини-

мум на четыре ассоциации. Две из них, с совместным доминированием *Equisetum sylvaticum* и *Rubus chamaemorus* в кустарничково-травяном ярусе, свойственны преимущественно северной и средней тайге. Их анализу и посвящена данная статья.

ИСПОЛЬЗОВАННЫЕ ДАННЫЕ И МЕТОДЫ

В работе использована выборка из 125 геоботанических описаний мезотрофных ельников морошково-хвощовых сфагновых Европейской России и Урала, из них 84 выполнены авторами в экспедициях 1996–2019 гг. При описании на площади не менее 400 м² оценивались проективные покрытия (ПП) видов по ярусам, делалась почвенная прикопка или измерялась мощность торфяной залежи. Подробное описание методики сбора полевых данных опубликовано ранее (Kuchеров, 2019; Kuchеров, Kutenkov, 2019 а). Часть описаний из Республики Коми (14) взята из рукописи докторской диссертации Ю.П. Юдина (Yudin, 1948), хра-

Таблица 1. Фитоценотическая характеристика мезотрофных ельников деренно-морошково-хвощовых и морошково-хвощовых сфагновых Европейской России и Урала**Table 1.** Phytocenotic record of mesotrophic dwarf cornel-cloudberry-horsetail and cloudberry-horsetail peatmoss spruce forests of European Russia and the Urals

Вид/Параметр Species/Parameter	Ярус/Layer	Синтаксоны/Syntaxa								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
Детерминанты субассоциаций и вариантов/Subassociation and variant determinants										
<i>Empetrum nigrum</i> s.l.	c	60 ²	60 ³	33 ⁺		13 ⁺				12 ⁺
<i>Vaccinium uliginosum</i>	c	45 ⁵	80 ¹⁴	27 ⁺						8 ⁺
<i>Comarum palustre</i>	c	20 ⁺	20 ⁺	27 ⁺	8 ⁺	20 ⁺	7 ⁺			4 ⁺
<i>Sphagnum warnstorffii</i>	d	20 ⁵	40 ²⁵	27 ⁵			7 ¹	9 ⁺		8 ¹
<i>Betula pubescens</i> s.l.	a ₂	40 ³		67 ²	31 ³	33 ¹	33 ¹	27 ¹	33 ³	12 ⁺
<i>Salix myrsinifolia</i> s.l.	a ₂ + b	20 ⁺		33 ⁺						
<i>Ledum palustre</i>	c	35 ³		40 ³		20 ⁺	13 ⁺			12 ⁺
<i>Betula pubescens</i> s.l.	b	80 ²	80 ⁺	67 ¹	69 ³	67 ¹	67 ¹	18 ¹		68 ¹
<i>Listera cordata</i>	c	25 ⁺	40 ⁺	33 ⁺	54 ⁺	47 ⁺	27 ⁺			40 ⁺
<i>Abies sibirica</i>	a ₁₊₂		20 ²							60 ⁵
<i>A. sibirica</i>	b		80 ⁷							80 ⁶
<i>Melampyrum sylvaticum</i> s.l.	c	15 ⁺	40 ⁺	13 ⁺	8 ⁺	27 ⁺	13 ⁺			16 ⁺
<i>Oxycoccus palustris</i>	c	15 ⁺	40 ⁺	33 ⁺						4 ⁺
<i>Sphagnum angustifolium</i>	d	5 ¹	80 ³	67 ²⁰	15 ³	27 ⁴	40 ⁶	9 ⁺	17 ⁺	24 ⁵
<i>Juniperus communis</i> s.l.	b	25 ⁺		73 ³	15 ¹	7 ⁺	20 ⁺	9 ⁺	17 ⁺	4 ⁺
<i>Salix phylicifolia</i>	b	15 ¹		33 ²			7 ⁺			4 ⁺
<i>Betula nana</i>	b			20 ¹						
<i>Equisetum palustre</i>	c	5 ⁺		93 ¹²	15 ⁺	20 ⁺				
<i>Aulacomnium palustre</i>	d	25 ⁺		67 ⁺	23 ⁺	13 ⁺	27 ⁺	9 ⁺		28 ⁺
<i>Sphagnum centrale</i>	d	10 ¹		53 ⁴	31 ⁺	20 ¹	33 ⁺	36 ¹		4 ⁺
<i>Carex canescens</i>	c	25 ⁺		33 ⁺	46 ⁺	33 ⁺	7 ⁺	18 ⁺		8 ⁺
<i>Sphagnum riparium</i>	d	15 ¹		27 ³	38 ²	13 ¹		9 ⁺		16 ³
<i>Pinus sylvestris</i>	a ₁₊₂	25 ²		67 ⁴	8 ⁺	13 ¹	47 ⁴	45 ³	33 ⁺	8 ⁺
<i>Picea abies</i> s.l.	a ₂	30 ⁴	20 ²	73 ¹³	46 ⁸	60 ¹¹	67 ⁹	64 ⁶	83 ⁹	24 ³
<i>Calamagrostis purpurea</i> s.l.	c	25 ⁺		53 ⁺	69 ²	47 ⁺		36 ¹	67 ¹	28 ⁺
<i>Luzula pilosa</i>	c	10 ⁺		60 ⁺	38 ⁺	60 ⁺	27 ⁺	18 ⁺	83 ⁺	24 ⁺
<i>Solidago virgaurea</i> s.l.	c	20 ⁺	20 ⁺	60 ⁺	23 ⁺	47 ⁺	7 ⁺		83 ⁺	
<i>Phegopteris connectilis</i>	c				31 ¹	20 ²		9 ⁺	17 ¹	
<i>Maianthemum bifolium</i>	c	15 ⁺		33 ⁺	62 ¹	73 ²	47 ¹	91 ⁶	100 ⁹	52 ²
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	c			33 ⁺	100 ⁹	100 ⁹		27 ⁺	83 ⁵	56 ¹
<i>Avenella flexuosa</i> s.l.	c	35 ²	40 ⁺	20 ⁺	23 ⁺	53 ¹	7 ⁺	18 ⁺	33 ⁺	28 ¹
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	c	15 ⁺		33 ⁺	31 ⁺	67 ⁺		18 ⁺	17 ⁺	12 ⁺
<i>Rubus arcticus</i>	c	10 ⁺	20 ¹	13 ⁺	15 ⁺	47 ⁺	7 ⁺	9 ⁺	17 ⁺	28 ⁺
<i>Pohlia nutans</i> s.l.	z	5 ⁺		7 ⁺	15 ⁺	40 ⁺	7 ⁺	18 ⁺	17 ⁺	24 ⁺
<i>Sanionia uncinata</i>	z			7 ⁺	8 ⁺	33 ⁺	7 ⁺	27 ⁺	17 ⁺	20 ⁺
<i>Melampyrum pratense</i> s.l.	c	20 ⁺	20 ⁺	40 ¹	23 ⁺	53 ⁺	47 ⁺		17 ⁺	16 ⁺
<i>Dicranum scoparium</i>	d	20 ¹		33 ¹	15 ⁺	33 ¹	53 ¹	18 ¹	33 ⁺	16 ⁴

Таблица 1. Продолжение

Вид/Параметр Species/Parameter	Ярус/Layer	Синтаксоны/Syntaxa								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Sphagnum russowii</i>	d	30 ⁹		13 ¹	8 ⁺	13 ¹	40 ⁶	27 ¹²		28 ²
<i>Oxalis acetosella</i>	c				15 ⁺	20 ⁺	53 ¹	55 ¹	83 ¹²	56 ¹
<i>Dicranum polysetum</i>	d	20 ⁺		13 ⁺	8 ⁺		40 ¹	27 ¹	67 ⁵	12 ⁺
<i>Cladonia coniocraea</i>	z	5 ⁺		13 ⁺	8 ⁺	13 ⁺	40 ⁺	45 ⁺	67 ⁺	28 ⁺
<i>Rubus idaeus</i>	b							9 ⁺	50 ⁺	
<i>Dryopteris carthusiana</i>	c			13 ⁺	31 ⁺			82 ⁴	67 ¹	8 ¹
<i>Plagiothecium laetum</i>	z	10 ⁺		7 ⁺	15 ⁺	33 ⁺	7 ⁺	55 ⁺	33 ⁺	12 ⁺
<i>Dicranum scoparium</i>	z	5 ⁺		7 ⁺		7 ⁺	13 ⁺	36 ⁺	50 ⁺	20 ⁺
<i>Carex brunnescens</i>	c				8 ⁺			9 ¹	50 ⁺	
<i>Plagiothecium laetum</i>	d	5 ⁺		20 ⁺	8 ⁺		7 ⁺		50 ⁺	
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	z	10 ⁺		27 ⁺	15 ⁺	27 ⁺	27 ⁺	18 ⁺	67 ⁺	24 ⁺
<i>Tetraphis pellucida</i>	z	10 ⁺		20 ⁺			7 ⁺	18 ⁺	50 ⁺	20 ⁺
<i>Dicranum majus</i>	z	5 ⁺		7 ⁺	8 ⁺	13 ⁺	33 ⁺	27 ⁺	50 ⁺	
<i>Pleurozium schreberi</i>	z	5 ⁺		7 ⁺		20 ⁺	13 ⁺	9 ⁺	50 ¹	16 ⁺
<i>Dryopteris expansa</i> s.l.	c				15 ¹			9 ⁺	100 ²⁴	44 ⁺
<i>Pinus sibirica</i>	a ₁₊₂									76 ⁴
<i>P. sibirica</i>	b									60 ¹
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	d	20 ⁺			23 ⁺	20 ⁺	33 ⁺	27 ¹		44 ¹

Детерминанты ассоциаций табл. 1/Determinants of associations in Table 1

<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	c	70 ⁴	100 ⁹	60 ²	100 ⁴				17 ⁺	
<i>Rubus chamaemorus</i>	c	95 ¹²	100 ¹⁶	87 ¹¹	92 ⁷	87 ⁶	100 ⁸	100 ³	50 ¹	100 ¹¹
<i>Lycopodium annotinum</i> s.l.	c	55 ¹	60 ⁴	73 ¹	69 ¹	53 ⁺	40 ⁺	45 ¹	17 ⁺	52 ⁺
<i>Orthilia secunda</i>	c	50 ¹		80 ⁺	62 ¹	67 ¹	73 ¹	36 ¹	50 ⁺	24 ⁺

Детерминанты всех ассоциаций мезотрофных ельников хвощовых сфагновых
Determinants of all the associations of mesotrophic horsetail-peat moss spruce forests

<i>Equisetum sylvaticum</i>	c	100 ²²	100 ¹⁶	93 ²⁰	100 ²⁹	93 ²³	100 ³⁴	100 ²²	100 ³⁵	100 ²⁰
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	d	70 ²⁴	60 ³⁴	73 ²⁷	100 ⁵¹	100 ⁵²	87 ⁴⁷	82 ⁴²	100 ⁶⁸	80 ²⁸

Константные виды/Constants

<i>Picea abies</i> s.l.	a ₁	100 ³²	100 ⁴⁰	100 ²⁹	100 ³⁵	93 ³⁶	100 ⁴⁴	100 ⁴³	100 ⁶⁴	100 ⁴⁴
<i>Betula pubescens</i> s.l.	a ₁	90 ¹¹	100 ⁶	93 ¹²	100 ¹⁰	87 ¹⁵	80 ¹³	82 ¹³	67 ⁴	100 ⁸
<i>Sorbus aucuparia</i> s.l.	a ₂ + b	40 ¹	20 ⁺	53 ⁺	62 ³	73 ²	53 ¹	82 ²	100 ⁶	80 ²
<i>Picea abies</i> s.l.	b	95 ⁶	80 ⁵	100 ⁷	92 ⁸	93 ⁹	100 ⁷	91 ¹¹	100 ⁵	100 ¹²
<i>Vaccinium myrtillus</i>	c	90 ¹²	100 ⁷	80 ⁴	100 ⁹	87 ⁹	100 ¹⁶	100 ¹²	100 ¹⁶	100 ¹⁰
<i>V. vitis-idaea</i>	c	100 ⁷	40 ⁸	93 ¹¹	85 ⁴	100 ⁹	100 ⁵	100 ⁸	100 ²	80 ³
<i>Carex globularis</i>	c	80 ⁷	100 ¹⁹	100 ⁹	85 ³	87 ⁶	100 ¹⁴	64 ³	83 ¹	100 ¹¹
<i>Linnaea borealis</i>	c	70 ¹	20 ⁺	80 ¹	92 ²	93 ¹	60 ¹	73 ²	83 ⁺	88 ²
<i>Trientalis europaea</i>	c	60 ¹	40 ⁺	60 ⁺	92 ¹	100 ¹	73 ¹	91 ¹	100 ²	72 ²
<i>Polytrichum commune</i>	d	80 ¹⁴	100 ¹⁵	87 ⁴	69 ⁷	80 ⁶	100 ⁶	64 ⁷	67 ⁵	100 ¹⁴
<i>Pleurozium schreberi</i>	d	85 ⁸	80 ²	80 ⁴	62 ³	80 ⁴	93 ⁶	91 ³	50 ²	100 ⁹
<i>Hylocomium splendens</i>	d	90 ⁴	40 ²	87 ¹³	92 ⁹	73 ⁵	87 ⁵	64 ⁵	50 ¹	76 ⁵

Таблица 1. Продолжение

Вид/Параметр Species/Parameter	Ярус/Layer	Синтаксоны/Syntaxa								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
Прочие виды/Companions										
<i>Populus tremula</i>	a ₁₊₂			7 ⁺	23 ²	20 ¹	7 ⁺		17 ⁵	
<i>Alnus incana</i> s.l.	a ₂ + b	20 ⁺		27 ⁺	23 ⁺	7 ⁺	7 ⁺		33 ⁺	
<i>Rosa acicularis</i>	b	10 ⁺	40 ¹	33 ⁺	23 ⁺	40 ⁺	13 ⁺	9 ⁺	50 ⁺	20 ⁺
<i>Pinus sylvestris</i>	b			20 ⁺	8 ⁺					4 ⁺
<i>Deschampsia cespitosa</i>	c	5 ⁺		33 ⁺	8 ⁺	13 ⁺	7 ⁺		33 ⁺	
<i>Dactylorhiza maculata</i> s.l.	c			7 ⁺	8 ⁺	13 ⁺	13 ⁺	9 ⁺	33 ⁺	
<i>Geranium sylvaticum</i> s.l.	c			13 ⁺	23 ¹	7 ⁺			17 ⁺	
<i>Rubus saxatilis</i>	c				31 ⁺	7 ⁺			33 ⁺	
<i>Carex aquatilis</i>	c			20 ⁺	8 ⁺					4 ⁺
<i>Viola epipsila</i>	c					20 ⁺		9 ⁺	17 ⁺	
<i>Carex loliacea</i>	c			13 ⁺	23 ⁺					
<i>Equisetum fluviatile</i>	c			20 ⁺			7 ⁺			
<i>Carex nigra</i>	c			13 ⁺					17 ⁺	
<i>C. rhynchophysa</i>	c					8 ⁺			17 ⁺	
<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i>	d	10 ⁺		27 ⁺	15 ⁺	20 ⁺	27 ⁺			16 ⁺
<i>Dicranum majus</i>	d	15 ⁺		27 ⁺	31 ⁺	13 ⁺		18 ⁺	33 ¹	4 ⁺
<i>Sphagnum wulfianum</i>	d	10 ⁺			8 ⁺	13 ⁺	20 ⁺	36 ⁶		12 ⁺
<i>S. fallax</i>	d	15 ⁸		13 ¹	15 ²	20 ¹		9 ⁺		12 ¹
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	d	5 ⁺		13 ⁺	23 ¹	7 ⁺	13 ⁺	18 ⁺	33 ¹	8 ⁺
<i>Sphagnum flexuosum</i>	d					13 ²	20 ⁶	9 ⁴		20 ⁶
<i>Straminergon stramineum</i>	d	10 ⁺		33 ⁺	8 ⁺				17 ⁺	4 ⁺
<i>Sphagnum capillifolium</i>	d	10 ²		13 ⁺		7 ⁺	20 ¹			4 ⁺
<i>Calliergon cordifolium</i>	d	5 ⁺		13 ⁺		13 ⁺	13 ⁺		33 ⁺	
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	d	15 ⁺		13 ⁺	8 ⁺	7 ⁺		9 ⁺		
<i>Pseudobryum cinclidioides</i>	d	5 ⁺		7 ⁺	8 ⁺	13 ⁺			33 ⁺	
<i>Sphagnum squarrosum</i>	d			20 ²	8 ⁺				17 ¹	
<i>Sciuro-hypnum curtum</i>	d						7 ⁺		33 ¹	
<i>Dicranum fuscescens</i>	z			13 ⁺	15 ⁺	40 ⁺	33 ⁺	27 ⁺		44 ⁺
<i>Cladonia deformis</i>	z	10 ⁺		13 ⁺	8 ⁺	13 ⁺	33 ⁺	18 ⁺		12 ⁺
<i>Hylocomium splendens</i>	z			13 ¹			20 ⁺	18 ⁺	33 ¹	24 ⁺

Средние сомкнутость или покрытие ярусов, %/Average density or cover of layers, %:

– 1-го яруса древостоя/1 st tree stand layer	0.5	0.5	0.5	0.5	0.6	0.6	0.6	0.6	0.8	0.6
– 2-го яруса древостоя/2 nd tree stand layer	0.2	0.1	0.3	0.1	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.1
– подроста, подлеска/regrowth, undergrowth	10	15	15	15	10	10	15	5	20	20
– кустарничково-травяного/dwarf shrub and herb layer	70	75	70	70	65	75	65	90	60	60
– мохового/moss layer	90	100	90	85	75	90	90	80	85	85

Средняя высота ярусов, м/Average height of layers, m:

– 1-го яруса древостоя/1 st tree stand layer	14	13	17	18	18	18	20	20	16	16
– 2-го яруса древостоя/2 nd tree stand layer	9	7	9	9	11	9	13	9	13	13
– подроста, подлеска/regrowth, undergrowth	2.4	1.8	3.5	2.4	2.3	2.1	1.4	1.3	3.2	3.2

Таблица 1. Окончание

Вид/Параметр Species/Parameter	Ярус/Layer	Синтаксоны/Syntaxa								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
Бонитет древостоя/Tree stand quality class		V	V	IV	IV	IV	IV	III	III	IV
Мощность торфа, см/Peat layer thickness, cm		30	95	35	35	25	30	30	20	25
Число описаний/Number of relevés		20	5	15	13	15	15	11	6	25

Примечания. Синтаксоны: 1–4 – *Piceetum* (P.) *sphagno girgensohnii-cornoso-equisetosum sylvaticae*: 1–2 – *empetrum*: 1 – var. *typica*, 2 – var. *Abies sibirica*; 3 – *equisetosum palustris*; 4 – *gymnocarpiosum dryopteris*; 5–9 – *P. sphagno girgensohnii-chamaemorosum-equisetosum sylvaticae*: 5 – *gymnocarpiosum dryopteris*; 6 – *typicum*; 7–8 – *dryopteridosum carthusianae*: 7 – var. *typica*, 8 – var. *Dryopteris expansa*; 9 – *abietosum sibiricae*.

Ярусы: a_1 и a_2 – 1-й и 2-й ярусы древостоя, b – подрост и подлесок, c – кустарничково-травяной, d – моховой, z – эпифитные и эпиксилные мхи и лишайники. Для видов приводятся постоянство (%) и (в верхнем регистре) среднее проективное покрытие (%). 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 “+”. Исключены сопутствующие виды со встречаемостью менее 20% хотя бы в одном из синтаксонов, всходы деревьев и кустарников.

Notes. Syntaxa: 1–4 – *Piceetum* (P.) *sphagno girgensohnii-cornoso-equisetosum sylvaticae*: 1–2 – *empetrum*: 1 – var. *typica*, 2 – var. *Abies sibirica*; 3 – *equisetosum palustris*; 4 – *gymnocarpiosum dryopteris*; 5–9 – *P. sphagno girgensohnii-chamaemorosum-equisetosum sylvaticae*: 5 – *gymnocarpiosum dryopteris*; 6 – *typicum*; 7–8 – *dryopteridosum carthusianae*: 7 – var. *typica*, 8 – var. *Dryopteris expansa*; 9 – *abietosum sibiricae*.

Layers: a_1 and a_2 – 1st and 2nd layers of treestand, b – regrowth and undergrowth, c – dwarf shrub and herb layer, d – moss layer, z – epiphytic and epixylic mosses and lichens. Constancy (%) and average cover (%), superior figures are given for species. Determinant groups are marked by grey backgrounds and bold margins; species within them are sorted first by layer, then by descending occurrence in the whole table relevé set. Cover and constancy values for dominants are shown in bold. Average species cover less than 0.5% is given as “+”. Species with occurrence less than 20% at least in one of the syntaxa are excluded from the table together with tree and shrub seedlings.

нящейся в библиотеке БИН РАН. Содержание диссертации было издано без исходных описаний (Yudin, 1954). Еще 27 описаний заимствовано из опубликованных источников (Korchagin, 1929, 1940, 1956; Naumova, 1929; Sambuk, 1932; Soczava, 1930; Andreyev, 1935; Nekrasova, 1935; Smirnova A., 1954; Nepomilueva, 1970; Kolesnikov, 1985; Morozova, Korotkov, 1999).

Классификация растительности выполнена доминантно-детерминантным методом с выделением синтаксонов по доминантам и последующим уточнением их объема по детерминантным группам экологически близких видов (Vasilevich, Bibikova, 2004; Kuchеров et al., 2010; Kuchеров, Kutenkov, 2019a, 2019b). К одной ассоциации отнесены описания с одинаковым набором доминантов и детерминантов на всем протяжении ее ареала. У субассоциации могут быть собственные доминанты и детерминанты, отличные от таковых для ассоциации в целом (Kuchеров, 2019), но, как правило, близкие к последним экологически, хотя и специфичные географически. Варианты могут выделяться только по детерминантам, модификации – по доминантам (Kuchеров, Kutenkov, 2019a, 2019b).

Выделенные при классификации 9 синтаксонов разного ранга представлены в виде фитоценотической таблицы (табл. 1), где содержатся также сведения об общем покрытии и высоте ярусов. Названия синтаксонов даны согласно традиции школы В.Н. Сукачева (Sukachev, 1931). Названия в форме, принятой в работах по доминантно-детерминантной классификации (Vasilevich, Bibikova, 2004; Kuchеров et al., 2010), приводятся как синонимы. При наименовании синтаксонов использо-

ван принятый в европейских работах принцип *nomina conservanda* (Kuchеров, Kutenkov, 2019a, 2019b).

Номенклатура сосудистых растений дана по С.К. Черепанову (Czerapanov, 1995), мхов – по М.С. Игнатову с соавторами (Ignatov et al., 2006), лишайников – по “Списку лишенофлоры России” (А checklist..., 2010). Европейские таежные популяции или отнесены к единому комплексу *Picea abies* s.l. (Porov, 2005). Границы зон и подзон растительности приняты по Т.И. Исаченко и Е.М. Лавренко (Isachenko, Lavrenko, 1980) с последующими уточнениями (Safronova, Yurkovskaya, 2015). В подзоне северной тайги выделяются северная и южная полосы – крайнесеверная и “типичная” северная тайга (Yudin, 1948, 1954). Точечные ареалы синтаксонов представлены на рисунках (рис. 1, 2). Как и ранее (Kuchеров, Kutenkov, 2019a, 2019b), для оценки климатических условий распространения выделенных единиц использованы суммы превышений среднесуточных температур над базовой температурой в 10°C (“суммы градусо-дней выше 10°C”) по данным глобальной сети спутниковой метеосъемки (NASA..., 2006). На основе данных этой же базы рассчитаны индексы континентальности Конрада (Tukhanen, 1980) (табл. 2).

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЕЛЬНИКОВ МОРОШКОВО-ХВОЩОВЫХ СФАГНОВЫХ

Ельники морошково-хвощовые сфагновые чаще всего растут по долинам лесных ручьев, в Карелии также в скрытопроточных межсельговых по-

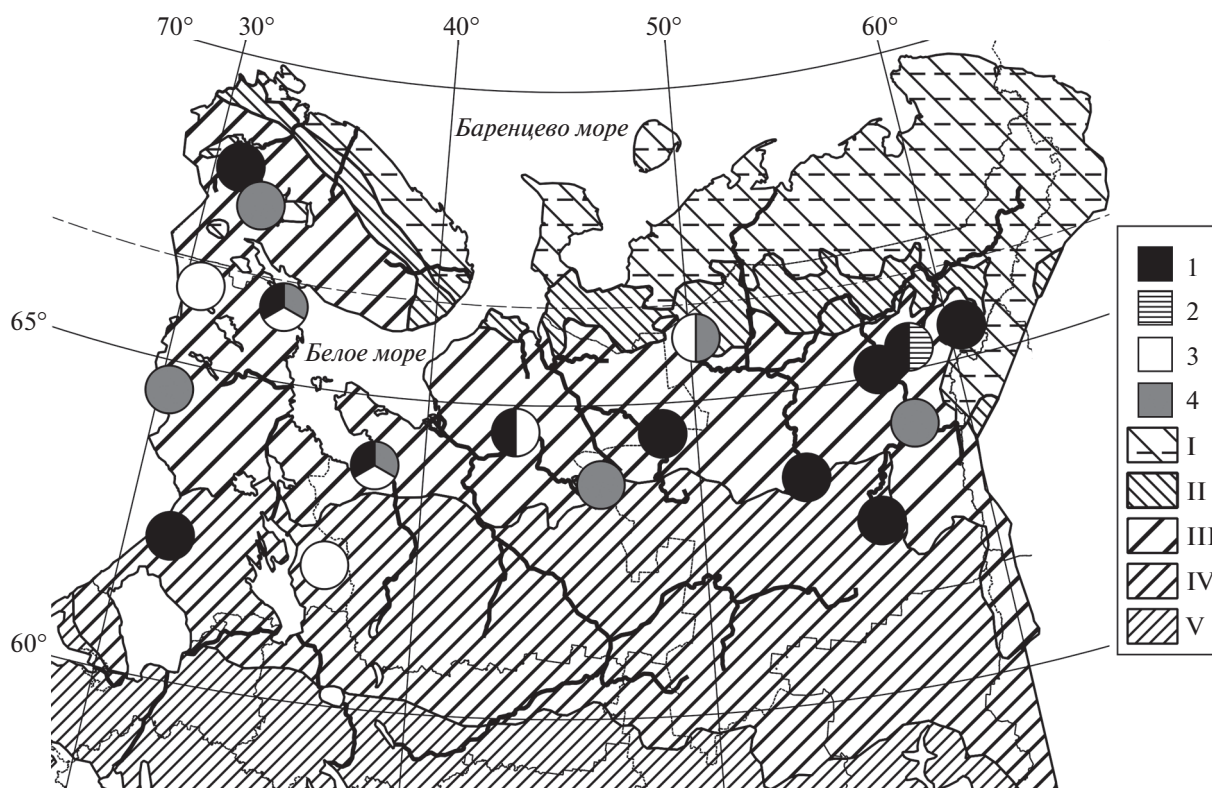


Рис. 1. Распространение мезотрофных ельников (1) и пихто-ельников (2) воронично-деренно-хвощовых, ельников болотнохвощовых (3) и папоротничково-деренно-хвощовых сфагновых (4) в Европейской России и на Урале.

Зоны и подзоны: I – тундра, II – лесотундра и подгольцовые редколесья, III – северная, IV – средняя, V – южная тайга. Картооснова (Isachenko, Lavrenko, 1980; Safronova, Yurkovskaya, 2015) объединяет зональные выделы и их высотно-поясные аналоги. Полоса крайнесеверной тайги в северной части подзоны III и (на Северо-Востоке Европейской России) в южной части зоны II не отражена на карте в силу недостатка данных о ее границах (Kucherov, Kutenkov, 2019b).

Fig. 1. Distribution of *Piceetum* (P.) *sphagno girgensohnii-cornoso-equisetosum* subass. *empetrosum* var. *typica* (1) and var. *Abies sibirica* (2), subass. *equisetosum palustris* (3), and subass. *gymnocarpiosum dryopteris* (4) in European Russia and the Urals. Zones and subzones: I – tundra, II – forest-tundra and subalpine open woodlands, III – northern-boreal, IV – middle-boreal, V – southern-boreal. The base map (Isachenko, Lavrenko, 1980; Safronova, Yurkovskaya, 2015) is generalized by the aggregation of zonal / subzonal units together with their altitudinal analogues. The northernmost-boreal belt approximately corresponds to the northern part of subzone III and (in the NE European Russia) the southern part of zone II; its ranges are known insufficiently (Kucherov, Kutenkov, 2019b).

нижениях. Реже их можно встретить по окраинам мезотрофных болот при слабопроточном увлажнении; в этом случае наблюдаются начальные стадии заболачивания при наступлении болота на близлежащий суходол (Kutenkov, Kuznetsov, 2013). В северной тайге участки данных лесов встречаются и на заболоченных водоразделах, как правило, вблизи от склонов речных долин, а также на заболоченных участках пойменных и надпойменных террас.

Площадь, занятая ельниками морошково-хвощовыми, не слишком велика. Вместе с ельниками травяно-сфагнового типа они занимают лишь 1% от всей покрытой лесом площади в средней и северной тайге Карелии, тогда как все еловые леса – соответственно 47 и 24% в зависимости от подзоны (Gromtsev, 2008).

Нанорельеф обычно двухкомпонентный из невысоких кочек и приствольных повышений и вол-

нистых сфагновых ковров, без западин (Kutenkov, Kuznetsov, 2013). На ветровальных участках высота возвышенных элементов нанорельефа возрастает до 1–2 м за счет вывалов, под которыми образуются западины. Почвы от торфянисто- и торфяно-подзолисто-глеевых до торфяно-глеевых (Andreyev, 1935; Dmitrieva, 1973), в Карелии также суглинистые элювиально-поверхностно-глеевые (Morozova, 1991). Мощность торфяной залежи от 20–50 см по берегам ручьев до 60–80 (Dmitrieva, 1973) и даже 200 см (Kutenkov, Kuznetsov, 2013) по окраинам мезотрофных болот.

Кислотность (pH_{H_2O}) торфа в ельниках папоротничково-хвощовых сфагновых в горах Норвегии равна лишь 3.8 (Kielland-Lund, 1981). Однако в Карелии значения pH_{KCl} в ельниках морошково-хвощовых сфагновых составляют 3.3–4.8 (Medvedeva et al., 1980), что сопоставимо с мезотрофными ельниками черничными сфагновыми

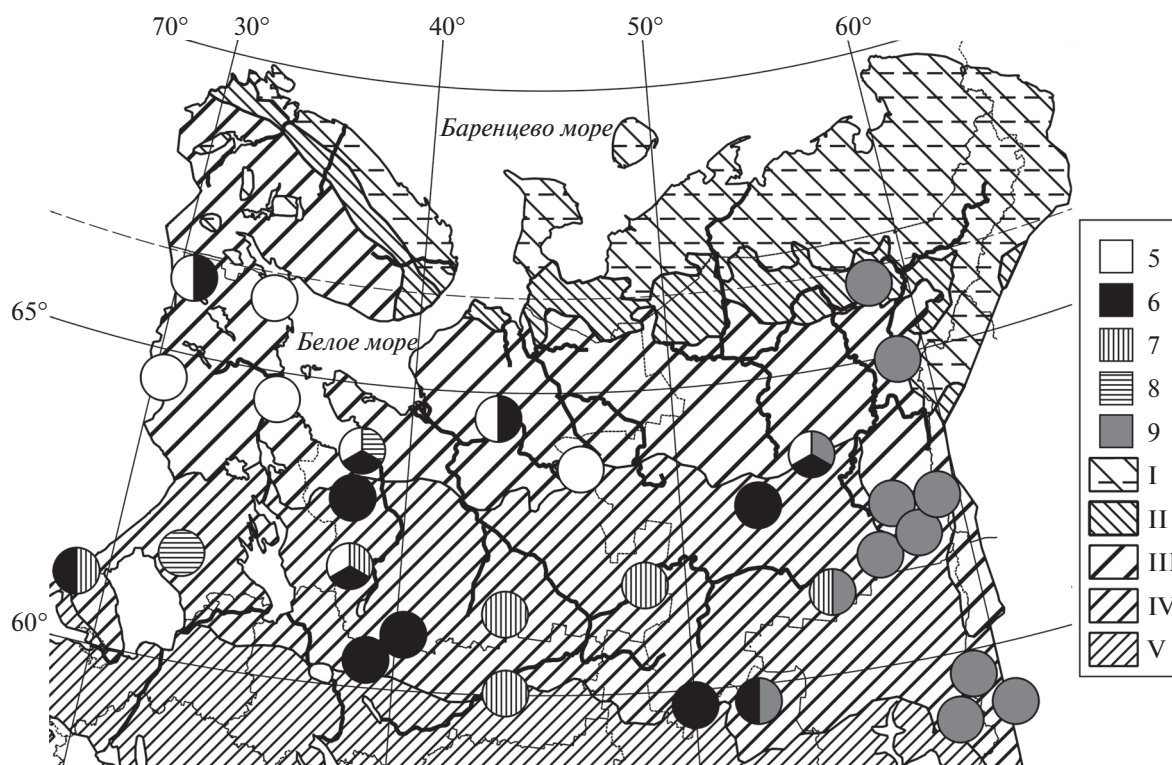


Рис. 2. Распространение мезотрофных ельников папоротничково-моршкovo-хвощовых (5), типичных моршкovo-хвощовых (6) и крупнопapopтничково-моршкovo-хвощовых сфагновых типичного (7) и щитовникового (8) вариантов, а также пихто-ельников моршкovo-хвощовых сфагновых (9) в Европейской России и на Урале. Прочие обозначения как на рис. 1.

Fig. 2. Distribution of *Piceetum* (P.) *sphagno girgensohnii-chamaemorus-equisetosum* subass. *gymnocarpiosum dryopteris* (5), *typicum* (6), *dryopteridosum carthusianae* var. *typica* (7) and var. *Dryopteris expansa* (8), and *abietosum sibiricae* (9) in European Russia and the Urals. For other notes and symbols see Fig. 1.

на силикатах (Kuchеров, Kutenkov, 2019b). В силу утяжеления гранулометрического состава плодородие почв выше, чем в упомянутых ельниках. Это позволяет мезотрофным видам расти как на ровных участках и в западинах, так и на микроповышениях.

Сомкнутость 1-го яруса древостоя обычно не превышает 0.5–0.6, а бонитет — IV. Постоянна примесь *Betula pubescens* к *Picea abies* s.l. от 1 до 3 единиц по составу. В западном и центральном секторах Европейской России в древостое наблюдается также примесь *Pinus sylvestris*. На востоке Русской равнины и на Урале рост континентальности климата приводит к формированию лесов с примесью *Abies sibirica* к *Picea abies* s.l. (в основном *P. obovata*) в древостое и “спутниками” пихты в кустарничково-травяном ярусе на плодородных почвах, свободных от мерзлоты. В результате на дифференциацию субассоциаций и вариантов ельников хвощовых сфагновых в отличие от черничных сфагновых (Kuchеров, Kutenkov, 2019b) влияют не только широтная зональность, но и изменения континентальности климата. Как правило, выражен разреженный 2-й ярус древостоя, сложенный теми же (реже иными) видами, что

и 1-й. Подрост еловый, иногда с примесью *Betula pubescens* и/или *Abies sibirica* в зависимости от синтаксона, групповой, с ПП до 10% (Kutenkov, Kuznetsov, 2013). В нижнем подъярусе подлеска обычны *Juniperus communis* и *Rosa acicularis*.

Сообщества отличает характерный аспект ажурной зелени обильного *Equisetum sylvaticum*, растущего на сфагновых коврах. Одновременно с хвощом в кустарничково-травяном ярусе могут доминировать *Dryopteris expansa* s.l. и/или *Gymnocarpium dryopteris*, обычно выступающие детерминантами субассоциаций или вариантов. К числу доминантов и субдоминантов яруса относятся также *Rubus chamaemorus* и *Chamaepericlymenum suecicum*; по сочетанию этих видов выделяются отдельные ассоциации. На микроповышениях обильны *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*, постоянны виды таежного мелкотравья: *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*, *Orthilia secunda*, *Lycopodium annotinum*, в средней тайге также *Oxalis acetosella*. Доминант мохового яруса *Sphagnum girgensohnii* иногда замещается *S. russowii*, чаще растущим в примеси на кочках, как и в ельниках черничных сфагновых (Kuchеров, Kutenkov, 2019b). На микроповышениях преобладают таежные зеленые

Таблица 2. Амплитуды среднесуточных (1983–2004) значений метеопараметров в пределах ареалов синтаксонов мезотрофных ельников хвощовых сфагновых**Table 2.** Amplitudes of averaged (1983–2004) climatic parameter values within the ranges of mesotrophic horsetail-peat-moss spruce forest syntaxa

Синтаксоны/Syntaxa	Метеопараметры/Climatic parameters	
	<i>GDD</i> > 10, °C	<i>K</i>
1. <i>Piceetum</i> (P.) <i>sphagno girgensohnii-cornoso-equisetosum</i> subass. <i>empetrosum</i> var. <i>typica</i>	208–489	25.9–44.7
2. Var. <i>Abies sibirica</i>	310–316	44.0–44.7
3. Subass. <i>equisetosum palustris</i>	215–471	25.9–39.7
4. Subass. <i>gymnocarpiosum dryopteris</i>	215–477	25.9–45.4
5. P. <i>sphagno girgensohnii-chamaemorosum-equisetosum</i> subass. <i>gymnocarpiosum dryopteris</i>	281–544	31.2–44.1
6. Subass. <i>typicum</i>	285–659	32.6–44.1
7. Subass. <i>dryopteridosum carthusianae</i> var. <i>typica</i>	505–639	32.6–43.5
8. Var. <i>Dryopteris expansa</i>	471–519	34.4–37.3
9. Subass. <i>abietosum sibiricae</i>	283–635	41.8–45.7

Примечания. *GDD* > 10 – сумма градусо-дней выше 10°C (NASA, 2006), *K* – коэффициент континентальности Конрада (Tukhanen, 1980). Амплитуды рассчитаны с учетом как имеющейся совокупности описаний, так и данных литературы.

Notes. *GDD* > 10 – sum of growing degree-days above 10°C (NASA, 2006); *K* – Conrad continentality index (Tukhanen, 1980). Amplitude calculations are based upon both the examined relevé set and the published sources.

мхи: *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*. *Polytrichum commune* может расти как на кочках, так и в примеси в сфагновом ковре, а также формировать плотные подушки (Kutenkov, Kuznetsov, 2013).

Константами всех синтаксонов ельников морошково-хвощовых сфагновых выступают *Picea abies* s.l. и *Betula pubescens* s.l. в древостое, *Picea abies* также в составе подроста, *Sorbus aucuparia* s.l., *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*, *Carex globularis*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*. Доминирующие в приземных ярусах бореальные (*Equisetum sylvaticum*) и арктобореальные (*Sphagnum girgensohnii*) гигромезофиты одновременно входят в число детерминантов обеих выделенных ассоциаций (табл. 1).

От мезотрофных хвощовых сфагновых следует отличать мезоэвтрофные ельники таволгово-хвощовые, сходные физиономически, но намного более богатые флористически, с иным набором индикаторных видов в приземных ярусах. Это, прежде всего, *Filipendula ulmaria* s.l. и *Sphagnum warnstorffii*, также *Geum rivale*, *Viola epipsila*, *Crepis paludosa*, *Athyrium filix-femina*, *Ranunculus repens*, *Calliargon cordifolium*, *Rhytidadelphus triquetrus*. Последние шесть видов в мезотрофных ельниках хвощовых (преимущественно в южнотажных крупнопоротниково-хвощовых, не обсуждаемых в данной статье) могут быть лишь детерминантами отдельных вариантов, тогда как в тавол-

гово-хвощовых они выступают детерминантами ассоциации в целом.

ХАРАКТЕРИСТИКА ВЫДЕЛЕННЫХ СИНТАКСОНОВ

Piceetum* (P.) *sphagno girgensohnii-cornoso-equisetosum (*Sphagno girgensohnii-Corno suecici-Equiseto*-P.) – **ельник (е.) деренно-хвощовый сфагновый** (табл. 1, рис. 1: № 1–4). Северотаежные сообщества с единичными находками в средней тайге. Могут расти как на песках и щебнистых отложениях, так и на тяжелых почвах. Древостой несколько разрежен (сомкнутость 1-го яруса не выше 0.5). Подрост и подлесок без отчетливой стратификации по высоте. Диагностический вид ассоциации – *Chamaepericlymenum suecicum*, гипоарктический пустошно-лесной мезотрофный гигромезофит. В то же время *Rubus chamaemorus* (гипоарктический тундрово-болотный гигромезофит) наряду с лесными мезофитами (*Orthilia secunda*, *Lycopodium annotinum* s.l.) выступает детерминантом как этой ассоциации, так и ельников морошково-хвощовых сфагновых без *Chamaepericlymenum suecicum* (табл. 1).

От мезотрофных ельников деренно-ерниковых хвощово-морошкового варианта (*P. sphagno girgensohnii-cornoso-nanobetulosum* var. *Rubus chamaemorus* (Kucherov, Kutenkov, 2019b)) деренно-хвощовые отличаются отсутствием *Betula nana*, образующей ярус низкого подлеска, а также других детерминантов первого синтаксона (*Rubus arcticus*, *Eriophorum vaginatum*, *Polytrichum strictum*,

Cladonia rangiferina s.l.), более высокий (IV–V против Va) бонитет 1-го яруса древостоя, наличие его 2-го яруса.

В составе ассоциации выделяются три субассоциации.

Subass. *empetrosum* — е. воронично-деренно-хвощовый сфагновый (табл. 1, рис. 1: № 1–2). В отличие от других субассоциаций, в древостое нет примеси *Pinus sylvestris*; во 2-м ярусе отсутствует *Picea abies* s.l. В половине описаний 2-й ярус не выражен. В кустарничково-травяном ярусе господствуют *Equisetum sylvaticum*, *Rubus chamaemorus*, *Vaccinium myrtillus* и *Carex globularis*. Спорадически обильны *Vaccinium uliginosum* и *Empetrum nigrum* s.l. — гипоарктические и гипоаркто-бореальные олиготрофные кустарнички микроповышений, детерминанты субассоциации. В то же время *Comarum palustre* (мезотрофный гигрофит) и *Sphagnum warnstorffii* (мезоэвтрофный мезогигрофит, растущий в примеси в сфагновом ковре) объединяют синтаксон с subass. *equisetosum palustris* (см. ниже). Выделены два варианта.

Ельники **var. *typica*** (табл. 1, рис. 1: № 1) встречаются по берегам ручьев, окраинам болот, реже по коренным берегам рек и заболоченным участкам водоразделов, по берегам Белого моря в приморской полосе, почти всегда на силикатных породах, на Тиманском кряже иногда на известняках. Мощность торфа 10–60 см. Нанорельеф кочковатый с равным соотношением невысоких (15–30 см) кочек и ковров либо преобладанием последних. Значительная примесь *Betula pubescens* к *Picea abies* s.l. (*P. × fennica*, к востоку от р. Северной Двины также *P. obovata*) в 1-м ярусе древостоя. Березой сложен и 2-й ярус. Подрост березово-еловый, в подлеске *Sorbus aucuparia* s.l. *Chamaepericlymenum suecicum* иногда входит в число доминантов, но чаще выступает сопутствующим видом, как и все виды лесного мелкотравья. В моховом ярусе доминирующий *Sphagnum girgensohnii* изредка замещается на *S. russowii*, что приводит к росту среднего ПП последнего вида. В число доминантов, обильных наравне со *S. girgensohnii*, могут входить и *Pleurozium schreberi* или *Polytrichum commune*; *Hylocomium splendens* — всегда сопутствующий вид.

Betula pubescens s.l. во 2-м ярусе древостоя, *Salix myrsinifolia* s.l. (в основном *S. borealis*) и *Ledum palustre* отличают вариант от предуральского var. *Abies sibirica*, одновременно сближая его с преимущественно карельской subass. *equisetosum palustris*.

В крайнесеверной тайге описания варианта сделаны в Лапландском заповеднике, в нижнем течении р. Усы (*P. cornosum*, *P. myrtilloso-polytrichosum* (Sambuk, 1932)), по рекам Кожве (*P. chamaemorosoequisetosum*), Кожиму, руч. Седель (*P. uliginivaccinoso-sphagnosum* (Yudin, 1948, 1954)). В южной полосе северной тайги вариант отмечен в Керет-

ском Беломорье, в низовьях р. Онеги и в Пинежском заповеднике, в последнем случае — на силикатной морене, заполняющей палеокарстовое понижение. Восточнее он найден на водоразделе Мезенской Пижмы и Четласа (*P. equisetoso-sphagnosum* (Korchagin, 1956)), на Среднем Тимане по р. Ижме (*P. sphagnoso-equisetosum* (Andreyev, 1935)) и на Средней Печоре (*P. sphagno-equisetosum* (Sambuk, 1932)). Единственная изолированная находка в средней тайге сделана в Карелии (Толвоярви).

Var. *Abies sibirica* — пихто-ельник воронично-деренно-хвощовый сфагновый (табл. 1, рис. 1: № 2). Сообщества окраин болот и понижений на водоразделах. Торфяная залежь мощнее: от 35–50 до 300 см; кочки высотой 30–35 см. *Picea abies* s.l. представлена *P. obovata*. В 1-м ярусе древостоя незначительная примесь не только *Betula pubescens*, но и *Abies sibirica*, при этом именно пихтой образован 2-й ярус. Подрост пихтово-еловый; подлесок почти не развит. *Chamaepericlymenum suecicum* всегда входит в число доминантов своего яруса. Покров *Vaccinium myrtillus* нередко снижается, что компенсируется ростом ПП замещающей ее *V. vitis-idaea*. Иногда доминантом 2-го порядка становится и *Lycopodium annotinum*. Случаев замещения *Sphagnum girgensohnii* на *S. russowii* не отмечено, но бывает обильн *S. centrale*. *Pleurozium schreberi* переходит на роль сопутствующего вида; *Hylocomium splendens* встречается лишь изредка. В то же время *Polytrichum commune* всегда выступает одним из доминантов.

Детерминанты варианта, отличающие его от прочих синтаксонов ельников деренно-хвощовых и сближающие с пихто-ельниками морошково-хвощовыми, — *Abies sibirica* в древостое и в подлеске и гипоаркто-бореальный *Melampyrum carpathicum* (*M. sylvaticum* s.l.). В то же время с subass. *equisetosum palustris* вариант объединяют *Sphagnum angustifolium* (в примеси в моховом ковре) и сопровождающий его болотный оксифит *Oxycoccus palustris*. О негативной дифференциации варианта сказано выше. Ареал ограничен крайнесеверной (Седель, Джимтуй; *P. uliginivaccinoso-sphagnosum*, *P. globulari-caricoso-chamaemorosum* (Yudin, 1948, 1954)) и “типичной” северной (вдоль р. Большая Сыня (Naumova, 1929)) тайгой Приполярного Предуралья.

Subass. *equisetosum palustris* — е. болотнохвощовый сфагновый (табл. 1, рис. 1: № 3). Леса этой субассоциации также произрастают по окраинам болот, особенно аапа-типа, и вдоль ручьев, текущих через болота, реже в заболоченных понижениях речных террас и водоразделов, всегда на силикатах; namного сильнее обводнены. Мощность торфа 15–60 см. Соотношение кочек (высотой 20–50 см) и ковров изменчиво, часто нанорельеф сглажен. В 1-м ярусе древостоя к *Picea abies* s.l. значимо примешивается *Betula pubescens*, в мень-

шей степени *Pinus sylvestris*. Густота 2-го яруса возрастает; он еловый, как и умеренно высокий подрост. В подлеске обычны характерные для окраин аапа-болот *Juniperus communis* s.l. и *Salix phylicifolia*, изредка встречается *Betula nana*. Постоянна, но не обильна *Sorbus aucuparia* s.l.

В кустарничково-травяном ярусе на коврах господствуют *Equisetum sylvaticum* и *E. palustre* (мезоэвтрофный мезоигрофит). На кочках доминируют *Rubus chamaemorus*, *Carex globularis* и *Vaccinium vitis-idaea*; ПП брусники может достигать 25–50%. *V. myrtillus* становится доминантом 2-го порядка. Изредка к числу доминантов добавляется *Ledum palustre*, но *Vaccinium uliginosum* и *Empetrum nigrum* s.l. более не характерны. *Chamaepericlymenum suecicum* и виды лесного мелко-травья малообильны.

В моховом ярусе к *Sphagnum girgensohnii* парадоксальным образом примешиваются одновременно мезоэвтрофные (*S. warnstorffii*), топяные мезотрофные (*S. riparium*) и олиготрофные (*S. angustifolium*) виды сфагнов, в чем также ощущается влияние соседства аапа-болот. Очень редко к *S. angustifolium* переходит доминирование. На микроповышениях *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune* и (редко) *Sphagnum centrale* играют роль доминантов 2-го порядка; обильнее их лишь *Hylocomium splendens*.

Субассоциации свойственна многосторонняя дифференциация. С предыдущим вариантом ее объединяют группы Comarum palustre—*Sphagnum warnstorffii* и Oxyccoccus palustris—*Sphagnum angustifolium*, с subass. empetrosum var. typica — группа *Betula pubescens*—*Ledum palustre*. С subass. gymnocarpiosum синтаксон сближают *Carex canescens* и *Sphagnum riparium*, а также растущий на коврах *Calamagrostis purpurea* s.l. и лесные мезофиты при-ствольных повышений *Luzula pilosa* и *Solidago virgaurea* s.l. Последние три вида — также детерминанты ельников папоротничково-морошково-хвощовых. От subass. empetrosum синтаксон отличается примесь *Pinus sylvestris* в древостое и подъем *Picea abies* во 2-й его ярус, что типично также для subass. gymnocarpiosum и для большинства синтаксонов ельников морошково-хвощовых. К собственным детерминантам субассоциации, помимо *Equisetum palustre*, относятся кустарники подлеска (*Juniperus communis* s.l., *Salix phylicifolia*, *Betula nana*) и олигомезотрофные мхи микроповышений (*Aulacomnium palustre*, *Sphagnum centrale*).

Ельники болотнохвощовые наиболее обычны в “типичной” северной тайге Керетского Беломорья, восточнее отмечены в болотистых левобережных низовьях Онеги и на заболоченной четвертичной террасе Средней Пинеги. В крайнесеверной тайге синтаксон найден в национальном парке (НП) “Паанаярви” (отнесение его территории к крайнесеверной тайге обосновано ранее с позиций набора отмеченных там синтаксонов

(Kucherov, 2019)) и в Республике Коми на междуречье Космы и Тобыща (P. equisetoso-sphagnosum (Yudin, 1948, 1954)). Самое южное местонахождение выявлено в средней тайге карельской части НП “Водлозерский” (Шуелахта).

Subass. gymnocarpiosum dryopteris — е. папоротничково-деренно-хвощовый сфагновый (табл. 1, рис. 1: № 4). Сообщества долин ручьев и проточных межсельговых понижений, лишь на востоке ареала отмечены по окраинам болот и на заболоченных водоразделах, всегда на силикатных породах. Торф мощностью от 20–30 до более 100 см. Нанорельеф ровный или кочковатый с преобладанием ковров. Второй ярус древостоя березово-еловый, в остальном его состав и высота, а также ПП подроста *Picea abies* s.l. как у предыдущей субассоциации. Несколько возрастает ПП подроста *Betula pubescens*. В подлеске *Sorbus aucuparia* s.l., редко также *Alnus incana*, *Rosa acicularis*. В кустарничково-травяном ярусе на коврах доминирует лишь *Equisetum sylvaticum*, на микроповышениях — *Vaccinium myrtillus* и мезотрофный лесной мезофит *Gymnocarpium dryopteris*. *Chamaepericlymenum suecicum* и *Vaccinium vitis-idaea* служат доминантами 2-го порядка. Становится постоянным *Maianthemum bifolium*. Изредка встречается *Phegopteris connectilis*, объединяющий этот и следующий синтаксоны. ПП *Rubus chamaemorus* и *Carex globularis* снижается. В моховом ярусе безраздельно господствует *Sphagnum girgensohnii*; *Polytrichum commune* и *Hylocomium splendens* — доминанты 2-го порядка. Редко при стволах появляется *Rhytidiadelphus triquetrus*.

С папоротничково-морошково-хвощовыми ельниками помимо *Phegopteris connectilis* синтаксон объединяют и другие лесные мезофиты (*Gymnocarpium dryopteris*, *Maianthemum bifolium*). В то же время мезотрофные гигромезофиты и мезофиты из группы *Calamagrostis purpurea*—*Luzula pilosa* и гигрофиты из группы *Carex canescens*—*Sphagnum riparium* сближают субассоциацию также с ельниками болотнохвощовыми.

В крайнесеверной тайге леса данной субассоциации отмечены по склонам долин ручьев в Лапландском заповеднике (P. chamaemorosum (Nekrasova, 1935)) и на водоразделе близ устья р. Космы (P. linnaeani-dryopteridoso-sphagnosum (Yudin, 1948, 1954)). В южной полосе северной тайги они описаны в материковой Керетской Карелии и на островах Керетского архипелага, в низовьях Онеги, на Пинежско-Мезенском водоразделе по р. Нюхча и в Предуралье при слиянии рек Шугор и Вача-эль (P. equisetoso-sphagnosum (Yudin, 1948, 1954)). В среднюю тайгу синтаксон не заходит.

P. sphagno girgensohnii-chamaemorosum-equisetum (Sphagno girgensohnii-Rubus chamaemori-Equiseto-P.) — е. морошково-хвощовый сфагновый (табл. 1, рис. 2: № 5–9). Северо- и среднетаежная

ассоциация, леса которой изредка встречаются также в крайнесеверной или в южной тайге. Торфяная залежь неглубокая, 20–40, лишь иногда до 60–100 см. Как и в предыдущей ассоциации, леса могут развиваться равно на легких и тяжелых почвах; стратификация подроста и подлеска по высоте не выражена. К константам ассоциации (см. выше) примыкает *Maianthemum bifolium*; о детерминантах также сказано выше. В древостое большинства субассоциаций есть примесь *Pinus sylvestris* в 1-м ярусе и 2-й ярус *Picea abies* s.l. Выделяются четыре субассоциации.

Subass. *gymnocarpiosum dryopteris* — е. папоротничково-морошково-хвощовый сфагновый (табл. 1, рис. 2: № 5). Более “южный” аналог ельников папоротничково-деренно-хвощовых. Леса развиваются вдоль ручьев и по ложбинам стока, по берегам рек, но не столь редки и по окраинам болот. По Карельскому берегу Белого моря представлены также в приморской полосе. Растут в основном на силикатных породах, очень редко на гипсах. В последнем случае обычно небольшая (до 20 см) мощность торфа достигает 60 см. Соотношение кочек и ковров в нанорельефе изменчиво, высота кочек 15–70 см; часто нанорельеф не выражен. В 1-м ярусе древостоя примесь *Betula pubescens* к *Picea abies* s.l. существенна, *Pinus sylvestris* — незначительна. Второй ярус еловый, как и ярус подроста и подлеска; в составе последнего лишь малообильные *Sorbus aucuparia* s.l. и *Rosa acicularis*. В несколько разреженном кустарничково-травяном ярусе лишь *Equisetum sylvaticum* играет роль доминанта 1-го порядка, тогда как *Gymnocarpium dryopteris*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Rubus chamaemorus* и *Carex globularis* — 2-го. К постоянным видам лесного мелкотравья (*Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*, *Luzula pilosa* и др.) добавляется *Melampyrum pratense*. Моховой ярус тоже слегка разрежен, его доминанты те же, что и в предыдущем синтаксоне; *Pleurozium schreberi* не столь обилен.

Собственные детерминанты субассоциации — олигомезотрофы (бореальный психромезофит *Avenella flexuosa*) и мезотрофы: послепожарно-боровой (а на Урале горно-луговой) бореальный мезофит *Chamaenerion angustifolium*, гипоарктический гигромезофит *Rubus arcticus*, растущие при стволах и на валеже мхи *Pohlia nutans* и *Sanionia uncinata*. *Gymnocarpium dryopteris*, встречающийся реже *Phegopteris connectilis* и группа *Calamagrostis purpurea*—*Luzula pilosa* сближают субассоциацию с экологически близкими ельниками папоротничково-деренно-хвощовыми, а *Melampyrum pratense* s.l. и *Dicranum scoparium* — с типичной субассоциацией морошково-хвощовой ассоциации.

Ельники папоротничково-морошково-хвощовые обычны по всей южной (“типичной”) полосе северной тайги Европейской России. Из Костомукшского заповедника они приводятся как

Rubus chamaemori-*Piceetum typicum* K.-Lund 1962 (Morozova, Korotkov, 1999), хотя, возможно, было бы корректнее описать их как вариант субассоциации *dryopteridosum phegopteris* K.-Lund 1962 этой же ассоциации. В приземных ярусах этих лесов в горах Юго-Восточной Норвегии постоянны *Phegopteris connectilis* и *Gymnocarpium dryopteris* вместе с *Rubus chamaemorus* и *Equisetum sylvaticum* по ковру из *Sphagnum girgensohnii* и *S. angustifolium* (Kielland-Lund, 1981).

Восточнее Костомукши леса неоднократно отмечены от Керетской и Кемской (*P. equisetosum* с *Gymnocarpium dryopteris* и *Ledum palustre* на торфе мощностью до 80 см (Rutkovskii, 1933)) Карелии и низовий Онеги до среднего течения Пинеги, Пинежско-Мезенского (Нюхча) и Печоро-Ижемского (Нижний Одес) водоразделов. При этом ни один из типов мезотрофных ельников хвощовых сфагновых не упомянут в монографии Д.Н. Сабурова (Saburov, 1972), т. е. в карстовых ландшафтах Пинежья они крайне редки. В горной крайнесеверной тайге Карелии ельники данной субассоциации обнаружены лишь один раз в НП “Паанаярви”, а в средней тайге Архангельской обл. — также лишь однажды в южной части НП “Кенозерский”. Считается, однако, что в долинах рек и на заболоченных водоразделах они изредка встречаются по всей северной и средней тайге Коми, включая Урал (*P. filicoso-sphagnosum* (Yudin, 1948, 1954; Rysin, Savelieva, 2002)), где, видимо, представлен иной вариант.

Ельники subass. *typicum* (табл. 1, рис. 2: № 6) с равной частотой встречаются в поймах лесных ручьев и по краю болот, иногда также в заболоченных понижениях в скальных ландшафтах, обычно на силикатных породах, намного реже на известняках и гипсах. Мощность торфа 15–50 см. Нанорельеф кочковатый с преобладанием ковров; высота кочек до 30 см. Примесь *Betula pubescens* к *Picea abies* s.l. не столь велика, как в древостоях предыдущего синтаксона. Второй ярус еловый, низкий. По сравнению с предыдущим синтаксоном снижается высота подроста и подлеска, одновременно возрастает ПП как *Equisetum sylvaticum*, так и *Vaccinium myrtillus* и *Carex globularis*. *Rubus chamaemorus* остается доминантом 2-го порядка, но *Vaccinium vitis-idaea* становится сопутствующим видом. *Gymnocarpium dryopteris* отсутствует; *Luzula pilosa* и *Solidago virgaurea* нетипичны. Взамен при стволах, а иногда и на коврах становится постоянной *Oxalis acetosella*, вместе с *Dicranum polysetum* и эпифитом *Cladonia coniocraea* отличая субассоциацию от предыдущей и сближая с ельниками крупнопоротничковой субассоциации. В то же время группа *Melampyrum pratense*—*Dicranum scoparium* сближает субассоциацию с папоротничково-морошково-хвощовой. В собственную детерминантную группу входит один лишь *Sphagnum russowii*, кото-

рый может примешиваться к господствующему *S. girgensohnii*, но замещает его очень редко. В то же время в северо-восточной части ареала субассоциации (Пинега, Одес) замещающим видом может выступать *S. flexuosum*, реже к *S. girgensohnii* примешивается *S. angustifolium*. Моховой ярус вновь смыкается. На кочках *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и *Polytrichum commune* представлены в равном обилии.

В южной полосе северной тайги типичные ельники морошково-хвощовые характерны для Двино-Печорского региона, где описаны в низовьях Онеги и в окрестностях оз. Кожозеро, на Средней Пинеге и Печоро-Ижемском водоразделе. При этом в крайнесеверной тайге единственное их описание сделано в Карелии в НП “Паанаярви”. В средней тайге сообщества найдены на северо-западе Карельского перешейка (P. equisetoso-caricoso-sphagnosum с *Carex echinata* в межсельговых понижениях (Dmitrieva, 1973)), далее на юге и юго-западе Архангельской обл. у ст. Коноша (P. sphagnosum (Sambuk, 1927)) и в северной части НП “Кенозерский”. Восточнее они отмечены на западе Коми по р. Выми (P. globulari-caricoso-chamaemorosum (Yudin, 1948, 1954)) и в Кайском р-не на севере Кировской обл. (P. equisetopolytrichoso-sphagnosum (Smirnova A., 1954)). В южной тайге рассматриваемые леса известны из Вологодской обл. (“ельник сфагновый” на карбонатной морене водораздела Вожега—Сить (Gavrilov, Karпов, 1962)) и из Нагорского р-на Кировской обл. (P. equisetoso-sphagnosum (Smirnova A., 1954)).

Subass. dryopteridosum carthusianae — е. крупнопоротниково-морошково-хвощовый сфагновый (табл. 1, рис. 2: № 7–8). Сообщества речных долин (включая древние террасы), нехарактерные для окраин болот. Встречаются как на силикатных, так и на карбонатных породах. Мощность торфа 20–40 см. Ковры и кочки высотой 15–50 см обычно сочетаются в равной пропорции. Сравнительно с типичной субассоциацией, сомкнутость 1-го яруса древостоя возрастает, одновременно высота подроста и подлеска еще более снижается. К *Equisetum sylvaticum* примешивается *Dryopteris carthusiana*. *Maianthemum bifolium* становится доминантом 2-го порядка, в то же время *Rubus chamaemorus* и *Carex globularis* переходят в разряд видов-спутников. Диагностические виды — мезотрофные мезофиты: бореонеморальные *Dryopteris carthusiana* и растущая на вывалах *Rubus idaeus*, бореальные и бореально-полизональные мхи при стволах (*Plagiothecium laetum*, *Dicranum scoparium*). Возможно, вайи *Dryopteris* spp. создают дополнительное затенение, из-за чего нехарактерны *Listera cordata* и подрост *Betula pubescens*, постоянные во всех прочих синтаксонах ельников деренно- и морошково-хвощовых (табл. 1). Выделены два варианта.

Var. typica (табл. 1, рис. 2: № 7). Примесь *Betula pubescens* к *Picea abies* s.l. в 1-м ярусе древостоя невелика, *Pinus sylvestris* — напротив, возрастает. Подрост *Picea abies* умеренно густой; ПП *Sorbus* × *gorodkovii* (*S. aucuparia* s.l.) в подлеске незначимо. Покрытие *Equisetum sylvaticum* и кустарничково-травяного яруса в целом несколько снижено. Как *Vaccinium myrtillus*, так и *V. vitis-idaea* — доминанты 2-го порядка. *Oxalis acetosella* малообильна. В моховом ковре к *Sphagnum girgensohnii* примешиваются *S. russowii* и/или *S. wulfianum*. Доминантами 2-го порядка при стволах выступают *Polytrichum commune* и *Hylocomium splendens*; *Pleurozium schreberi* — сопутствующий вид. Дифференциация как у субассоциации в целом.

Ельники варианта описаны в средней тайге на восток от северо-запада Карельского перешейка (P. equisetoso-filicoso-sphagnosum с господством *Equisetum sylvaticum* и *Dryopteris carthusiana*, но со *Sphagnum fallax* и *Viola epipsila* (Dmitrieva, 1973)). На юге Архангельской обл. они известны по всему НП “Кенозерский” (Equiseto-Piceetum (Kuchеров et al., 2010)), в бассейне р. Устья и в низовьях р. Вычегды. В средней тайге Коми подобные леса отмечены по притоку р. Нем (P. equisetoso-sphagnosum (Kolesnikov, 1985)) и в долине р. Северной Кельтмы (P. chamaemorosum-sphagnosum (Yudin, 1948, 1954)). В Вологодской обл. на пермских глинах по р. Илезе сообщества заходят и в южную тайгу (P. humidum permense (Korchagin, 1929)).

Var. Dryopteris expansa (табл. 1, рис. 2: № 8). Примесь *Betula pubescens* к *Picea abies* s.l. возрастает, *Pinus sylvestris* — напротив, становится единичной. Высота 2-го яруса и ПП яруса подроста и подлеска снижены; при этом существенно увеличиваются ПП *Sorbus* × *gorodkovii* и (в своем ярусе) *Equisetum sylvaticum*. Наряду с хвощом доминантами яруса выступают также *Dryopteris expansa* s.l. (в основном *D. assimilis*), *Vaccinium myrtillus* и *Oxalis acetosella*. Первый из названных трех видов растет в основном на коврах, последние два — “спускаются” на них с приствольных повышений. При стволах вновь обилие также *Gymnocarpium dryopteris*, в то же время снижаются ПП *Vaccinium vitis-idaea* и (вдвое) постоянство *Rubus chamaemorus*. В моховом ярусе доминантами 2-го порядка, сопровождающими *Sphagnum girgensohnii*, служат *Polytrichum commune* и *Dicranum polysetum*; прочие виды таежных зеленых мхов им сопутствуют. Дифференциальные виды — *Dryopteris expansa* s.l. и *Gymnocarpium dryopteris*, таежные мезотрофные мезофиты, объединяющие вариант с уральскими пихто-ельниками морошково-хвощовыми. В то же время группа *Calamagrostis purpurea*—*Luzula pilosa* и опять-таки *Gymnocarpium dryopteris* сближают его с ельниками папоротничково-морошково- и папоротничково-деренно-хвощовыми. В число собственных детерминантов входят мезофит *Carex brunnescens* на вывалах,

Plagiothecium laetum в составе эпигейной синузидии, эпифиты *Ptilidium pulcherrimum*, *Tetraphis pellucida* и растущие на валеже *Dicranum majus* и *Pleurozium schreberi*.

Ареал варианта выявлен недостаточно полно. На сегодня сообщества отмечены лишь в северной тайге низовий Онеги и в бывшем природном парке “Хийсьярви” на западе среднетаежной Карелии. В последнем случае леса растут на карбонатных породах и обогащены *Molinia caerulea* (*Equisetum sylvaticum*-*korpi* (Brandt, 1933)).

Subass. abietosum sibiricae — пихто-ельник морошково-хвощовый сфагновый (табл. 1, рис. 2: № 9). Замещает типичную и крупнопоротниковую субассоциацию в Предуралье и на Урале. Леса растут как по долинам ручьев и в поймах рек, так и на заболоченных междуречьях, склонах водоразделов, шлейфах склонов гор, с равной частотой на силикатах и на карбонатах. Мощность торфа 15–25, реже до 100 см. Нанорельеф мелко-кочковатый с господством ковров. В древостое *Picea abies* s.l. представлена *P. obovata*. Примесь *Betula pubescens* и *Pinus sibirica* в составе 1-го яруса постоянна, но незначительна. Второй ярус смешанный из *Picea obovata* и *Abies sibirica*, отдельные пихты выходят и в 1-й ярус. Подрост пихтово-еловый. В подлеске малообильные *Sorbus* × *gorodkovii* и *S. sibirica*. Демутация пихто-ельников данного синтаксона, видимо, проходит через стадии *Betula pubescens* и (возможно) *Pinus sibirica* без участия *P. sylvestris*, вследствие чего в бассейне Печоры не отмечены сосняки хвощовые сфагновые (Kucherov, 2019), хотя ельники данного типа обычны.

В кустарничково-травяном ярусе сочетаются “северные” и “южные” черты. В нем согосподствуют *Equisetum sylvaticum*, *Rubus chamaemorus*, *Carex globularis* и *Vaccinium myrtillus*. Как *V. vitis-idaea*, так и *Gymnocarpium dryopteris*, *Maianthemum bifolium* и *Oxalis acetosella* являются постоянными спутниками наряду с *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis* и другими видами мелкотравья. *Dryopteris carthusiana*, *Rubus idaeus* и *Solidago virgaurea* s.l. отсутствуют. *Dryopteris expansa* s.l. (как *D. assimilis*, так и *D. expansa* s.str.) постоянен, но не обилен. В моховом ярусе совместно доминируют *Sphagnum girgensohnii* (иногда замещаемый *S. flexuosum*) *Polytrichum commune* и *Pleurozium schreberi*; *Hylocomium splendens* — доминант 2-го порядка.

Детерминанты субассоциации — лесообразователи сибирской тайги (*Abies sibirica*, *Pinus sibirica*) в древостое и в подросте и таежный мезофильный зеленый мох *Ptilium crista-castrensis*. Кроме того, *Dryopteris expansa* s.l. и *Gymnocarpium dryopteris* сближают субассоциацию с предыдущим (крупнопоротниковым) синтаксоном.

Основная часть описаний выполнена в Респуб-блике Коми. В южной полосе северной тайги

леса описаны на Печоро-Ижемском водоразделе, в Илычском участке Печоро-Илычского заповедника (*P. globulari-caricoso-chamaemorosum* (Korchagin, 1940)), на Северном Урале в верховьях Шугора, а также (в Ханты-Мансийском автономном округе) у подножия хребта Паснер (*Sphagnopiceetum equisetosum* (Soczava, 1930)). Единственное описание в крайнесеверной тайге сделано в долине р. Понью (левый приток Усы; *Betuleto-Piceetum equisetoso-sphagnosum* (Nepomilueva, 1970)).

В средней тайге Коми пихто-ельники морошково-хвощовые выявлены в верховьях Вычегды (*P. equiseti-sphagnosum*, *P. polytrichi-sphagnosum* (Kolesnikov, 1985)), бассейне Северной Кельтмы (*P. chamaemoros-sphagnosum* (Yudin, 1948, 1954)) и в Якшинском и Верхнепечорском участках Печоро-Илычского заповедника, где отмечались и ранее (*P. equisetosum* (Sambuk, 1932)). Описаны они и из средней тайги Кировской обл. (*P. equisetoso-sphagnosum*, *P. equisetoso-polytrichosum* (Smirnova A., 1954)). Также эти леса нередки по всей горной северной и средней тайге Северного (P. equisetoso-sphagnosum (Rysin, Savelieva, 2002)) и Среднего Урала, в том числе в Свердловской обл. (Kolesnikov et al., 1973) и в заповеднике “Басеги” в Пермском крае.

Замещающий вариант с *Picea obovata* и *Pinus sibirica* без участия *Abies sibirica* в древостое и с обильным *Ledum palustre* в кустарничково-травяном ярусе описан на вечномерзлых почвах в северной тайге верхнего течения р. Таз в Западной Сибири (*P. obovatae ledoso-sphagnosum* var. *equisetosum sylvaticae* (Neshatayev et al., 2002)).

Без деления на субассоциации и варианты ельники морошково-хвощовые сфагновые Финляндии описаны как *Equisetum sylvaticum*-Bruchmoore (Cajander, 1913) и *Equisetum sylvaticum spruce mires* (Eurola et al., 1994), а зарубежной Фенноскандии в целом — как *Picea abies*-*Equisetum sylvaticum*-variant в рамках *Picea abies*-*Vaccinium* spp.-*Sphagnum* spp.-тип'a с согосподством *Sphagnum girgensohnii* и *S. angustifolium* в моховом ярусе (Påhlsson, 1994). Они приводятся также для всей Карелии как развитые в условиях значительной проточности (Zinserling, 1932).

От олиготрофных ельников хвощово-багульниковых (*P. sphagno angustifolii-ledosum* subass. *equisetosum*) и хвощово-морошково-черничных (*P. sphagno angustifolii-myrtillosum* var. *Equisetum sylvaticum* (Kucherov, Kutenkov, 2019a)) все синтаксоны ельников деренно- и морошково-хвощовых отличает преобладание *Sphagnum girgensohnii*, а не *S. angustifolium* в моховом ковре, намного меньшее покрытие *Carex globularis*, большее разнообразие и постоянство видов лесного мелкотравья (*Orthilia secunda*, *Lycopodium annotinum* s.l., в ряде синтаксонов также *Maianthe-*

mum bifolium, *Gymnocarpium dryopteris*, *Oxalis acetosella*), не говоря уже о видах *Dryopteris*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Всего в Европейской России и на Урале нами описаны 2 ассоциации мезотрофных ельников морошково-хвощовых сфагновых с 7 субассоциациями и 4 вариантами.

С точки зрения широтной зональности, всем четырем синтаксонам ельников деренно-хвощовых свойственны сугубо либо преимущественно северотажные ареалы, охватывающие и крайне-северную тайгу, и южную полосу подзоны. Ареалы четырех синтаксонов ельников морошково-хвощовых из пяти приурочены к южной полосе северной тайги вкупе со средней тайгой; лишь ельники крупнопоротниково-морошково-хвощовые var. *typica* свойственны средней и южной тайге. Как и в ельниках черничных сфагновых (Kucherov, Kutenkov, 2019b), амплитуды толерантности сообществ всех синтаксонов по отношению к фактору теплообеспеченности соответствуют их зональным ареалам (табл. 2).

С точки зрения долготного распространения, лишь ельники деренно-хвощовые subass. *gymnocarpiosum* и subass. *empetrosum* var. *typica*, а также морошково-хвощовые subass. *gymnocarpiosum* со сравнительно “северными” ареалами распространены по всей Европейской России до Урала включительно. Всем остальным синтаксонам свойствен тот или иной тип секторальной приуроченности. Так, ельники крупнопоротниково-морошково-хвощовые var. *Dryopteris expansa* встречаются лишь в Карелии и на северо-западе Архангельской обл. Ельники болотнохвощовые распространены от Карелии до бассейна Мезени, а морошково-хвощовые subass. *typicum* и subass. *Dryopteris carthusiana* var. *typica* — до левобережья Печоры. В то же время ельники деренно-хвощовые subass. *empetrosum* var. *Abies sibirica* встречаются только в Предуралье, морошково-хвощовые пихтовой субассоциации — также на Урале.

Распространение и взаимное замещение большинства синтаксонов однозначно соответствуют изменениям континентальности климата (табл. 2). С этой точки зрения ельники морошково-хвощовые сфагновые существенно отличаются от черничных сфагновых, ареалы которых не связаны с изменениями континентальности (Kucherov, Kutenkov, 2019b). Напрашивается предположение, что произрастание сообществ на богатых почвах способствует проявлениям влияния континентализации климата, тогда как тяготение к бедным почвам нивелирует последнее.

С точки зрения приуроченности синтаксонов к почвообразующим породам различных типов, ельники воронично-деренно-хвощовые var. *typi-*

са, намного чаще встречаясь на силикатных породах, изредка растут и на карбонатных. Леса всех остальных субассоциаций и вариантов деренно-хвощовой ассоциации строго приурочены к силикатным породам. Ельники папоротниково-морошково-хвощовые изредка растут не только на силикатах, но и на гипсах, а типичные морошково-хвощовые — также на известняках. Леса оставшихся трех синтаксонов в равной мере успешно произрастают и на силикатных, и на карбонатных почвообразующих породах.

Стоит особо остановиться на том, что при разграничении синтаксонов наравне с эпигейными видами известную диагностическую роль играют также эпифитные мхи и лишайники, обычно исключаемые из синтаксономического анализа.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны к.б.н. М.А. Бойчук и к.б.н. А.И. Максимова (ИБ КарНЦ РАН) за определение критических сборов мхов. Работа выполнена в рамках действующих государственных заданий БИН РАН по теме АААА-А19-119030690058-2 “Разнообразие, динамика и принципы организации растительных сообществ Европейской России” и ИБ КарНЦ РАН по теме АААА-А19-119062590056-0 “Оценка разнообразия болотных и луговых экосистем, их динамика и история формирования на Европейском Севере”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [A checklist...] Список лихенофлоры России. 2010. СПб. 194 с.
- [Andreyev] Андреев В.Н. 1935. Лесная растительность южного Тимана. — Тр. Полярной комиссии СОПС АН СССР. 24: 7–64.
- Brandt A. 1933. Hiisjarven luonnonpuiston kasvillisuudesta. — *Silva Fenn.* 32: 1–108.
- Cajander A.K. 1913. Studien über die Moore Finnlands. — *Acta Forest. Fenn.* 2 (3): 1–208.
- [Czerepanov] Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 991 с.
- [Dmitrieva] Дмитриева Е.В. 1973. Ельники северо-западной части Карельского перешейка. — *Лесоведение.* 2: 51–64.
- Eurola S., Hicks S., Kaakinen E. 1984. Key to Finnish mire types. — In: *European Mires.* L. 117 p.
- [Gavrilov, Karpov] 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. 52: 5–119.
- [Gromtsev] Громцев А.Н. 2008. Основы ландшафтной экологии европейских таежных лесов России. Петрозаводск. 238 с.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. 2006. Checklist of mosses of East Europe and North Asia. — *Arctoa.* 15: 1–130.

- [Isachenko, Lavrenko] Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. 1980. Ботанико-географическое районирование. — В кн.: Растительность европейской части СССР. Л. С. 10–22.
- Kielland-Lund J. 1981. Die Waldgesellschaften SO Norwegens. — *Phytocoenologia*. 9 (1–2): 53–250.
- [Kolesnikov] Колесников Б.П. 1985. Лесная растительность юго-восточной части бассейна Вычегды. Л. 216 с.
- [Kolesnikov et al.] Колесников Б.П., Зубарева Р.С., Смолоногов Е.П. 1973. Лесорастительные условия и типы леса Свердловской области. Свердловск. 176 с.
- [Korchagin] Корчагин А.А. 1929. К вопросу о типах леса по исследованию в Тотемском уезде Вологодской губернии. — В кн.: Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. М. С. 287–327.
- [Korchagin] Корчагин А.А. 1940. Растительность северной половины Печорско-Ыльчского заповедника. — В кн.: Труды Печорско-Ыльчского заповедника. Т. 2. С. 5–415.
- [Korchagin] Корчагин А.А. 1956. Еловые леса западного Притиманья в бассейне р. Мезенской Пижмы. — Учен. записки Ленингр. гос. ун-та. Сер. Геогр. 11: 111–239.
- [Kuchеров] Кучеров И.Б. 2019. Ценотическое и экологическое разнообразие светлехвойных лесов средней и северной тайги Европейской России. СПб. 568 с.
- [Kuchеров et al.] Кучеров И.Б., Разумовская А.В., Чуракова Е.Ю. 2010. Еловые леса национального парка “Кенозерский” (Архангельская область). — Бот. журн. 95 (9): 1268–1301.
- [Kuchеров, Kutenkov] Кучеров И.Б., Кутенков С.А. 2019a. Олиготрофные сфагновые и сфагново-зеленомошные ельники Европейской России и Урала. — Бот. журн. 104 (1): 12–40.
<https://doi.org/10.1134/S000681361901006X>
- [Kuchеров, Kutenkov] Кучеров И.Б., Кутенков С.А. 2019b. Мезотрофные кустарничковые сфагновые и сфагново-зеленомошные ельники Европейской России и Урала. — Бот. журн. 104 (6): 859–887.
<https://doi.org/10.1134/S0006813619060115>
- [Kutenkov, Kuznetsov] Кутенков С.А., Кузнецов О.Л. 2013. Разнообразие и динамика заболоченных и болотных лесов Европейского Севера России. — В кн.: Разнообразие и динамика лесных экосистем России. Кн. 2. М. С. 152–206.
- [Medvedeva et al.] Медведева В.М., Корнилова Л.И., Вайнблат В.З. 1980. Основные типы заболоченных ельников Карелии. — В кн.: Болотно-лесные системы Карелии и их динамика. Л. С. 78–99.
- [Morozova, Korotkov] Морозова О.В., Коротков В.Н. 1999. Классификация лесной растительности Костомукшского заповедника. — Заповедное дело. 5: 56–78.
- [Morozova] Морозова Р.М. 1991. Лесные почвы Карелии. Л. 184 с.
- NASA surface meteorology and solar energy. 2006. <http://eosweb.larc.nasa.gov> (Accessed 15.05.2006).
- [Naumova] Наумова С.Н. 1929. Ботанико-географические исследования 1926 года в предгорьях Северного Урала (р. Большая Сыня и Большой Оранец). — Тр. О-ва по изуч. Урала, Сибири и Дальнего Востока. М. 1: 103–157.
- [Nekrasova] Некрасова Т.П. 1935. Очерк растительности Лапландского заповедника. — Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. 64 (2): 239–272.
- [Nepomilueva] Непомилуева Н.И. 1970. Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Tour.) на северной границе ареала в Коми АССР. — Бот. журн. 55 (7): 1011–1025.
- [Neshatayev et al.] 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. 154 с.
- Påhlsson L. (ed.) 1994. Vegetationstyper i Norden. Köpenhamn. 627 s.
- [Popov] Попов П.П. 2005. Ель европейская и сибирская: структура, интерградация и дифференциация популяционных систем. Новосибирск. 231 с.
- [Rutkovskii] Рутковский В.И. 1933. Типы лесов Кемского края АКСР. — Тр. Ин-та изучения леса АН СССР. 1: 1–97.
- [Rysin, Savelieva] Рысин Л.П., Савельева Л.И. 2002. Еловые леса России. М. 335 с.
- [Saburov] Сабуров Д.Н. 1972. Леса Пинеги. Л. 173 с.
- [Safronova, Yurkovskaya] Сафронова И.Н., Юрковская Т.К. 2015. Зональные закономерности растительного покрова равнин Европейской России и их отображение на карте. — Бот. журн. 100 (11): 1121–1141.
- [Sambuk] Самбук Ф.В. 1927. Растительные ассоциации на желто-подзолистых почвах Коношской дачи Вологодской губернии. — Журн. Русск. Бот. о-ва. 12 (1–2): 33–58.
- [Sambuk] Самбук Ф.В. 1932. Печорские леса. — Тр. Бот. музея АН СССР. 24: 63–245.
- [Smirnova] Смирнова А.Д. 1954. Типы еловых лесов крайнего севера Кировской области. Ч. II. — Учен. записки Горьковск. ун-та. 25: 191–226.
- [Soczava] Сочава В.Б. 1930. К фитосоциологии темнохвойного леса. — Журн. Русск. бот. о-ва. 15 (1–2): 7–41.
- [Sukachev] Сукачев В.Н. 1931. Руководство к исследованию типов леса. 3-е изд. М. 328 с.
- Tukhanen S. 1980. Climatic parameters and indices in plant geography. — *Acta Phytogeogr. Suec.* 67: 1–105.
- [Vasilevich, Bibikova] Василевич В.И., Бибикова Т.В. 2004. Сфагновые ельники Европейской России. — Бот. журн. 89 (5): 734–748.
- [Yudin] Юдин Ю.П. 1948. Темнохвойные леса Коми АССР (геоботаническая характеристика): Дис. ... докт. биол. наук. Сыктывкар. 323 с.
- [Yudin] Юдин Ю.П. 1954. Темнохвойные леса. — В сб.: Производительные силы Коми АССР. М.; Л. Т. 3. Вып. 1. С. 42–125.
- [Zinserling] Цинзерлинг Ю.Д. 1932. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. Л. 376 с.

MESOTROPHIC CLOUDBERRY-HORSETAIL PEATMOSS SPRUCE FORESTS OF NORTHERN AND MIDDLE-BOREAL EUROPEAN RUSSIA AND THE URALS

I. B. Kuchеров^{a, #} and S. A. Kutenkov^{b, ##}

^a Komarov Botanical Institute RAS

Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

^b Institute of Biology, Karelian Research Centre RAS

Pushkinskaya Str., 11, Petrozavodsk, Republic of Karelia, 185910, Russia

[#]e-mail: atragene@mail.ru, IKuchеров@binran.ru

^{##}e-mail: effort@krc.karelia.ru

Mesotrophic horsetail-peatmoss-spruce forests, dominated by *Picea abies* s.l., *Equisetum sylvaticum*, *Rubus chamaemorus* and *Sphagnum girgensohnii* in the respective layers, have been classified in European Russia and the Urals using the complex dominant-floristic approach to vegetation. The data set involves 125 relevés made by the authors in 1995–2019 or taken from published sources. Two associations with 7 subassociations and 4 variants are recognized. Forests of all the observed syntaxa grow on moderately nutrient-rich soil at the initial stages of mesotrophic paludification. Stands of *Piceetum* (P.) *sphagno girgensohnii*-cornoso-equisetosum with *Equisetum sylvaticum* and *Rubus chamaemorus* accompanied by *Chamaepericlymenum suecicum* are typical for the northern-boreal subzone, those of P. *sphagno girgensohnii*-chamaemoroso-equisetosum lacking *C. suecicum* also for the middle-boreal subzone. The observed syntaxonomic diversity is governed by latitudinal zonation and climate continentality gradient, also partly by topographic differences. Subassociations or variants with the admixture of *Abies sibirica* in the tree layer occur in the Cis-Urals and Urals under the increased climate continentality in both of the associations.

Keywords: mesotrophic paludification, cloudberry-horsetail peatmoss spruce forests, peatmosses, northern-boreal subzone, middle-boreal subzone, European Russia

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to Dr. M.A. Boichuk and Dr. A.I. Maksimov (Institute of Biology, Karelian Research Centre RAS) for the determination of problematic moss specimens. The work has been carried out in accordance with the current official planning tasks of the Komarov Botanical Institute RAS (project “Diversity, dynamics, and principles of organization of plant communities of European Russia”, state registration No. AAAA-A19-119030690058-2) and the Institute of Biology, Karelian Research Centre RAS (project “Evaluation of diversity of mire and meadow ecosystems, their dynamics and history of formation in the European North”, state registration No. AAAA-A19-119062590056-0).

REFERENCES

- A checklist of the lichen flora of Russia. 2010. St. Petersburg. 194 p. (In Russ.).
- Andreyev V.N. 1935. Lesnaya rastitel'nost' Yuzhnogo Timana [Forest vegetation of Southern Timan]. — Trudy Polyarnoi komissii Soveta po izucheniyu proizvoditel'nykh sil Akad. Nauk SSSR. 24: 7–64 (In Russ.).
- Brandt A. 1933. Hiisjarven luonnonpuiston kasvillisuudesta. — Silva Fenn. 32: 1–108.
- Cajander A.K. 1913. Studien über die Moore Finnlands. — Acta Forest. Fenn. 2 (3): 1–208.
- Czerepanov S.K. 1995. Plantae vasculares Rossicae et civitatum collimitanearum (in limicis URSS olim). St. Petersburg. 991 p. (In Russ. and Lat.).
- Dmitrieva E.V. 1973. Yel'niki severo-zapadnoi chasti Kar-el'skogo peresheika [Spruce forests of the NW Karelian Isthmus]. — Lesovedenie. 2: 51–64 (In Russ.).
- Eurola S., Hicks S., Kaakinen E. 1984. Key to Finnish mire types. — In: European Mires. L. 117 p.
- Gavrilov K.A., Karpov V.G. 1962. Glavneishiye tipy lesa i pochvy Vologodskoi oblasti v raione rasprostraneniya karbonatnoi moreny [Main forest types and soils of Vologda Region in the carbonate moraine deposition area]. — Trudy instituta lesa i drevesiny. 52: 5–119 (In Russ.).
- Gromtsev A.N. 2008. Osnovy landshaftnoi ekologii evropeiskikh tayozhnykh lesov Rossii [Basic landscape ecology of European boreal forests of Russia]. Petrozavodsk. 238 p. (In Russ.).
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. 2006. Checklist of mosses of East Europe and North Asia. — Arctoa. 15: 1–130.
- Isachenko T.I., Lavrenko E.M. 1980. Botaniko-geograficheskoye raionirovanie [Phytogeographical subdivision]. — In: Rastitel'nost' evropeiskoi chasti SSSR. Leningrad. P. 10–22 (In Russ.).
- Kielland-Lund J. 1981. Die Waldgesellschaften SO Norwegens. — Phytocoenologia. 9 (1–2): 53–250.
- Kolesnikov B.P. 1985. Lesnaya rastitel'nost' yugo-vostochnoi chasti basseina Vychegdy [Forest vegetation of the south-eastern Vychegda River basin]. Leningrad. 216 p. (In Russ.).
- Kolesnikov B.P., Zubareva R.S., Smolodogonov E.P. 1973. Lesorastitel'nye usloviya i tipy lesa Sverdlovskoi oblasti [Forest site conditions and forest types of the Sverdlovsk Region]. Sverdlovsk. 176 p. (In Russ.).
- Korchagin A.A. 1929. K voprosu o tipakh lesa po issledovaniyu v Totemskom uезде Vologodskoi gubernii [On the forest types, according to research in the Tot'ma District, Vologda Governorate]. — In: Ocherki po fitosotsiologii i fitogeografii. Moscow. P. 287–327 (In Russ.).

- Korchagin A.A. 1940. Rastitel'nost' severnoi poloviny Pechorsko-Ylychskogo zapovednika [Vegetation of the northern part of the Pechora-Ilych Strict Nature Reserve]. — In: Trudy Pechorsko-Ylychskogo zapovednika. Vol. 2. P. 5–415 (In Russ.).
- Korchagin A.A. 1956. Yelovye lesa zapadnogo Pritimanya v basseine r. Mezenskoi Pizhmy [Spruce forests of the western Cis-Timan in the Mezenskaya Pizhma R. basin]. — Uchen. zapiski Leningr. gos. universiteta. Seriya Geografiya. 11: 111–239 (In Russ.).
- Kuchеров I.B. 2019. Tsenoticheskiye i ekologicheskoye raznoobrazie svetlokhvoinykh lesov srednei i severnoi taigi Evropeiskoi Rossii [Phytocoenotical and ecological diversity of light-coniferous forests in the middle- and northern-boreal subzones of European Russia]. St.Petersburg. 568 p. (In Russ.).
- Kuchеров I.B., Kutenkov S.A. 2019a. Oligotrophic peat-moss spruce forests of European Russia and Urals. — Botanicheskii zhurnal. 104 (1): 12–40 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S000681361901006X>
- Kuchеров I.B., Kutenkov S.A. 2019b. Mesotrophic dwarf-shrub peatmoss and peatmoss-feathermoss spruce forests of European Russia and Urals. — Botanicheskii zhurnal. 104 (6): 859–887 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619060115>
- Kuchеров I.B., Razumovskaya A.V., Churakova E.Yu. 2010. Spruce forests of the “Kenozersky” National Park (Arkhangelsk Region). — Botanicheskii zhurnal. 95 (9): 1268–1301 (In Russ.).
- Kutenkov S.A., Kuznetsov O.L. 2013. Raznoobrazie i dinamika zabolochennykh i bolotnykh lesov Evropeiskogo Severa Rossii [Diversity and dynamics of moist and bog forests of the European North of Russia]. — In: Raznoobrazie i dinamika lesnykh ekosistem Rossii. Book 2. Moscow. P. 152–206 (In Russ.).
- Medvedeva V.M., Kornilova L.I., Vainblat V.Z. 1980. Osnovnye tipy zabolochennykh yel'nikov Karelii [Main types of Karelia spruce bog forests]. — In: Bolotno-lesnye sistemy Karelii i ikh dinamika. Leningrad. P. 78–99 (In Russ.).
- Morozova O.V., Korotkov V.N. 1999. Klassifikatsiya lesnoi rastitel'nosti Kostomukshskogo zapovednika [Classification of forest vegetation in the Kostomuksha Nature Reserve]. — Zapovednoye delo. 5: 56–78 (In Russ.).
- Morozova R.M. 1991. Lesnye pochvy Karelii [Forest soils of Karelia]. Leningrad: 184 p. (In Russ.).
- NASA surface meteorology and solar energy. 2006. <http://eosweb.larc.nasa.gov> (Accessed 15.05.2006).
- Naumova S.N. 1929. Botaniko-geograficheskiye issledovaniya 1926 goda v predgoryakh Severnogo Urala (r. Bolshaya Synia i Bolshoi Aranets) [Phytogeographical research of 1926 in the Northern Ural foothills (the Bolshaya Synia and Bolshoi Aranets rivers)]. — Trudy Obshchestva po izucheniuyu Urala, Sibiri i Dalnego Vostoka. Moscow. 1: 103–157 (In Russ.).
- Nekrasova T.P. 1935. Ocherk rastitel'nosti Laplandskogo zapovednika [Essay of vegetation of Lapland Nature Reserve]. — Trudy Leningradskogo obshchestva estestvoispytatelei. 64 (2): 239–272 (In Russ.).
- Nepomilueva N.I. 1970. Kedr sibirskii (*Pinus sibirica* Tour.) na severnoi granitse areala v Komi ASSR [Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Tour.) at the northern limits of its ranges in Komi ASSR]. — Botanicheskii zhurnal. 55 (7): 1011–1025 (In Russ.).
- Neshatayev V.Yu., Potokin A.F., Tomayeva I.F., Egorov A.A., Dobrysh A.A., Chernyadyeva I.V., Potemkin A.D. 2002. Rastitel'nost', flora i pochvy Verkhne-Tazovskogo gosudarstvennogo zapovednika [Vegetation, flora, and soils of “Verkhne-Tazovskii” State Nature Reserve]. St.Petersburg. 154 p. (In Russ.).
- Påhlsson L. (ed.) 1994. Vegetationstyper i Norden. Köpenhamn. 627 s.
- Popov P.P. 2005. Yel' evropeiskaya i sibirskaya: struktura, intergradatsiya i differentsiatsiya populyatsionnykh sistem [Norway and Siberian spruce: structure, intergradations, and differentiation of population systems]. Novosibirsk. 231 p. (In Russ.).
- Rutkovskii V.I. 1933. Tipy lesov Kemskogo kraja AKSSR [Forest types of the Kem Area, Karelian ASSR]. — Trudy Inst. izucheniya lesa Akad. Nauk SSSR. 1: 1–97 (In Russ.).
- Rysin L.P., Savelieva L.I. 2002. Yelovye lesa Rossii [Spruce forests of Russia]. Moscow. 335 p. (In Russ.).
- Saburov D.N. 1972. Lesa Pinegi [Forests of Pinega R. basin]. Leningrad: 173 p. (In Russ.).
- Safronova I.N., Yurkovskaya T.K. 2015. Zonal regularities of plant cover of European Russia plains and their mapping. — Botanicheskii zhurnal. 100 (11): 1121–1141 (In Russ.).
- Sambuk F.V. 1927. Rastitel'nye assotsiatsii na zheltopodzolistykh pochvakh Konoshskoi dachi Vologodskoi gubernii [Associations of vegetation on yellow-podzolic soil of the Konosha forest estate, Vologda Governorate]. — Zhurnal Russkogo Botanicheskogo Obshchestva. 12 (1–2): 33–58 (In Russ.).
- Sambuk F.V. 1932. Pechorskiye lesa [Forests of the Pechora R. reaches]. — Trudy Bot. Muzeya Akad. Nauk SSSR. 24: 63–245. (In Russ., summ. Germ.).
- Smirnova A.D. 1954. Tipy yelovykh lesov krainego severa Kirovskoi oblasti [Spruce forest types of the northernmost Kirov Region]. Pt. II. — Uchenye zapiski Gor'kovskogo gosudarstvennogo universiteta. 25: 191–226 (In Russ.).
- Soczava V.B. 1930. K fitosotsiologii temnokhvoinogo lesa [On the phytosociology of a dark-coniferous forest]. — Zhurnal Russkogo Botanicheskogo Obshchestva. 15 (1–2): 7–41 (In Russ.).
- Sukachev V.N. 1931. Rukovodstvo k issledovaniyu tipov lesa [Guide to forest type studies]. 3rd ed. Moscow. 328 p. (In Russ.).
- Tukhanen S. 1980. Climatic parameters and indices in plant geography. — Acta Phytogeogr. Suec. 67: 1–105.
- Vasilevich V.I., Bibikova T.V. 2004. Peatmoss spruce forests of European Russia. — Botanicheskii zhurnal. 89 (5): 734–748 (In Russ.).
- Yudin Yu.P. 1948. Temnokhvoinnye lesa Komi ASSR (geobotanicheskaya kharakteristika) [Dark-coniferous forests of Komi ASSR (A geobotanical record)]: Diss. ... Doct. Sci. Syktyvkar. 323 p. (In Russ.).
- Yudin Yu.P. 1954. Temnokhvoinnye lesa [Dark-coniferous forests]. — In: Proizvoditel'nye sily Komi ASSR. Moscow; Leningrad. Vol. 3. Iss. 1. P. 42–125 (In Russ.).
- Zinserling Yu.D. 1932. Geografiya rastitel'nogo pokrova severo-zapada evropeiskoi chasti SSSR [Geography of plant cover of the North-West of European part of the USSR]. Leningrad. 376 p. (In Russ.).