

ВЫСОКОТРАВНЫЕ ТАЕЖНЫЕ ЛЕСА НА ВОСТОКЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

TALL HERB BOREAL FORESTS OF EASTERN PART OF EUROPEAN RUSSIA

© Л. Б. ЗАУГОЛЬНОВА,¹ О. В. СМЕРНОВА,¹ Т. Ю. БРАСЛАВСКАЯ,¹ С. В. ДЕГТЕВА,²
Т. С. ПРОКАЗИНА,¹ Д. Л. ЛУГОВАЯ¹

L. B. ZAUGOLNOVA, O. V. SMIRNOVA, T. YU. BRASLAVSKAJA, S. V. DEGTEVA, T. S. PROKASINA, D. L. LUGOVAJA

¹Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН. 117997, Москва, ул. Профсоюзная, 84/32.
E-mail: ovs@cepl.rssi.ru

²Институт биологии Коми НЦ УрО РАН. 167982, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28.
E-mail: degteva@ib.komisc.ru

Дана характеристика высокотравных таежных лесов, описанных в северной, средней и южной тайге на востоке европейской части России. На основе анализа как оригинальных, так и ранее опубликованных данных о темнохвойных лесах восточного сектора Европейской России в рамках союза *Piceion excelsae* Pawłowsky in Pawłowski et al. 1928 выделен новый подсоюз — *Atrageno sibiricae—Piceenion obovatae* suball. nov. hoc loco. В составе этого подсоюза описаны 2 ассоциации; одна из них, представленная в северной и средней тайге, — асс. *Aconito septentrionalis—Piceetum obovatae* Zaugolnova et Morozova ex hoc loco — валидизирована в данной статье под тем же названием, которое было дано в другой публикации (Заугольнова, Морозова, 2004). Для южной тайги впервые выделена асс. *Pulmonario obscurae—Piceetum abietis* ass. nov. hoc loco. Приводится эколого-биологическая характеристика видов бореального высокотравья как физиономической группы выделенных синтаксонов. Дана оценка видового и синтаксономического разнообразия ассоциаций, отмечены варианты, обусловленные экологической приуроченностью и сукцессионной динамикой лесов.

Ключевые слова: таежные леса, высокотравье, синтаксономический анализ, сукцессии, лесное биоразнообразие.

Key words: boreal forests, tall herbs, syntaxonomic analysis, successions, forest biodiversity.

Номенклатура: Вебер и др., 2005; Игнатов и др. 2006; Черепанов, 1995.

ВВЕДЕНИЕ

В основных геоботанических сводках (Растительность СССР, 1938; Растительный ..., 1956; Растительность ..., 1980) и специальных монографиях (Толмачев, 1954) описаны наиболее широко распространенные сообщества темнохвойных лесов европейской части России. Они охарактеризованы как бедные по общему флористическому составу и, в частности, по набору лесобразующих видов деревьев. В их напочвенном покрове в качестве преобладающих указаны бореальные виды мхов, а среди сосудистых растений — кустарнички из родов *Vaccinium* и *Pyrola*, *Linnaea borealis* и мелкие травы, такие как *Maianthemum bifoium*, *Trientalis europaea*, *Oxalis acetosella* и др.

Подобные сообщества рассматривались как типичные таежные леса, т. е. наиболее полно отра-

жающие климатические особенности территории таежной зоны (Толмачев, 1954). Однако детальный анализ истории природопользования в таежных лесах европейской части России (Восточноевропейские леса..., 2004) приводит к заключению, что состав и структура современных наиболее широко распространенных (типичных) таежных темнохвойных лесов в значительной степени определяются историей природопользования в них на протяжении последних тысячелетий, а не только климатическими или экотопическими параметрами.

В то же время инвентаризация общего ценотического разнообразия таежных лесов и специальные исследования в наиболее редких сообществах показали, что помимо бедных во флористическом отношении и низкопродуктивных сообществ темнохвойных лесов, в тех же самых климатических ситуациях существуют богатые во флористическом

отношении и высокопродуктивные таежные леса. В наземном ярусе этих сообществ господствуют (по проективному покрытию и биомассе) высокорослые цветковые растения и крупные папоротники, поэтому такие леса в российской экологической литературе получили название «высокотравных».

Изучение динамических процессов в таежных лесах европейской части России позволило заключить, что высокотравные темнохвойные леса — это сообщества на заключительных стадиях пирогенных, послепажотных и послерубочных сукцессий (Смирнова и др., 2006а). Отличие высокотравных лесов от остальных темнохвойных сообществ обусловлено спонтанным развитием их биоты в течение жизни нескольких последовательных поколений деревьев разных видов, что и определило их высокую продуктивность и большое экологическое и биологическое разнообразие. Именно высокотравные темнохвойные леса в наибольшей степени соответствуют представлению о восстановленной растительности таежной (бореальной) полосы лесного пояса европейской части России (Смирнова и др., 2006б).

Сообщества высокотравных темнохвойных лесов описаны на водоразделах и в поймах рек. Они характеризуются наиболее сложной структурой древесного и травяного ярусов (по сравнению с зеленомошно-кустарничковыми типами темнохвойных лесов), условно или абсолютно разновозрастными популяциями, максимальным видовым и эколого-ценотическим разнообразием. Нередко в этих сообществах деревья имеют максимальные размеры, а их отмирание сопровождается педотурбациями; в результате вывала старых деревьев развивается мозаика окон возобновления, определяющая мозаичность светового режима в напочвенном покрове; достаточно часто присутствует крупный валеж на разных стадиях разложения. Высокие мезофильные и мезогигрофильные травы определяют облик полидоминантного травяного яруса, в котором можно выделить несколько подъярусов со многими содоминантами.

В растительности и почвах таких лесов, как правило, отсутствуют следы пожаров, изредка встречаются следы выборочных рубок. В сообществах пойменных высокотравных лесов преобладают аллювиальные почвы с модер-муль гумусовым горизонтом мощностью 35—50 см. В сообществах водораздельных высокотравных лесов преобладают почвы с гомогенным профилем, с хорошо развитым модер-муль гумусовым горизонтом, достигающим 60 см (Смирнова и др., 2006а).

Помимо темнохвойных лесов, сообщества с доминированием высокотравья описаны в осинниках, березняках и лиственничниках (<http://mfd.cepl.rssi.ru/flora>). Такие сообщества могут формироваться под воздействием сложного сочетания выборочных рубок, выпаса, сенокосения и пожаров. Сохранение высокотравья в таких производных сообществах обусловлено особенностями указанных антропогенных воздействий. Это, во-первых, создание благоприятного светового режима под пологом леса (в результате доминирования пионерных видов деревьев). Во-вторых, локальное сохранение исходного напочвенного покрова темнохвойных лесов среди нарушенных участков растительного покрова и последующая реинвазия видов на окружающую территорию.

К настоящему времени накоплено довольно большое число геоботанических описаний, характеризующих высокотравные темнохвойные леса европейской части России и их производные. Необходимость упорядочить эти данные и обусловлена целью настоящей работы: выявить и охарактеризовать синтаксономическое разнообразие высокотравных таежных лесов европейской части России — первоначально в ее северо-восточной части, поскольку здесь подобные леса лучше сохранились.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Основой для анализа состава и структуры данной группы сообществ послужили материалы, собранные в конце 90-х годов XX в. и в начале XXI в. (табл. 1). Их сбор осуществляли: 1) сотрудники Центра по проблемам экологии и продуктивности лесов (ЦЭПЛ) РАН в экспедициях 1997—2006 гг., проводившихся под руководством или организованных зав. лабораторией О. В. Смирновой, 2) зав. отделом флоры и растительности Института биологии Коми НЦ УрО РАН С. В. Дегтевой.

В оригинальных описаниях размер пробных площадей в большинстве случаев составлял 100 м², в отдельных случаях — 400 м² (описания С. В. Дегтевой). Обилие видов оценивалось через проективное покрытие по балловым шкалам. В описаниях, выполненных сотрудниками ЦЭПЛ РАН, использовалась шкала с баллами +, 1, 2, 3, 4, 5, где балл + соответствует покрытию менее 1 %; балл 1 — покрытию до 5 %. Остальные баллы по диапазону проективного покрытия соответствуют баллам шкалы Браун-Бланке (Westhoff, Maarel, 1978): 2 — 5—25 %, 3 — 25—50 %, 4 — 50—75 %, 5 — более 75 %. В описаниях С. В. Дегтевой использовалась удельная шкала проективного покрытия В. С. Ипатова (1964). Для единообразия представления материала оценки видов в описаниях С. В. Дегтевой трансформированы, исходя из общего проективного покрытия яруса, в баллы шкалы, используемой в ЦЭПЛ РАН. Первоначальная кластеризация проведена с помощью программы TWINSPAN (Hennekens, 1995). Кроме оригинальных описаний использованы опубликованные материалы (табл. 1, 2).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Предварительный обзор флористического и эколого-ценотического разнообразия таежных лесов востока европейской части России, а также результаты анализа геоботанических описаний (оригинальных и из других публикаций) позволяют следующим образом представить продромус высокотравных таежных лесов восточного сектора (северная, средняя, южная тайга и горные леса подтаежной зоны).

Обе описываемые в статье ассоциации отнесены к классу бореальных лесов *Vaccinio-Piceetea*, хотя асс. *Pulmonario obscurae—Piceetum abietis* содержит в диагностическом комплексе виды, характерные для класса *Quercio-Fageteta*. Однако то обстоятельство, что в этих 2 ассоциациях хорошо представлены виды порядка *Piceetalia excelsae* и союза *Piceion excelsae*, позволяет решить этот вопрос в пользу класса *Vaccinio-Piceetea*.

ПРОДРОМУС ВЫСОКОТРАВНЫХ ТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

Класс *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939

Порядок *Piceetalia excelsae* Pawłowski in Pawłowski et al. 1928

Союз *Piceion excelsae* Pawłowsky in Pawłowski et al. 1928

Подсоюз *Atrageno sibiricae—Piceenion obovatae* suball. nov. hoc loco

Асс. *Aconito septentrionalis—Piceetum obovatae* Zaugolnova et Morozova ex hoc loco

Субасс. *typicum* subass. nov. hoc loco

Субасс. *filipenduletosum ulmariae* subass. nov. hoc loco

Вар. *Alnus incana*

Вар. *Carex loliacea*

Асс. *Pulmonario obscurae—Piceetum abietis* ass. nov. hoc loco

Субасс. *typicum* subass. nov. hoc loco

Субасс. *filipenduletosum ulmariae* subass. nov. hoc loco

Асс. *Equiseto scirpoidis—Piceetum obovatae* Martynenko et Zhigunova 2004

Асс. *Adenophoro lilifoliae—Piceetum obovatae* ass. nov. prov. (in Martynenko et al. 2008)

Асс. *Bistorto majoris—Piceetum obovatae* ass. nov. prov. (in Martynenko et al. 2008)

Вар. *Caltha palustris*

При первом описании асс. *Aconito septentrionalis—Piceetum obovatae* (Заугольнова, Морозова, 2004) она была отнесена к подсоюзу *Melico nutantis—Piceenion abietis* K.-Lund 1981. Когда в нашем распоряжении оказался более обширный фактический материал, мы обнаружили, что 2 выделенные ассоциации (вкуче с описаниями высокотравных лесов, опубликованными в работе Мартыненко с соавт., 2008) обладают общими видами, дифференцирующими их от обоих подсоюзов, которые обычно выделяются в рамках союза *Piceion excelsae*: как *Melico-Piceenion*, так и *Eu-Piceenion* K.-Lund 1981. Сопоставление вновь выделенных ассоциаций в составе лесов восточного сектора (табл. 1) показывает, что этим лесам свойственны виды, которые практически отсутствуют в лесах указанных выше подсоюзов или встречаются там эпизодически. Большая часть этих видов относится к функциональной группе бореального высокотравья, у многих видов основная часть ареала связана с Уралом и Сибирью.

Эти обстоятельства позволяют нам объединить подобные ассоциации в новый подсоюз — *Atrageno sibiricae—Piceenion obovatae*. Он хорошо дифференцируется от двух указанных выше по следующим видам: *Atragene sibirica*, *Picea obovata*, *Aconitum septentrionale*, *Cacalia hastata*, *Valeriana officinalis* (*V. wolgensis*), *Milium effusum*, *Abies sibirica*, *Senecio nemorensis*, *Veratrum lobelianum*, *Stellaria nemorum/bungeana*, *Cirsium heterophyllum*, *Lathyrus vernus* (табл. 1), которые диагностируют этот подсоюз. В него объединены темнохвойные и производные от них мелколиственные лесные сообщества восточного сектора северной и средней тайги европейской части России (Предуралья и Урала). В качестве номенклатурного типа подсоюза (*holotypus*) мы рассматриваем асс. *Aconito septentrionalis—Piceetum obovatae*; она имеет наиболее широкое распространение по сравнению с другими ассоциациями подсоюза среди лесов восточной части.

В рамках подсоюза хорошо выражена дифференциация всех упомянутых в продромусе ассоциаций (табл. 2). Как видно из таблицы и продромуса, в состав подсоюза, помимо 2 ассоциаций, описываемых в этой статье, нами включены еще 3 ассоциации, выделенные группой уфимских геоботаников для предгорий, низкогорий (400—600 м над ур. м.) и центрально-возвышенной части (600—900 м над ур. м.) Южного Урала. Одна из ассоциа-

ций (*Equiseto scirpoidis—Piceetum obovatae*) объединяет богатовидовые зеленомошные ельники Уфимского плато, она описана валидно (Мартыненко, Жигунова, 2004; Мартыненко и др., 2007). Сообщества двух других ассоциаций (*Adenophoro-Piceetum* и *Bistorto-Piceetum*) были описаны в монографии по Южно-Уральскому заповеднику (Мартыненко и др., 2008) провизорно (невалидно) — как сообщества 3 субассоциаций асс. *Aconito-Piceetum*. При детальном сравнении наших материалов и южноуральских сообществ стало очевидным, что они достаточно сильно различаются и их нельзя объединять в одну ассоциацию *Aconito-Piceetum* (табл. 2). Поэтому для южноуральских сообществ нами было дано новое название *Bistorto majoris—Piceetum obovatae*. Кроме того, мы посчитали целесообразным поднять одну из описанных В. Б. Мартыненко с соавт. (2008) субассоциаций до уровня ассоциации под названием *Adenophoro lilifoliae—Piceetum obovatae*. Все это было заранее согласовано с уфимскими геоботаниками, которые в дальнейшем собираются валидизировать данные синтаксоны.

Рассматриваемые южноуральские ассоциации, с одной стороны, содержат диагностические виды подсоюза *Atrageno sibiricae—Piceetum obovatae*, а с другой — по целому ряду видов дифференцированы внутри этого подсоюза как от асс. *Aconito-Piceetum*, так и от асс. *Pulmonario obscurae—Piceetum abietis*. Сходство 3 южноуральских ассоциаций (*Equiseto scirpoidis—Piceetum obovatae*, *Bistorto majoris—Piceetum obovatae*, *Adenophoro lilifoliae—Piceetum obovatae*) между собой подчеркивает не только их географическую связь, но и экологическую гомологию. Что же касается асс. *Pulmonario obscurae—Piceetum abietis*, то хотя число ее собственных дифференцирующих видов невелико, но в то же время она отличается от всех остальных ассоциаций подсоюза *Atrageno sibiricae—Piceenion obovatae* отсутствием ряда характерных для них видов (табл. 2).

В рамках доминантной классификации используются самые разнообразные названия (в качестве синонимов) для обозначения высокотравных лесов: высокотравные ельники — *Piceetum aconitosum* (Сабуров, 1972); *P. herboso—linnaeani-dryopteridosum*, *P. aconitoso—calamagrostosum*, *P. aconitoso—pratensi-equisetosum* (Корчагин, 1940); крупнопоротниковые ельники: *P. mixto-dryopteri-*

Дифференцирующая таблица подсоюзов в союзе *Piceion excelsae*
Differentiation of suballiances within the alliance *Piceion excelsae*

Подсоюз	<i>Atrageno sibiricae</i> — <i>Piceenion obovatae</i> suball. nov. hoc loco												<i>Eu-Piceenion</i>					<i>Melico nutantis</i> — <i>Piceenion abietis</i>			
Синтаксон/фитоценоз	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
Число описаний	17	11	6	16	29	10	11	11	28	29	6	23	14	45	63	37	14	72	61	20	
Диагностические виды союза <i>Piceion excelsae</i> и подсоюза <i>Eu-Piceenion</i>																					
<i>Oxalis acetosella</i>	V	V	V	III	V	V	V	V	V	V	V	IV	IV	I	IV	V	IV	V	V	V	
<i>Maianthemum bifolium</i>	V	IV	V	IV	III	V	IV	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	III	V	
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	V	V	V	IV	IV	V	V	IV	III	I	V	V	II	+	V	V	.	IV	IV	V	
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	D	II	IV	V	V	III	III	III	I	r	V	V	.	I	I	III	.	V	II	II	
<i>Luzula pilosa</i>	II	.	.	.	III	III	II	IV	IV	.	IV	V	IV	V	V	V	IV	V	V	V	
Д. в. подсоюза <i>Atrageno sibiricae</i> — <i>Piceenion obovatae</i>																					
<i>Atrage sibirica</i>	B+C	IV	III	IV	II	III	V	II	II	IV	I	V	V	II	
<i>Picea obovata</i>	A1/A2	V	V	V	3	V	II	II	V/V	V/V	V/IV	V/V	V/V	IV/V	
<i>P. obovata</i>	B/C	V/IV	V	V	4	V/III	I/II	II/I	V	IV	III	V	V/V	V	
<i>Aconitum septentrionale (A. lycoctonum)</i>		V	IV	V	V	V	V	V	V	IV	II	IV	II	I	V	.	
<i>Cacalia hastata</i>		III	II	IV	I	III	III	II	II	IV	III	V	I	
<i>Valeriana officinalis / wolgensis</i>		IV	II	III	IV	III	II	IV	/III	/II	I	III	II	
<i>Milium effusum</i>		III	III	III	IV	III	IV	III	IV	IV	V	+	III	.	I	+	III
<i>Abies sibirica</i>	A1/A2	V	V/V	V	.	II	II	III	IV/V	VV	III/IV	V/V	I	II/V	.	.	r	.	r	.	.
<i>A. sibirica</i>	B/C	III/III	V	V	.	II/I	II/V	II/II	V	V	III	V	V	V
<i>Senecio nemorensis</i>		III	I	I	.	II	.	.	IV	IV	IV	III
<i>Veratrum lobelianum</i>		V	II	IV	.	IV	.	.	II	II	IV	II
<i>Stellaria nemorum / bungeana</i>		V	IV	II	III	I	III	IV	II/I	I/II	IV/r	/V	V	.	.	.	III	.	+	+	I
<i>Cirsium heterophyllum</i>		II	.	I	V	III	I	III	V	V	II	II	.	II	.	.	.	I	+	.	.
<i>Lathyrus vernus</i>		.	I	.	V	III	IV	IV	III	III	II	III	III	I	r	.	I
Д. в. подсоюза <i>Melico-Piceenion</i>																					
<i>Melica nutans</i>	QF	II	I	III	II	II	V	III	IV	IV	III	V	IV	II	.	.	I	I	V	III	.
<i>Rubus saxatilis</i>		II	II	II	I	IV	V	III	V	V	III	IV	V	III	.	+	I	III	IV	II	IV
<i>Carex digitata</i>	QF	I	II	I	II	II	r	I	V	III	.	.	I	II	III	V	II
<i>Fragaria vesca</i>		II	.	.	.	I	IV	IV	III	IV	I	I	IV	II	.	I	III	II	V	III	I
<i>Paris quadrifolia</i>	QF	IV	I	III	r	II	IV	III	IV	II	II	IV	II	.	.	.	III	I	II	+	I
<i>Stellaria holostea</i>	QF	II	.	II	.	II	IV	III	III	III	III	V	III	II	.	.	V
Д. в. класса <i>Vaccinio-Piceetea</i>																					
<i>Picea abies</i>	A/B	IV/IV	IV/IV	V	V	V	V	V	V	V
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>		I	IV	III	IV	III	.	I	.	.	.	r	.	IV	V	V	II	V	III	V	I
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	D	IV	III	II	.	III	I	I	IV	V	III	V	II	IV	V	IV	II	III	III	III	.
<i>Trientalis europaea</i>		V	V	V	IV	V	IV	IV	V	V	V	V	V	IV	V	IV	III	V	V	III	.
<i>Pleurozium schreberi</i>	D	.	V	V	I	.	III	IV	V	V	III	V	V	V	V	V	IV	V	IV	V	IV
<i>Dicranum scoparium</i>	D	.	.	I	.	.	IV	II	III	V	V	I	IV	V	V	V	II	IV	III	IV	.
<i>Linnaea borealis</i>		IV	V	III	III	III	II	II	V	IV	.	V	V	V	V	V	II	III	IV	V	V

Синтаксон/фитоценоз		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20																			
<i>Orthilia secunda</i>		II	IV	IV	II	III	II	II	III	III	.	.	V	II	+	III	I	III	III	III	.																			
<i>Hylocomium splendens</i>	D	V	V	V	V	IV	III	II	V	V	II	V	V	V	V	V	IV	V	V	V	IV																			
<i>Vaccinium myrtillus</i>		III	IV	II	IV	III	III	I	III	V	IV	I	.	V	V	V	IV	V	IV	V	V																			
<i>Lycopodium annotinum</i>		III	III	III	I	I	.	.	IV	IV	I	IV	III	III	II	IV	II	I	II	I	III																			
<i>Moneses uniflora</i>		I	.	.	r	II	.	.	+	I	r	r	II	.	.	I	I	.	III	III	.																			
Д. в. класса <i>Quercus-Fagetea</i>																																								
<i>Daphne mezereum</i>	B+C	.	.	.	IV	II	II	I	I	I	.	IV	II	.			.			I	+	+	.																	
<i>Asarum europaeum</i>		I	III	.	.	I	II	II							I											
<i>Viola mirabilis</i>		.	.	.	II	I	II	.	II	+	.	III	II													.			.			+	+	.						
<i>Viburnum opulus</i>	B+C	I	I	I																			.			.			.	r	.
																																						.		
														.			.																							

Примечание. 1—3 — *Aconito septentrionalis*—*Piceetum obovatae* subass. *typicum* subass. nov. hoc loco — голотип (holotypus) подсоюза *Atrageno sibiricae-Piceenion obovatae*: **1** — Респ. Коми (Печорский, Удорский р-ны; Троицко-Печорский р-н — южная часть Печоро-Ильчского зап.), Архангельская обл. (Пинежский р-н — Пинежский зап.), Пермская обл. (Красновишерский р-н — Вишерский зап.) (материалы авторов); **2** — Респ. Коми, Троицко-Печорский р-н — северная часть Печоро-Ильчского зап. (Корчагин, 1940, табл. 18, колонки 25,26,28,30,31); **3** — Респ. Коми, бассейн р. Нем, притока р. Вычегды (Колесников, 1985; оп. 23, 46, 51(17), 63, 67(22), 68). **4—5** — *A. s.*—*P. o* subass. *filipenduletosum ulmariae* subass. nov. hoc loco: **4** — Архангельская обл., Пинежский р-н (Сабуров, 1972; табл. 11, колонка 10); **5** — Респ. Коми (Печорский, Удорский р-ны; Троицко-Печорский р-н — южная часть Печоро-Ильчского зап.), Архангельская обл. (Пинежский р-н — Пинежский зап.) (материалы авторов). **6—7** — *Pulmonario obscurae*—*Piceetum abietis* ass. nov. hoc loco — Респ. Коми (Прилузский р-н), Костромская обл. (Вохомский, Межевский, Павинский, Чухломской р-ны) (материалы авторов): **6** — *P. o.*—*P. a.* subass. *typicum* subass. nov. hoc loco; **7** — *P. o.*—*P. a.* subass. *filipenduletosum ulmariae* subass. nov. hoc loco.

Материалы В. Б. Мартыненко с соавт. (2008), Южный Урал: **8** — *Bistorto majoris-Piceetum obovatae* ass. nov. prov. var. *Caltha palustris* (опубликована как *A. s.*—*P. o* subass. *equisetosum sylvatici* var. *Caltha palustris* Martynenko et al. 2008, табл. 71); **9** — *B. m.*—*P. o.* (опубликована как *A. s.*—*P. o* subass. *equisetosum sylvatici* var. *typica* Martynenko et al. 2008, табл. 71); **10** — *B. m.*—*P. o.* (опубликована как *A. s.*—*P. o* subass. *aconogonietosum alpini* Martynenko et al. 2008, табл. 70); **11** — *Adenophoro lilifoliae-Piceetum obovatae* ass. nov. prov. (опубликована как *A. s.*—*P. o* subass. *diplyzietozum sibirici* Martynenko et al. 2008, табл. 70); **12** — *Equiseto scirpoidis-Piceetum obovatae*¹ Martynenko et Zhigunova 2004 (по Мартыненко и др., 2007, табл. 60); **13** — *Linnaeo borealis-Piceetum abietis* (Caj. 1921) K.-Lund 1967 subass. *abietosum sibiricae* (Мартыненко и др., 2008).

Материалы J. Kielland-Lund (1981), юго-восточная Норвегия: **14** — *L. b.*—*P. a.*² subass. *myrtilletosum*³ K.-Lund 1981; **15** — *L. b.*—*P. a.* subass. *dryopteridetosum*³ K.-Lund 1981; **16** — *L. b.*—*P. a.* subass. *athyrietosum*³ K.-Lund 1981; **18** — *Melico nutantis-Piceetum abietis* (Caj. 1921) K.-Lund 1962 subass. *aconietosum*³ K.-Lund 1981; **19** — *M. n.*—*P. a.* subass. *typicum*³ K.-Lund 1981.

Прочие опубликованные материалы: **17** — *Maianthemo-Piceetum abietis* subass. *pleuroziosum* Korotkov 1986 (по Коротков, 1991), Новгородская обл. **20** — *Quercus roboris-Piceetum abietis* (W. Mat. 1952) Mat. et Pol. 1955 subass. *galeobdoletosum* Shaposhnikov et al. 1988 (по Шапошников и др., 1988), Тверская обл.

Обозначения синтаксонов высокого ранга: *QF* — *Quercus-Fagetea*.

Здесь и в табл. 2—4 обозначения ярусов лесного фитоценоза: А — древостой (А1 — высокий господствующий подъярус древостоя, А2 — низкий подчиненный подъярус древостоя), В — ярус подлеска и подроста, С — травяно-кустарничковый ярус, D — мохово-лишайниковый ярус. В ряде случаев, с целью лучшей сопоставимости разных выборок по константности вида, входящего в состав нескольких ярусов, используется объединение показателей константности из этих ярусов (или подъярусов) в одной строке таблицы. При этом символ «+» используется в обозначении ярусов в тех случаях, когда в каждом описании вид отмечен только в одном из указанных ярусов (подъярусов), но при расчете его константности целесообразно учитывать просто факт его присутствия, вне зависимости от распределения по ярусам. Символ «/» используется в тех ситуациях, когда константность вида в выборке рассчитана отдельно по каждому из перечисленных ярусов (соответствующие значения приводятся в одной и той же клетке таблицы, разделенные этим символом).

¹ Константность видов указана для ассоциации в целом, без учета синтаксонов более низких рангов.

² Для ассоциации *Eu-Piceetum* (Caj. 1921) K.-Lund 1967 приведено ее современное валидное название, согласно Кодексу (Вебер и др., 2005).

³ Для оценок константности рассчитана медиана из значений всех выборок, приведенных автором (Kielland-Lund, 1981).

Таблица 2

Синоптическая таблица подсоюза *Atrageno sibiricae*—*Piceenion obovatae* suball. nov. hoc loco
Synoptic table of the suballiance *Atrageno sibiricae*—*Piceenion obovatae* suball. nov. hoc loco

Синтаксон/фитоценоз		1	2	3	4 ¹	5	6 ²	7	8	9	10	11	12
Число описаний		17	11	6	16	29	23	6	11	29	28	10	11
Диагностические виды подсоюза <i>Atrageno sibiricae</i>—<i>Piceenion obovatae</i>													
<i>Atragea sibirica</i>	B+C	IV	III	IV	II	III	V	V	II	I	IV	V	II
<i>Picea obovata</i>	A1/A2	V	V	V	3	V	V/V	V/V	V/V	V/IV	V/V	II	II
<i>P. obovata</i>	B/C	V/IV	V	V	4	V/III	V/V	V	V	III	IV	I/II	II/I
<i>Aconitum septentrionale</i> (A. <i>lycoctonum</i>)		V	IV	V	V	V	.	IV	V	II	IV	V	V
<i>Cacalia hastata</i>		III	II	IV	I	III	I	V	II	III	IV	III	II
<i>Valeriana officinalis</i> / <i>wolgensis</i>		IV	II	III	IV	III	II	III	/III	I	/II	II	IV
<i>Milium effusum</i>		III	III	III	IV	III	.	.	IV	V	IV	IV	III
<i>Abies sibirica</i>	A1/A2	V	V/V	V	.	II	I	V/V	IV/V	III/IV	VV	II	III
<i>A. sibirica</i>	B/C	III/III	V	V	.	II/I	V	V	V	III	V	II/V	II/II
<i>Senecio nemorensis</i>		III	I	I	.	II	.	III	IV	IV	IV	.	.
<i>Veratrum lobelianum</i>		V	II	IV	.	IV	.	II	II	IV	II	.	.
<i>Stellaria nemorum</i> / <i>bungeana</i>		V	IV	II	III	I	V	/V	II/I	IV/r	I/II	III	IV
<i>Cirsium heterophyllum</i>		II	.	I	V	III	.	II	V	II	V	I	III
<i>Lathyrus vernus</i>		.	I	.	V	III	III	III	III	II	III	IV	IV
Д. в. асс. <i>Aconito septentrionalis</i>—<i>Piceetum obovatae</i> и субасс. <i>typicum</i>													
<i>Calamagrostis purpurea</i> / <i>langsдорffii</i>		IV	III	II	III	V	.	I	II	r	r	.	.
<i>Chamaenerion angustifolium</i>		IV	III	II	III	IV	.	II	I	II	I	.	I
<i>Rosa acicularis</i>	B/C	IV	III	IV	V	IV	/I
<i>Ranunculus propinquus</i>		III	I	.	II	IV	.	.	I	.	II	II	II
<i>Thalictrum minus</i>		I	III	I	III	II	I
Виды, дифференцирующие асс. <i>Equiseto scirpoidis</i>—<i>Piceetum obovatae</i>													
<i>Equisetum scirpoides</i>		.	.	.	I	I	V
<i>Cypripedium guttatum</i>		IV
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i>		IV
<i>Carex alba</i>		IV
<i>Vicia cracca</i>		I	.	.	.	I	III	I	.
<i>Poa trivialis</i>		III
<i>Sambucus sibirica</i>		II
Виды, дифференцирующие асс. <i>Adenophoro lilifoliae</i>—<i>Piceetum obovatae</i> ass. nov. prov.													
<i>Adenophora lilifolia</i>		II	V	+	r	II	.	.
<i>Impatiens noli-tangere</i>		IV	r	.	r	I	.
<i>Galium uliginosum</i>		I	.	III
<i>Lathyrus gmelinii</i>		III	I	.	I	.	.
<i>Pulmonaria mollis</i>		III	II	.	II	.	.
<i>Cystopteris fragilis</i>		III	I
<i>Conioselinum tataricum</i>		I	.	III
Виды, дифференцирующие асс. <i>Bistorto majoris</i>—<i>Piceetum obovatae</i> ass. nov. prov.													
<i>Bistorta major</i>		.	.	.	II	II	IV	.	V	V	IV	.	.
<i>Hieracium albocostatum</i>		III	IV	IV	.	.
<i>Hylocomiastrum umbratum</i>	D	II	.	.	.	I	.	.	III	II	IV	.	.
<i>Aconogonon alpinum</i>		+	V	III	.	.
<i>Hypericum maculatum</i>		II	III	III	.	.
<i>Dryopteris filix-mas</i>		II	II	II	.	.
<i>Carex brunnescens</i>		II	II	r	.	.
Д. в. асс. <i>Pulmonario obscurae</i>—<i>Piceetum abietis</i> и субасс. <i>typicum</i>													
<i>Picea abies</i>	A	IV	IV
<i>P. abies</i>	B	IV	IV
<i>Pulmonaria obscura</i>		.	.	.	r	.	II	III	.	.	.	IV	V
<i>Aegopodium podagraria</i>		.	.	.	II	.	II	V	III	+	II	V	V
<i>Tilia cordata</i>	A/B/C	/III/.	/II/.	.	+	.	I/III/III	I/III/II
Виды, дифференцирующие субасс. <i>filipenduletosum ulmariae</i> (асс. A. s.—<i>P. o.</i>, <i>P. o.</i>—<i>P. a.</i>) и вар. <i>Caltha palustris</i> (асс. B. m.—<i>P. o.</i>)													
<i>Filipendula ulmaria</i>		I	I	II	IV	V	.	.	IV	.	+	V	II
<i>Geum rivale</i>		I	.	.	II	IV	.	.	V	.	I	V	I
<i>Ranunculus repens</i>		I	.	.	III	II	.	.	IV	.	.	III	.
<i>Caltha palustris</i>		II	.	.	IV	.	.	III	.
<i>Viola epipsila</i>		II	.	.	r	III	IV	I
<i>Cirsium oleraceum</i>		.	.	II	II	I	.	.	II	.	r	V	I
<i>Trollius europaeus</i>		I	.	.	III	V	.	.	I	.	I	III	I
Прочие виды													
<i>Solidago virgaurea</i>		III	I	IV	II	IV	.	IV	III	V	V	I	III

Синтаксон/фитоценоз	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Geranium sylvaticum</i>	IV	IV	III	V	IV	.	II	V	III	IV	III	II
<i>Equisetum sylvaticum</i>	III	V	V	IV	IV	.	.	V	I	V	V	V
<i>Sorbus aucuparia</i>	V/III	V	V	III	III/II	.	V	V	V	IV	IV/IV	V/V
<i>Galium boreale</i>	II	I	IV	II	IV	IV	V	I	+	II	I	I
<i>Crepis paludosa</i>	I	.	I	IV	II	.	.	V	.	IV	IV	II
<i>Rubus idaeus</i>	V	IV	III	II	III	IV	V	V	V	V	V	IV
<i>Equisetum pratense</i>	III	I	.	III	IV	II	V	.	.	r	IV	IV
<i>Athyrium filix-femina</i>	II	.	III	I	I	I	V	V	IV	IV	V	II
<i>Sanionia uncinata</i>	II	.	IV	IV	III	.	II	.	IV	.	IV	III
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	I	V	V	IV	V	V	IV	IV
<i>Diplazium sibiricum</i>	V	III	V	.	II	IV	V	.	r	.	IV	II
<i>Phegopteris connectilis</i>	III	I	III	II	II	.	V	II	I	III	V	IV
<i>Betula pubescens</i>	III/.	.	.	1/.	IV/.	.	III/III	V/II	IV/III	IV/III	IV/.	III/.
<i>B. pubescens</i>	III/III	.	.	6	III/III	.	V/.	III/.	II/.	III/.	I/.	I/.
<i>Cerastium pauciflorum</i>	II	V	IV	III	IV	.	.

Примечание. Материалы авторов: **1** — *Aconito septentrionalis*—*Piceetum obovatae* subass. *typicum* subass. nov. hoc loco; **5** — *A. s.*—*P. o.* subass. *filipenduletosum ulmariae* subass. nov. hoc loco; **11** — *Pulmonario obscurae*—*Piceetum abietis* ass. nov. hoc loco subass. *typicum* subass. nov. hoc loco; **12** — *P. o.*—*P. a.* subass. *filipenduletosum ulmariae* subass. nov. hoc loco.

Опубликованные материалы других исследователей: **1, 5**—Респ. Коми, бассейн р. Нем, притока р. Вычегды (Колесников, 1985; оп. 23, 46, 51(17), 63, 67(22), 68); **2** — Печоро-Илычский зап., северная часть (Корчагин, 1940, табл. 18, колонки 25,26,28,30,31); **3** — бассейн р. Нем, притока Вычегды (Колесников, 1985; оп. 23, 46, 51(17), 63, 67(22), 68); **4** — бассейн р. Пинеги (Сабуров, 1972; табл. 11, колонка 10); **6** — *Equiseto scirpoidis*—*Piceetum obovatae*² Martynenko et Zhigunova 2004 (Мартыненко и др., 2007, табл. 60); **7** — *Adenophoro lilifoliae*—*Piceetum obovatae* ass. nov. prov. (Мартыненко и др., 2008, табл. 70; опубликована как *A. s.*—*P. o.* subass. *diplozetozium sibirici* in Martynenko et al. 2008); **8** — *Bistorto majoris*—*Piceetum obovatae* ass. nov. prov. var. *Caltha palustris* (там же, табл. 71; опубликована как *A. s.*—*P. o.* subass. *equisetosum sylvatici* var. *Caltha palustris* in Martynenko et al. 2008); **9** — *B. m.* — *P. o.* (там же, табл. 70; опубликована как *A. s.*—*P. o.* subass. *aconogonietosum alpini* in Martynenko et al. 2008); **10** — *B. m.* — *P. o.* (там же, табл. 71; опубликована как *A. s.*—*P. o.* subass. *equisetosum sylvatici* var. *typica* in Martynenko et al. 2008); **11, 12** — Архангельская обл., Пинежский р-н (Сабуров, 1972; табл. 11, колонка 10).

¹ В публикации Д. Н. Сабурова (1972) для видов деревьев не указана константность в выделенных им выборках описаний (фитоценозах), а лишь приведена доля участия в составе древостоя по 10-балльной шкале.

² Константность видов указана для ассоциации в целом, без учета синтаксонов более низких рангов.

dosum, *P. crenato-athyrietosum* (Корчагин, 1940); таволгово-вейниковые ельники и березо-ельники — *P. filipenduletosum*, *Betuleto*—*Piceetum geranosocalamagrostosum* (Корчагин, 1940); высокотравно-папоротниковые, крупнопапоротниковые, аконитовые ельники (Мартыненко, 1999б). Для производных березняков, относящихся к ассоциации *Aconito septentrionalis*—*Piceetum obovatae*, используются (Дегтева, 2001) такие названия, как *Betuletum aconitosum* (березняки аконитовые), *Betuletum magnoherbosum* (крупнотравные), *B. aconitosum* var. *inundatum* (аконитовые приречные), *B. filipenduletosum* (таволговые).

С использованием доминантно-детерминантно-го классификационного подхода часть высокотравных бореальных лесов востока европейской части России (включая *Melico nutantis*—*Piceetum aconitosum* — по: Kielland-Lund, 1981) была описана И. Б. Кучеровым (KucheroV, 2008) в качестве асс. *Aconito-Piceetum* с выделением в ней ряда субассоциаций. При этом субасс. *typicum* (по Кучерову) практически соответствует асс. *Aconito septentrionalis*—*Piceetum obovatae*, а его субасс. *aegopodiosum* обнаруживает сходство с асс. *Pulmonario-Piceetum*.

Асс. *Aconito septentrionalis*—*Piceetum obovatae* была выделена и охарактеризована ранее (Заугольнова, Морозова, 2004), однако в цитируемой работе не приведен номенклатурный тип (голотип); кроме того, тогда был использован ограниченный фактический материал. Эти обстоятельства привели к необходимости валидизировать эту ассоциацию.

Дополнительные исследования на севере южной тайги позволили выделить также асс. *Pulmonario obscurae*—*Piceetum abietis*, которая в данной работе описывается впервые.

Асс. *Aconito septentrionalis*—*Piceetum obovatae* (табл. 3; голотип — оп. 8)

Ассоциация выделена (табл. 2, 3) по следующим диагностическим видам: *Aconitum septentrionale* (*A. lycoctonum*), *Veratrum lobelianum*, *Calamagrostis purpurea*, *Chamaenerion angustifolium* — из группы бореального высокотравья, а также *Ranunculus propinquus* и *Rosa acicularis*. Мы сохраняем вид *Aconitum septentrionale* в названии ассоциации, поскольку она представляет собой типовой синтаксон подсоюза, а сам вид входит в диагностический комплекс подсоюза.

Асс. *Aconito septentrionalis*—*Piceetum obovatae* объединяет высокотравные темнохвойные и мелколиственные леса, представленные на востоке европейской части России в разнообразных местообитаниях северной и средней тайги. Ее сообщества встречаются на предгорной аккумулятивной равнине (на суглинистых, карбонатно-моренных и покровных лессовидных суглинках), в низкогорьях и среднегорьях Среднего Урала, в денудационном типе ландшафта на карбонатных или на кислых метаморфических породах, в аккумулятивно-денудационном типе ландшафта на карбонатном и моренном суглинистом чехле. Типичны для сообществ ассоциации такие местообитания, как поймы рек,

Ассоциация *Aconito septentrionalis*—*Piceetum obovatae*

Association *Aconito septentrionalis*—*Piceetum obovatae*

Субассоциация	<i>typicum</i> (I)																				
Вариант																					
Формация	Пихто-ельники																		Ельники		
Тип местообитания	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3
Площадь описания, м ²	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	400	400	400
Сомкнутость яруса А	0.5	0.6	0.6	0.2	0.6	0.3	0.3	0.4	0.3	0.3	0.6	0.3	0.7	0.5	0.5	0.6	0.4	0.6	0.5	0.5	
Покрывтие, %:																					
ярус В	40	20	10	15	10	20	10	10	10	40	10	10	30	40	25	60	30	20	35	40	
ярус С	90	98	99	100	95	95	90	90	90	80	70	85	80	70	95	85	95	95	80	80	
ярус D	40	80	70	70	85	60	90	60	80	50	75	60	60	5	35	35	30	35	15	25	
Номер описания:																					
авторский	5	31	28	29	32	13	20	21	30	7	74	17	81	7	2	80	76	52	77	79	
табличный	1	2	3	4	5	6	7	8*	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
Диагностические виды асс. <i>Aconito septentrionalis</i> — <i>Piceetum obovatae</i> и субасс. <i>typicum</i>																					
<i>Calamagrostis purpurea</i> / <i>langsdorffii</i>	+	+	1	+	+	.	1	1	1	.	1	.	+	.	+	+	1	1	1	1	
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	+	+	1	+	.	1	+	+	+	+	+	+	+	1	
<i>Ranunculus propinquis</i>	+	+	+	+	+	.	+	+	.	.	.	+	+	1	+	1	
<i>Thalictrum minus</i>	1	+	+	+	
<i>Rosa acicularis</i>		./+	.	.	./.	.	./+	.	.	./+	./1	./+	./+	./+	+1	./1	./1	./.	./.	./.	
<i>Diplazium sibiricum</i>	2	3	2	2	2	2	2	2	2	1	2	3	+	2	4	5	4	.	.	.	
Д. в. субасс. А. s.— <i>P. o. filipenduletosum ulmariae</i>																					
<i>Filipendula ulmaria</i>	+	+	+	+	+	+	
<i>Geum rivale</i>	+	
<i>Ranunculus repens</i>	+	
<i>Caltha palustris</i>	
<i>Viola epipsila</i>	1	2	+	.	1	+	1	.	.	.	
<i>Cirsium oleraceum</i>	
<i>Trollius europaeus</i>	+	+	+	+	
Д. в. субасс. А. s.— <i>P. o. filipenduletosum ulmariae</i> вар. <i>Alnus incana</i>																					
<i>Alnus incana</i>	A	
<i>A. incana</i>	B	
<i>A. incana</i>	C	
<i>Thalictrum flavum</i>	+	1	.	.	.	
<i>Lactuca sibirica</i>	+	.	.	.	
<i>Pyrola rotundifolia</i>	VP	+	
<i>Galium palustre</i>	Alg	
<i>Marchantia polymorpha</i>	D	
<i>Ribes rubrum</i> s. l.	C	
Д. в. субасс. А. s.— <i>P. o. filipenduletosum ulmariae</i> вар. <i>Carex loliacea</i>																					
<i>Carex loliacea</i>	
<i>Rubus chamaemorus</i>	
<i>Juniperus communis</i>	C	
<i>Sphagnum warnstorffii</i>	D	
<i>Galium uliginosum</i>	Alg	
<i>Crepis paludosa</i>	+	
<i>Carex vesicaria</i>	Alg	+	
<i>Salix caprea</i>	A/B	
<i>Thalictrum aquilegifolium</i>	+	1	.	+	.	1	.	.	
Д. в. подсоюза <i>Atrageno sibiricae</i> — <i>Piceenion obovatae</i>																					
<i>Aconitum septentrionale</i>	3	3	3	4	3	2	2	1	1	1	+	1	1	3	1	1	1	1	2	1	
<i>Cacalia hastata</i>	+	.	.	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Valeriana officinalis</i> / <i>wolgensis</i>	.	.	+	+	+	+	1	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	
<i>Milium effusum</i>	1	2	2	+	+	2	.	1	2	2	.	.	1	+	
<i>Atragene sibirica</i>	.	+	+	.	2	.	.	+	.	2	1	+	+	1	1	1	2	+	+	+	
<i>Abies sibirica</i>	A1+A2	1	2	2	3	1	2	2	2	2	.	2	1	1	2	2	
<i>A. sibirica</i>	B	2	2	1	1	2	1	2	2	1	2	
<i>A. sibirica</i>	C	+	.	+	.	.	.	+	.	.	1	+	+	+	+	1	1	.	.	.	
<i>Senecio nemorensis</i>	+	.	.	.	+	.	+	.	+	+	+	1	1	1	
<i>Veratrum lobelianum</i>	1	1	1	1	1	+	1	+	1	.	+	.	+	+	+	+	+	.	.	+	
<i>Stellaria nemorum</i> / <i>bungeana</i>	1	.	2	2	+	1	1	+	1	+	+	+	+	+	1	+	+	1	1	1	
<i>Cirsium heterophyllum</i>	1	1	1	.	1	.	+	1	.	.	
<i>Picea obovata</i>	VP A	3	3	3	2	3	2	2	2	1	2	3	2	3	3	3	4	3	4	3	
<i>P. obovata</i>	VP B	2	1	1	1	+	1	.	.	2	2	2	1	3	.	2	4	3	1	2	
<i>P. obovata</i>	VP C	+	.	+	+	+	+	1	1	+	+	+	2	.	.	

Таблица 3

Zaugolnova et Morozova ex hoc loco

Zaugolnova et Morozova ex hoc loco

<i>filipenduletosum ulmariae</i> (II)																													
<i>typicus</i>							<i>Alnus incana</i>							<i>Carex loliacea</i>															
Березняки			Пихто-ельники				Ельники				Сероольша-ники			Ельники															
3	3	2	3	3	5	3	3	5	5	3	5	5	3	3	3	3	3	3	3	1	4	1	4	4	4				
400	400	400	400	400	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100				
0.4	0.3	0.9	0.9	0.9	0.5	0.4	0.6	0.4	0.6	0.4	0.6	0.6	0.6	0.8	0.6	0.3	0.3	0.2	0.4	0.3	0.1	0.1	0.3	0.1	0.05				
2	45	2	15	10	20	30	10	30	15	20	40	15	25	25	45	30	30	45	40	30	25	20	10	20	30				
85	90	80	95	60	99	99	98	95	100	75	98	90	40	90	90	95	80	75	80	80	70	80	75	95	85				
0	2	1	5	0.1	90	90	60	90	80	40	40	70	40	15	50	40	5	60	20	95	85	95	25	50	98				
115	115	55	61	76	37	40	73	88	92	51	19	20	oa15	ps23	ps26	t4	oa10	os30	ps25	94	38	44	43	40	56				
21	22	23	24	25	26	27**	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	I	II		
1	1	1	2	1	1	2	2	1	1	+	1	+	+	1	+	+	1	+	+	+	+	1	2	1		IV	V		
1	1	1	.	1	1	1	1	.	+	1	1	1	+	+	+	+	+	+	1		IV	IV	
+	+	.	+	+	1	1	.	+	+	+	1	+	+	.	.	1	1	1	+	1	+		III	IV	
1	1	1	1	1		I	II
./.	.	.	./+	.	./.	.	./+	./.	./+	./.	./.	./.	./.	./.	./.	./.	./.	./.	./.	./.	./.	./.		IV	IV
.	1	.	.	.	2	.	2	.	+	.	.	2	.	1	+		V	II
1	1	1	1	1	3	3	1	1	1	2	+	1	1	+	1	+	3	2	1	3	3	2	3	3	2		II	V	
+	+	1	1	+	1	1	.	.	.	+	+	+	1	.	+	+	+	.	.	2	1	1	+	2	1		I	IV	
.	+	1	+	+	+	+	.	2	1		I	II	
.	+	1	+	1	+	+	+	+	+	2	1	.	1	1	1		II	III	
1	1	+	+	1	1	1	2	2	+	.	+	.	+	+	+	2	+	+	1	.	1	1	1	1	.		I	V	
.			
.			
1	1			
.			
1	1	+	+	1	1	2	2	2	+	.	+	.	+	+	+	2	+	+	1	.	1	1	1	1	.				
.			
.			
1	+	.	.	+	1	2	2	2	1	+	1	1	+	+	+	.	1	+	+	1	1	.	1	2	.		V	V	
1	.	1	1	1	2	3		V	I
1	1	1	1	1	1	.	1	3	2	2	1	2	.	+	.	1	1	.		II	III	
1	1	.	+	.	3	3	3	3	2	2	3	2	3	3	4	3	2	2	2	3	2	2	2	2	1		V	V	
1	1	.	1	2	2	2	1	+	1	2	2	1	2	2	2	2	1	1	2	2	.	1	1	2		V	V		
.	+	+	+	+	1	+	+	+	1	1	1	.	+	1	1		IV	III	

Табличный номер	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
Д. в. подсоюза <i>Melico-Piceenion</i>																					
<i>Melica nutans</i>		+	+	+	+	+	.	.	
<i>Rubus saxatilis</i>		.	1	1	.	1	1	.	1	.	.	+	2	1	.	+	
<i>Fragaria vesca</i>		1	.	.	+	.	+	+	+	.	.	.	
<i>Paris quadrifolia</i>	<i>QF</i>	+	.	+	+	.	+	.	+	.	+	.	+	+	+	+	+	.	.	.	
<i>Stellaria holostea</i>	<i>QF</i>	1	1	1	+	+	.	.	.	+	+	
Д. в. подсоюза <i>Eu-Piceenion</i> и союза <i>Piceion excelsae</i>																					
<i>Oxalis acetosella</i>		3	3	3	3	.	2	2	2	2	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Maianthemum bifolium</i>		1	+	.	.	1	1	1	2	2	2	1	+	+	.	+	+	.	.	.	
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>		2	2	3	.	2	2	2	1	1	2	1	+	1	.	.	.	+	1	+	
<i>Rhytiadelphus triquetrus</i>	D	+	+	.	+	.	+	+	.	1	1	
Д. в. порядка <i>Vaccinio-Piceetalia</i> и класса <i>Vaccinio-Piceetea</i>																					
<i>Pleurozium schreberi</i>	D	2	4	3	3	4	2	2	2	3	3	3	1	2	1	1	1	1	2	1	
<i>Hylocomium splendens</i>	D	3	1	1	1	2	1	3	2	2	+	3	3	3	2	2	2	1	1	1	
<i>Trientalis europaea</i>		1	1	1	+	1	+	+	+	+	1	1	+	+	.	+	+	+	+	+	
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	D	1	1	.	.	2	2	2	1	1	2	1	2	1	.	.	1	.	+	+	
<i>Linnaea borealis</i>		1	+	.	1	1	.	+	.	.	+	2	.	2	.	+	+	1	.	+	
<i>Orthilia secunda</i>		+	.	.	.	2	+	1	+	
<i>Vaccinium myrtillus</i>		.	1	1	+	1	+	+	+	+	
<i>V. vitis-idaea</i>		1	+	
<i>Dicranum scorparium</i>	D	1	1	1	1	2	1	1	.	+	+	+	.	+	
<i>Lycopodium annotinum</i>		+	+	+	.	+	+	+	+	.	.	+	
Д. в. класса <i>Quercio-Fagetea</i>																					
<i>Adoxa moschatellina</i>		.	.	1	+	+	+	.	.	.	+	+	+	.	+	.	.	+	.	+	
<i>Lathyrus vernus</i>		
Прочие виды																					
<i>Geranium sylvaticum</i>		+	+	+	1	2	+	+	+	.	+	+	+	1	1	
<i>Rubus idaeus</i>		1	.	+	2	.	1	+	1	+	1	1	1	1	+	1	2	2	+	+	
<i>Rhodobryum roseum</i>	D	.	.	1	1	.	.	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>		1	+	1	1	.	+	+	+	+	1	+	+	+	
<i>Sorbus aucuparia</i>	<i>QF</i> B	+	1	+	+	1	2	2	2	2	1	+	.	+	.	1	1	2	.	+	
<i>Solidago virgaurea</i>		+	.	.	+	1	.	+	.	+	.	+	+	+	+	1	
<i>Equisetum sylvaticum</i>		1	1	.	.	+	+	1	.	2	.	.	1	1	.	1	
<i>E. pratense</i>		.	1	+	1	+	.	+	1	1	3	1	+	
<i>Galium boreale</i>		+	.	+	.	+	+	+	+	+	
<i>Betula pubescens</i>	<i>Alg</i> A	1	1	+	.	.	1	.	1	.	2	.	.	1	.	.	.	2	.	.	
<i>B. pubescens</i>	<i>Alg</i> B	+	+	1	.	+	.	.	.	+	.	.	+	.	.	+	.	.	1	1	
<i>B. pubescens</i>	<i>Alg</i> C	+	+	+	+	.	+	.	+	.	+	+	+	+	.	.	
<i>Vicia sepium</i>		+	.	+	.	+	+	+	+	+	
<i>Luzula pilosa</i>		.	+	.	.	+	+	+	.	+	+	.	
<i>Rubus arcticus</i>		1	+	+	+	+	+	
<i>Sanionia uncinata</i>	D	+	.	+	+	+	.	+	.	1	1	
<i>Angelica sylvestris</i>		+	.	+
<i>Polytrichum commune</i>	<i>VP</i> D	.	.	.	2	1	2	1	1	2	1	.	+	+	
<i>Sorbus aucuparia</i>	<i>QF</i> C	+	+	+	+	1	.	+	.	+	2	.	.	.		
<i>Crepis sibirica</i>		+	+	
<i>Veronica longifolia</i>		+	.	.	.	+	
<i>Phegopteris connectilis</i>		2	1	2	2	1	2	2	3	2	1	+	
<i>Dryopteris expansa</i>		3	2	3	.	3	3	2	3	3	2	+	
<i>Rhytiadelphus subpinnatus</i>	D	.	.	+	.	.	+	+	+	+	.	+	.	.	
<i>Sciurohypnum reflexum</i>	D	.	+	+	+	.	3	5	4	3	
<i>Saussurea alpina</i>		+	
<i>Elymus caninus</i>		+	.	1	+	2	.	+	.	
<i>Lonicera pallasii</i>	B/C	+	+	+
<i>Geranium albiflorum</i>		+	1	1	+	+	1	
<i>Alchemilla</i> sp.		.	+	+	+	.	
<i>Bistorta major</i>		+	.	
<i>Rubus humulifolius</i>		
<i>Calamagrostis obtusata</i>		1	.	.	2	+	+	
<i>Viola biflora</i>		+	.	.	2	2	.	.	.	1	1	.	
<i>Mnium</i> sp.	D	2	1	1	1	+	1	.	.	
<i>Barbilophozia lycopodioides</i>	D	+	1	2	1	1	.	+	
<i>Cirriphyllum piliferum</i>	D	+	+	.	+	.	+	+	.	.	
<i>Lonicera altaica</i>	C	1	+	+	.	.	1	.	.	.	
<i>Athyrium filix-femina</i>	<i>QF</i>	+	2	+	1	+	
<i>Pinus sibirica</i>	A/B	2/+	.	.	./+	./+	.	.	1	.	+	

Продолжение таблицы 3

21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	I	II	
+	+	.	.	+	+	1	+	+	+	II	II
+	+	.	+	1	1	1	1	.	.	1	1	+	.	.	2	1	2	1	+	+	III	IV
.	+	+	+	+	II	I
.	+	.	.	.	3	.	+	+	.	.	+	.	+	+	+	+	+	.	.	+	+	.	IV	II
.	.	1	.	+	+	+	+	+	II	II
+	.	.	.	+	1	2	3	2	1	2	2	2	+	+	+	2	+	+	1	+	+	+	.	1	+	+	V	V
.	1	2	1	1	1	1	+	1	+	+	+	1	.	1	+	+	+	+	+	.	+	+	V	III
.	3	2	3	2	1	2	3	2	+	+	+	+	.	+	+	+	1	1	.	1	1	+	V	IV
.	+	1	2	+	1	1	1	1	+	1	.	.	1	+	II	III
.	+	+	.	+	2	2	2	2	1	1	2	3	.	2	+	.	+	1	+	+	3	2	3	2	2	2	V	V
.	+	.	.	+	.	.	1	1	1	1	2	2	.	+	.	.	+	+	+	+	3	3	3	2	1	3	V	IV
+	+	.	.	.	1	+	1	1	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	2	+	V	V
.	+	+	1	+	+	+	.	.	.	+	1	2	1	.	1	1	+	IV	III
.	1	+	+	+	.	+	1	2	+	+	+	1	.	1	+	+	+	+	.	.	.	+	IV	III
.	+	+	+	+	+	+	+	1	1	+	+	+	+	II	III
.	1	1	1	1	1	+	1	2	+	+	+	.	.	+	III	III
.	+	+	+	1	.	+	+	1	+	1	1	1	1	1	I	III
.	+	1	1	1	1	1	1	III	II
.	+	.	.	+	1	.	.	+	III	I
.	+	+	1	.	2	2	.	1	+	.	.	+	.	+	+	.	1	1	1	+	+	+	III	III
1	1	+	1	1	1	1	+	2	+	+	1	+	+	1	+	1	1	IV	IV	
.	1	.	.	.	1	.	+	+	+	.	1	.	.	+	4	.	.	.	+	.	.	IV	III	
.	.	.	1	1	1	.	.	1	.	+	+	+	.	.	+	.	.	1	+	+	+	.	+	.	+	IV	III	
+	+	+	+	1	+	1	1	+	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	+	+	1	1	+	III	V	
+	+	+	+	1	.	.	1	1	1	.	+	+	+	+	+	+	.	.	V	III
+	1	.	+	+	.	.	1	1	1	.	+	+	+	+	+	+	+	III	IV	
.	+	.	+	.	2	1	2	2	1	1	1	2	1	.	2	2	.	1	2	1	2	1	.	2	.	III	IV	
1	1	1	1	1	1	1	.	+	3	.	1	+	1	2	+	+	.	2	1	.	III	IV	
+	+	.	+	+	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	1	.	+	1	+	II	IV
3	2	4	4	4	.	+	1	1	1	1	2	1	1	3	2	.	1	1	1	.	.	III	IV	
.	3	.	.	2	1	+	+	1	+	.	1	+	.	.	1	.	1	2	+	.	+	.	.	+	+	III	III	
+	+	+	+	+	+	+	1	1	+	.	.	.	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I	IV
.	+	+	.	+	+	+	1	+	.	.	.	+	+	+	+	.	+	+	II	III
.	.	.	+	.	+	.	.	1	+	+	.	.	.	+	+	+	+	.	+	1	II	III
+	+	+	+	+	.	.	1	+	+	.	.	+	+	+	2	+	+	1	III	III
.	1	1	2	+	+	.	1	+	+	+	.	.	.	1	.	III	I
1	.	.	+	1	+	.	1	1	+	.	+	+	1	I	II	
.	+	+	+	+	+	+	1	+	+	.	.	.	1	+	I	II	
.	2	1	2	2	+	III	II
.	+	.	.	.	2	1	1	2	1	+	1	III	II
.	+	2	.	.	.	+	+	.	.	III	I
.	+	III	I
+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	2	+	2	1	I	III
.	+	1	+	1	1	1	+	+	.	+	1	+	+	1	II	III
1	.	.	1	1	1	3	3	2	.	1	1	1	II	III
+	+	+	+	+	+	1	1	1	+	.	+	+	I	III
1	1	.	.	+	1	.	.	2	1	2	1	.	.	1	II	II
.	+	.	.	2	1	1	+	.	+	+	1	I	II
+	+	+	+	+	.	.	1	3	1	.	.	2	II	II
.	1	4	2	4	.	.	1	+	.	+	.	II	II
.	1	1	.	1	1	.	1	+	II	I
.	+	+	+	II	I
.	2	2	1	1	.	+	1	II	I
.	II	I
.	1	2/+	II	I

склоны речных террас, пологие горные склоны; иногда они встречаются и на равнинных водоразделах. Почвы чаще всего бурые лесные (реже подбуры), хорошо увлажненные и умеренно дренированные.

Асс. *Aconito-Piceetum* чаще всего представлена ельниками или пихто-ельниками. Сомкнутость древесного яруса (А) может сильно варьировать (0.2—0.6), но редко и лишь локально достигает значений 0.7—0.8; этот ярус может иметь два полога. Его видовой состав весьма разнообразен, хотя в качестве доминанта обычно выступает ель — *Picea obovata*, а дополняет ее пихта (*Abies sibirica*). Обычна небольшая примесь *Alnus incana*, *Betula pubescens*, *B. pendula*, *Populus tremula*, *Pinus sylvestris*, в некоторых регионах — также *Pinus sibirica*, *Larix sibirica*. Практически каждый из этих видов может выступать в качестве доминанта или содоминанта высокоотравных лесов. Во втором подъярусе дровостоя в таких сообществах обычно *Picea obovata*.

Ярус подроста и подлеска (В) хорошо развит; его покрытие достигает 40—60 %; он включает низкорослые деревья (*Sorbus aucuparia*, *Salix caprea*), подрост деревьев верхнего полога (*Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Betula pubescens*, иногда — *Pinus sibirica*) и кустарники (*Lonicerella pallasi*, *L. xylosteum*, *Ribes nigrum*, *R. rubrum*, *Spiraea media*). В поймах или на участках, подстилаемых карбонатными породами, может также возобновляться лиственница, если там отсутствует подлесок (Дылис, 1938).

Травяно-кустарничковый ярус (С) достигает покрытия 80—100 % и высоты до 1.0—1.5 м. В его составе выделяется 2—3 подъяруса. Для первого подъяруса наиболее характерен *Aconitum septentrionale*, постоянно присутствующий и нередко доминируют крупные папоротники — *Diplazium sibiricum*, *Dryopteris expansa*, *D. carthusiana*, чем объясняется использование для этих лесов таких названий как «высокотравно-папоротниковые» и «крупнопаяпоротниковые ельники» (Мартыненко, 1999б). Для субасс. *filipenduletosum* в этом подъярусе характерны мезогигрофильные виды высокотравья — *Filipendula ulmaria*, *Cirsium oleraceum*, *Trollius europaeus*.

Во втором подъярусе довольно типичны *Equisetum sylvaticum*, *E. pratense*, *Gymnocarpium dryopteris*, нередко высокого постоянства достигает *Vaccinium myrtillus*. В третьем подъярусе представлены виды бореального мелкотравья — *Oxalis acetosella*, *Linnaea borealis*, *Maianthemum bifolium*, *Luzula pilosa*. В производных сообществах (березняках, осинниках, смешанных лиственнично-еловых лесах) видовой состав этого яруса, как правило, не меняется существенно. В березняках и лиственнично-еловых лесах повышается участие неморальных видов и сокращается доля бореальных, кроме того, в них лучше (по сравнению с пихто-ельниками) развит подлесок и успешнее возобновляются темнохвойные виды деревьев.

Моховой ярус (D) развит весьма неоднородно: его покрытие в разных выборках описаний варьирует от 1—10 до 80 %, зеленомошные варианты типичны для северной тайги, а в средней покрытие яруса чаще оказывается ниже 40 %. Наибольшее обилие и постоянности достигают *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, местами увеличивается постоянство *Ptilium crista-castrensis*, *Rhyti-*

diadelphus triquetris, *Dicranum polysetum*. В березняках и лиственничниках моховой ярус развит слабо.

В пределах асс. *Aconito-Piceetum* можно, по нашим материалам, выделить 2 субассоциации: *typicum* (табл. 3, голотип — оп. 8) и *filipenduletosum ulmariae* (табл. 3, голотип — оп. 27). Обе они представлены как в северной, так и в средней тайге и встречаются в одних и тех же географических локалитетах, но занимают в них разные местообитания: субасс. *typicum* — менее увлажненные, субасс. *filipenduletosum* — сыроватые, иногда слабо дренированные.

Диагностические виды субасс. *typicum* — это д. в. ассоциации + *Diplazium sibiricum*. Обычно вид *D. sibiricum* приурочен к тем участкам сообществ, которые характеризуются влажными и богатыми почвами с хорошо развитой почвенной мезофауной (Смирнова, Коротков, 2001; Смирнова и др., 2006а).

Для субасс. *filipenduletosum ulmariae* характерны мезогигрофильные и нитрофильные виды (*Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Trollius europaea* и др.). Она включает 2 варианта (табл. 3). Вар. *Alnus incana* представлен в поймах малых притоков р. Пинеги (северная тайга). Сообщества вар. *Carex loliacea* отмечены в средней тайге на нижних частях склонов речных долин и в понижениях на водоразделах; для них характерно повышенное участие сфагновых мхов, вследствие чего этот вариант занимает переходное положение по отношению к сфагновым ельникам асс. *Rubo chamaemori-Piceetum abietis*.

Асс. *Pulmonario obscurae-Piceetum abietis* ass. nov. (табл. 4; голотип — оп. 3).

Ассоциация диагностируется по присутствию липы *Tilia cordata* (преимущественно в подлеске) и высокому постоянству и обилию таких неморальных видов, как *Aegopodium podagraria* и *Pulmonaria obscura*. Поскольку типовое описание (голотип) характеризуется доминированием *Picea abies*, то именно этот вид, согласно Международному Кодексу (Вебер и др., 2005, статья 5) использован в названии синтаксона.

Здесь стоит сказать, что сходное название (*Pulmonario-Piceetum*) использовано при описании еловых лесов Северо-Запада России (Василевич, 1983); однако описание этого синтаксона сделано невалидно, а по своему составу его сообщества сходны с асс. *Melico nutantis-Piceetum abietis* К.-Lund 1981, которая относится к подсоюзу *Melico-Piceetum* К.-Lund 1981.

В имеющемся материале асс. *Pulmonario-Piceetum* представлена березняками и ельниками с участием пихты (табл. 4); в пихто-ельниках может доминировать как *Picea abies*, так и *P. obovata*, но общий облик сообществ при этом существенно не изменяется. Эти сообщества встречаются в восточном секторе южной тайги (Комарская обл., Прилузский р-н Республики Коми) на речных террасах, в поймах малых рек и ручьев, а также в неглубоких депрессиях водораздельных территорий.

В асс. *Pulmonario-Piceetum* выделены 2 субассоциации, различающиеся по экологическому диапазону. Субасс. *filipenduletosum ulmariae* (голотип — табл. 4, оп. 20) связана с переменным увлажнением, а субасс. *typicum* (голотип — табл. 4, оп. 3) — с более постоянным, но не чрезмерным.

На северо-востоке Костромской обл. обе субассоциации встречаются преимущественно в поймах малых рек, а на юге Республики Коми субасс. *P. o.* — *P. a. filipenduletosum ulmariae* присутствует как в поймах, так и на водоразделах (табл. 4). Субасс. *P. o.* — *P. a. typicum* не имеет своих диагностических видов, а диагностический комплекс субасс. *P. o.* — *P. a. filipenduletosum* практически совпадает с диагностическими видами аналогичной субассоциации в составе асс. *Aconito-Piceetum*.

Доминантами древесного яруса асс. *Pulmonario obscurae* — *Piceetum abietis* могут выступать *Picea abies* или *P. obovata* в зависимости от локализации сообществ, а в производных сообществах — 2 вида березы. Сомкнутость древесного яруса варьирует от 0.4 до 0.8; нередко встречаются окна, где она падает до 0.1—0.2. В древостое ельников присутствуют также *Abies sibirica*, *Alnus incana*, *Betula pubescens*, *B. pendula*, *Populus tremula*, *Pinus sylvestris*, изредка — *Tilia cordata*. Состав яруса подлеска и подроста (ярус В) отличается от такового в асс. *Aconito-Piceetum* присутствием ряда неморальных видов деревьев и кустарников (*Daphne mezereum*, *Ulmus scabra*, *Tilia cordata*, *Swida alba*, *Viburnum opulus*).

Травяно-кустарничковый ярус (С) имеет высокое покрытие (80—90 %) и характеризуется одновременным развитием высокотравья (правда, в обедненном составе) и присутствием значительного числа неморальных видов (*Aegopodium podagraria*, *Pulmonaria obscura*, *Melica nutans*, *Lathyrus vernus*, *Stellaria holostea*, *Viola mirabilis*).

Покрытие мохового яруса (D) чаще оказывается ниже 40 %. Достаточно обычными становятся мхи, присущие гемибореальным и неморальным лесам (*Plagiomnium cuspidatum*, *Brachythecium starkei*, *Mnium spinosum*), хотя бореальные виды тоже могут достигать III—IV класса константности. Встречаемость и обилие большинства видов не велики, но видовой состав мохообразных довольно разнообразен.

Видовое разнообразие синтаксонов

Произведенные подсчеты видовой насыщенности (табл. 5) показывают, что в северной и средней тайге она варьирует у деревьев в одних и тех же пределах, а в южной — несколько увеличиваются ее средние значения (за счет возрастания максимальных). Стоит подчеркнуть, что максимальные показатели видовой насыщенности деревьев весьма стабильны в высокотравных темнохвойных лесах, а минимальные варьируют сильнее. Таким образом, в разных условиях, где формируются такие сообщества, потенциальные возможности для произрастания деревьев различных видов достаточно одинаковы, но реализация этих возможностей оказывается различной. В отношении видовой насыщенности кустарников трудно выявить какую-либо закономерность.

В травяно-кустарничковом ярусе *Aconito-Piceetum* достигается практически максимальная видовая насыщенность для лесных сообществ таежных лесов (табл. 5). Для сравнения — в кустарничково-зеленомошных среднетаежных темнохвойных лесах средние значения видовой насыщенности для травяно-кустарничкового яруса составляют 11—24 вида на 100 м² (см. сайт <http://mfd.cepl.rssi.ru/flora>). Для субасс. *A. s.* — *P. o. filipenduletosum*

во всех случаях характерна более высокая видовая насыщенность этого яруса, чем для субасс. *A. s.* — *P. o. typicum*.

В асс. *Pulmonario-Piceetum* видовая насыщенность в травяно-кустарничковом ярусе также одна из самых высоких для южной тайги (для сложных темнохвойных и хвойно-широколиственных сообществ средние показатели составляют 17—27 видов на 100 м²). Видовая насыщенность мохового яруса в высокотравных лесах южной тайги ниже, чем в подобных сообществах северной и средней тайги.

Таким образом, сообщества высокотравных лесов можно рассматривать в качестве резерватов биоразнообразия таежных лесов, что служит одним из оснований для их отнесения к разряду квазиклиматических представителей таежной растительности (Смирнова, 2004).

Эколого-ценотическая структура

На рис. 1 показаны особенности эколого-ценотической структуры травяно-кустарничкового яруса в сообществах двух ассоциаций (и разных субассоциаций в их составе). Асс. *Pulmonario-Piceetum* характеризуется более высоким участием неморальных видов по сравнению с асс. *Aconito-Piceetum*. Наряду с этим, для обеих ассоциаций характерны примерно одни и те же различия между субассоциациями *filipenduletosum* и *typicum*: в травяно-кустарничковом ярусе сообществ субасс. *filipenduletosum* выше участие гигрофильных и нитрофильных видов трав, но обычно меньше участие бореального мелкотравья, чем в сообществах субасс. *typicum*. Можно отметить, что в условиях обильного застойного увлажнения в составе асс. *Aconito-Piceetum* (субасс. *filipenduletosum* var. *Carex loliacea*) повышается также участие олиготрофных видов трав и/или кустарничков, а в моховом ярусе — сфагновых мхов.

Наиболее характерная структурно-физиономическая и флористическая особенность, выделяющая высокотравные сообщества среди других таежных лесов, — присутствие высокотравья, включающего крупные папоротники и высокорослые цветковые растения из бореальной (и отчасти — из нитрофильной) эколого-ценотической группы.

С флорогенетических позиций виды бореального высокотравья включаются в состав «плейстоценового флористического комплекса» (Крашенинников, 1937; Горчаковский, 1969), или березняковой и ольшаниковой исторических свит растительности (Зозулин, 1973), или в состав «бетулетального ценоэлемента» (Клеопов, 1990). Считая, что ведущим признаком для объединения видов в названные комплексы выступает их светолюбие, названные авторы предполагают, что они сформировались в плейстоцене, в светлых лесах, а также в экотонных сообществах лесов и криогенных степей, лесов и субальпийской растительности. Следует отметить, что видовой состав всех указанных подразделений значительно больше выделяемой нами группы «бореального высокотравья», которая в настоящее время приурочена именно к лесной среде и является обычным компонентом темнохвойных (еловых и елово-пихтовых) лесов на поздних стадиях сукцессий, где уже сформировались окна возобновления и ветровально-почвенные комплексы (Смирнова, 2004; Смирнова и др., 2006а).

Таблица 4

Ассоциация *Pulmonario obscurae*—*Piceetum abietis* ass. nov. hoc loco

Association *Pulmonario obscurae*—*Piceetum abietis* ass. nov. hoc loco

Субассоциация	<i>typicum</i> (I)										<i>filipenduletosum ulmariae</i> (II)										Постоянство		
Формация	Ельники (Е)										Ель-ники	Е-Б	Е	Березняки (Б)									
Тип местообитания	3	3	2	2	6	2	5	1	1	1	3	2	1	3	3	6	6	5	1	5	5	I	II
Сомкнутость яруса А	0.4	0.4	0.8	0.7	0.6	0.8	0.8	0.4	0.2	0.2	0.5	0.7	0.4	0.2	0.4	0.7	0.7	0.4	0.6	0.7	0.5		
Покрывтие, %:																							
ярус В	60	25	35	25	10	30	30	30	10	10	20	10	20	25	50	75	35	30	20	25	10		
ярус С	95	70	50	80	90	90	60	80	90	70	65	70	85	75	50	60	75	95	90	85	95		
ярус D	<1	15	5	5	5	5	10	10	30	30	1	10	5	5	10	20	40	3	30	20	5		
Номер описания:																							
авторский	A17	B38	SD1	SD22	C30v	C31a	B25	42s	27s	4s	57s	12s	47s	D24	V5a	SD11	SD12	B33	SD3	PD11	B28	I	II
табличный	1	2	3*	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20*	21		
Диагностические виды асс. <i>Pulmonario obscurae</i> — <i>Piceetum abietis</i>																							
<i>Aegopodium podagraria</i> QF	4	1	+	2	1	1	1	1	2	2	1	1	2	1	2	1	2	1	+	1	1	V	V
<i>Pulmonaria obscura</i> Fs	1	1	1	1	1	1	2	+	2	2	1	1	2	1	1	2	2	2	2	2	2	V	IV
<i>Tilia cordata</i> QF B	2	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	1	3	3	3	3	3	3	3	3	3	III	III
<i>T. cordata</i> QF C	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	II	III
<i>Picea abies</i> VP A	2	3	2	3	3	2	2	2	2	2	2	3	2	1	1	2	1	2	1	2	2	IV	IV
<i>P. abies</i> VP B	3	2	2	3	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	3	2	1	3	2	1	1	IV	IV
<i>P. abies</i> VP C	+	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	III	III
Д. в. субасс. <i>P. o.</i> — <i>P. a. filipenduletosum ulmariae</i>																							
<i>Filipendula ulmaria</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	2	1	+	1	2	1	1	2	+	2	1	II	V
<i>Geum rivale</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	+	1	1	1	I	V
<i>Ranunculus repens</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	III	III
<i>Caltha palustris</i> Alg	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	III	III
<i>Viola epipsila</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	I	IV
<i>Cirsium oleraceum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	2	+	+	+	+	+	1	1	I	V
<i>Trollius europaeus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	I	III
Д. в. подсоюза <i>Atragene sibiricae</i> — <i>Piceenion obovatae</i>																							
<i>Aconitum septentrionale</i>	1	+	+	+	+	+	1	1	2	2	1	1	2	+	+	1	1	1	+	2	2	V	V
<i>Cacalia hastata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	+	+	+	+	III	II
<i>Valeriana officinalis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	II	IV
<i>Milium effusum</i>	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	IV	III
<i>Atragene sibirica</i>	+	+	1	1	1	1	+	+	2	2	+	+	1	+	+	+	+	+	1	1	1	V	II
<i>Abies sibirica</i> A1+A2	2	3	3	3	3	2	2	2	2	2	2	1	+	1	+	+	+	+	+	+	+	II	III
<i>A. sibirica</i> B	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	+	+	1	+	1	+	+	+	+	+	+	II	II
<i>A. sibirica</i> C	+	1	1	1	1	2	+	1	+	+	+	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	V	II
<i>Stellaria nemorum</i>	+	1	2	2	2	2	2	2	2	2	+	+	1	1	2	1	1	1	+	+	+	III	IV
<i>Cirsium heterophyllum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	1	1	1	1	1	+	1	1	1	I	III
<i>Picea obovata</i> VP A	+	+	+	+	+	+	2	2	2	2	3	1	3	3	3	3	3	3	3	3	3	II	II
<i>P. obovata</i> VP B	+	+	+	+	+	+	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	I	II
<i>P. obovata</i> VP C	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	II	I
Д. в. подсоюза <i>Melico-Piceenion</i>																							
<i>Melica nutans</i> QF	+	+	+	1	+	+	+	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	V	III
<i>Rubus saxatilis</i>	1	2	1	1	1	+	+	+	1	1	+	+	+	+	+	1	1	1	1	1	1	V	III
<i>Carex digitata</i> QF	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	II	I
<i>Fragaria vesca</i>	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	2	+	+	IV	IV
<i>Paris quadrifolia</i> QF	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	IV	III
<i>Stellaria holostea</i> QF	1	1	1	+	+	+	+	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	IV	III
Д. в. подсоюза <i>Eu-Piceenion</i> и союза <i>Piceion excelsae</i>																							
<i>Oxalis acetosella</i>	4	3	1	4	4	1	1	1	1	1	+	+	1	2	1	1	2	1	1	1	1	V	V
<i>Maianthemum bifolium</i>	+	+	+	1	1	+	+	1	+	1	+	+	1	+	+	+	1	+	+	+	+	V	IV
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	+	1	+	+	1	+	1	1	1	1	1	+	2	+	+	+	+	1	+	1	1	V	V
<i>Rhytidadelphus triquetrus</i> D	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	1	III	III
Д. в. порядка <i>Vaccinio-Piceetalia</i> и класса <i>Vaccinio-Piceetea</i>																							
<i>Pleurozium schreberi</i> D	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	III	IV
<i>Dicranum scoparium</i> D	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	IV	II
<i>Linnaea borealis</i>	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	II	II
<i>Orthilia secunda</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	II	II
<i>Hylocomium splendens</i> D	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	III	II
<i>Trientalis europaea</i>	+	+	+	+	+	+	+	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	IV	IV
<i>Vaccinium myrtillus</i>	+	+	+	4	1	2	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	III	I
Д. в. класса <i>Quercio-Fagetea</i>																							
<i>Lonicera xylosteum</i> B	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	III	I
<i>L. xylosteum</i> C	+	1	+	+	1	+	+	+	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	IV	IV
<i>Lathyrus vernus</i>	+	+	+	1	1	+	1	+	+	+	+	+	1	+	+	+	1	+	+	+	1	IV	IV

Продолжение таблицы 4

Табличный номер	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	I	II		
<i>Daphne mezereum</i> C	+	.	+	+	.	+	+	.	.	II	I	
<i>Asarum europaeum</i>	+	.	.	.	+	.	.	1	.	.	.	1	1	.	1	+	1	I	III		
<i>Viola mirabilis</i>	+	+	+	+	II		
Прочие виды																									
<i>Tilia cordata</i> QF A	1	1	.	.	.	1	I	I	
<i>Betula pendula</i> A	1	.	.	2	2	I	I	
<i>B. pendula</i> B	1	.	1	I	I
<i>B. pendula</i> C	+	I	I
<i>B. pubescens</i> Alg A	2	1	2	1	.	2	.	.	1	1	2	3	2	1	3	1	.	III	IV		
<i>B. pubescens</i> Alg B	+	1	.	.	.	1	.	.	I	I	
<i>B. pubescens</i> Alg C	+	.	.	.	+	.	.	+	+	.	.	I	I	
<i>Populus tremula</i> A	1	2	.	2	2	1	2	.	1	3	.	II	II		
<i>P. tremula</i> B	.	.	.	+	+	+	I	I	
<i>Sorbus aucuparia</i> QF B	.	+	1	2	1	1	2	1	2	+	+	+	1	.	.	+	+	+	+	+	.	V	IV		
<i>S. aucuparia</i> QF C	+	+	1	+	.	+	+	+	2	1	.	1	+	+	+	1	+	+	.	.	+	V	IV		
<i>Padus avium</i> B	.	.	+	1	+	+	.	2	.	I	II		
<i>P. avium</i> C	+	.	1	+	+	+	.	.	+	.	II	II		
<i>Ribes hispidulum</i> B	+	.	.	.	I	I	
<i>R. hispidulum</i> C	.	.	+	+	.	.	+	.	1	.	.	+	.	+	II	I		
<i>R. nigrum</i> Alg B	+	I	I	
<i>R. nigrum</i> Alg C	+	+	1	.	.	+	1	+	.	1	2	.	I	III		
<i>Rosa majalis</i> B+C	+	.	+	+	+	+	.	+	+	+	+	.	.	III	II		
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	.	2	+	+	1	+	.	+	1	+	1	+	1	3	.	.	.	1	1	1	1	IV	IV		
<i>Solidago virgaurea</i>	+	+	1	1	+	+	III	I		
<i>Geranium sylvaticum</i>	.	+	+	+	+	+	+	1	+	II	III		
<i>Equisetum sylvaticum</i>	+	1	3	2	1	1	+	+	1	1	1	+	1	+	+	+	1	+	+	2	1	V	V		
<i>Viola selkirkii</i>	+	.	.	1	.	.	+	.	+	+	+	+	.	.	III	I		
<i>Dryopteris carthusiana</i> Alg	1	+	.	1	+	+	+	.	+	+	1	.	+	.	.	IV	II		
<i>Crepis paludosa</i>	.	+	.	.	+	+	+	+	.	+	1	2	+	2	+	.	II	IV		
<i>Rubus idaeus</i>	+	+	.	+	.	.	1	+	1	1	2	1	+	+	+	+	+	2	1	.	1	IV	V		
<i>Equisetum pratense</i>	+	+	+	1	+	+	1	.	.	+	.	+	.	+	+	1	1	.	1	+	.	IV	IV		
<i>Athyrium filix-femina</i> QF	.	1	1	.	1	1	+	1	+	+	2	2	3	2	.	2	.	II	V		
<i>Phegopteris connectilis</i>	+	2	.	.	1	.	1	+	1	1	1	1	2	+	+	+	1	1	+	1	.	IV	V		
<i>Vicia sepium</i>	.	.	+	.	+	+	+	.	+	.	.	+	.	+	+	.	+	+	+	+	+	III	IV		
<i>Luzula pilosa</i>	+	+	+	.	+	.	.	+	.	+	.	+	+	.	+	+	.	II	III		
<i>Angelica sylvestris</i>	.	+	+	.	.	+	+	+	.	.	+	.	.	.	+	+	+	+	+	+	.	III	III		
<i>Dryopteris expansa</i>	.	1	.	.	.	+	+	2	2	2	2	1	3	III	II		
<i>Adoxa moschatellina</i> QF	+	+	.	1	.	.	.	+	+	+	.	+	+	+	+	.	.	III	II		
<i>Poa remota</i>	+	+	1	.	+	.	.	II		
<i>Diplazium sibiricum</i>	.	1	1	1	.	3	1	1	+	.	+	1	1	.	.	.	II	IV		
<i>Glechoma hederacea</i>	+	.	.	+	+	I	I		
<i>Populus tremula</i> C	.	.	2	.	+	+	.	.	1	.	.	+	+	.	+	.	.	II	II		
<i>Urtica dioica</i>	.	+	1	.	.	1	.	1	.	.	I	II		
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	1	+	+	+	1	1	+	.	+	+	II	IV		
<i>Thalictrum aquilegifolium</i>	.	+	1	+	+	II	I		
<i>Ranunculus propinquus</i>	+	+	+	.	+	+	+	II	II		
<i>Delphinium elatum</i>	+	I		
<i>Circaea alpina</i>	+	.	+	.	.	+	+	.	+	.	.	.	I	II		
<i>Galium triflorum</i>	+	+	+	I	I		
<i>Ajuga reptans</i>	+	.	+	.	.	.	+	.	+	.	.	.	I	II		
<i>Matteuccia struthiopteris</i>	1	+	+	2	.	I	II		
<i>Pyrola rotundifolia</i> VP	+	+	1	1	I	II		
<i>Galium palustre</i> Alg	+	+	+	.	.	II		
<i>Cinna latifolia</i>	+	+	.	.	.	+	I	I		
<i>Crepis sibirica</i>	.	.	1	1	+	.	.	.	+	II	I		
<i>Anthriscus sylvestris</i>	.	.	+	+	.	.	+	.	.	I	I		
<i>Elymus caninus</i>	+	.	1	1	.	.	I	I		
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	I		
<i>Carex rhizina</i>	.	.	.	3	+	+	II			
<i>Climacium dendroides</i> D	+	.	1	.	+	+	.	.	II		
<i>Mnium spinosum</i> D	.	1	+	1	+	II	I		
<i>Plagiochila porelloides</i> D	+	.	+	.	+	+	.	.	II		
<i>Plagiommium cuspidatum</i> D	+	.	1	.	.	+	+	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	.	2	+	.	III	II		
<i>P. medium</i> D	+	.	+	.	.	.	1	I	II		
<i>Sanionia uncinata</i> D	+	+	.	.	.	+	.	+	.	+	+	+	+	+	+	+	.	III	IV		
<i>Sciurohypnum curtum</i> D	.	.	+	+	+	+	.	.	.	I	II		
<i>S. starkei</i> D	.	+	+	.	.	+	.	.	.	+	III	I		

Анализируя таксономический (родовой) состав древесных растений конца плиоцена, можно видеть, что в хвойно-широколиственных лесах того времени уже присутствовали сформированные предковые формы современных ели, пихты, березы, осины, ольхи и других лесообразователей современной тайги (Гричук, 1989). Также можно предположить, что в лесах конца плиоцена (как и любого другого периода) были окна возобновления и ветровально-почвенные комплексы, т. е. существовали условия освещения, влажности и богатства почв, необходимые для формирования крупных светолюбивых видов. Это, в свою очередь, позволяет предположить, что виды бореального высокоотравья эволюционно оформились не в светлых лесах плейстоцена, как полагали И. М. Крашенинников (1937) и П. Л. Горчаковский (1969), а значительно раньше, в лесах конца плиоцена.

Критерием для проведенного нами выделения группы «бореального высокоотравья» послужили следующие характеристики. Прежде всего, эти виды обладают высокой эффективностью роста и способны в благоприятных условиях за вегетационный период достигать высоты 1.0—1.5 (2) м. Большинство из них характеризуются либо круп-

ными листьями (недаром их часто называют также «крупнотравьем»), либо большим числом побегов, формирующихся вследствие активного побегообразования, как, например, у видов рода *Calamagrostis*.

Следующий характерный признак — отношение видов высокоотравья к свету. Большинство из высококонстантных видов этой группы обладает высоким светолюбием, но в то же время у всех видов высокоотравья диапазон этой характеристики достаточно широк (рис. 2, Л). Больше половины высококонстантных видов способны расти не только под окнами в лесном пологе, но и на открытых местах, а остальные — расти в условиях значительного затенения, а потом, при образовании окон в пологе леса, быстро восстанавливать потерянные за это время ценологические позиции (проектное покрытие, высоту). Поэтому, с одной стороны, виды высокоотравья наиболее типичны для темных хвойных лесов, достигших заключительных сукцессионных стадий (когда уже хорошо сформирована мозаика окон возобновления и ветровально-почвенных комплексов) или подвергшихся широкомасштабным катастрофическим ветровалам. С другой стороны, эти виды успешно сохраняются в некоторых вариантах про-

Примечание к табл. 4. Виды с постоянством не более I в обеих субассоциациях (в скобках после номера описания приводится балл обилия, если он больше, чем +): я р у с А — *Alnus incana* 18 (1); *Pinus sylvestris* 7 (1), 16, 21; *Sorbus aucuparia* 8; я р у с В — *Alnus incana* 11 (1), 14, 18 (2), 19 (2); *Lonicera caerulea* 10 (1); *L. pallasii* 18; *Ulmus scabra* 4, 19 (1); Я р у с С — *Actaea erythrocarpa* 6; *A. spicata* 3, 14, 17; *Alnus incana* 14, 15, 19 (2); *Arctium lappa* 3; *Artemisia vulgaris* 3; *Calamagrostis canescens* 16, 19; *C. langsdorffii* 19; *Campanula latifolia* 14 (1); *Cardamine amara* 12; *C. pratensis* 3, 14, 20; *Carex elongata* 20; *Carex* sp. 12; *C. vaginata* 19; *Chamaenerion angustifolium* 8; *Cirsium vulgare* 9; *Cystopteris fragilis* 10; *Dactylis glomerata* 19; *Deschampsia cespitosa* 3, 19; *Epilobium angustatum* sp. 12; *Frangula alnus* 3; *Galium boreale* 3, 7, 14; *G. mollugo* 8, 9, 10, 12, 13; *Heracleum sibiricum* 19; *Impatiens noli-tangere* 15; *Lathyrus pratensis* 3; *Lonicera caerulea* 10 (1); *Melampyrum pratense* 6, 19, 21; *Mentha arvensis* 3; *Myosotis palustris* 2; *M. sylvatica* 11; *Oberna behen* 3; *Phalaroides arundinacea* 8, 11; *Poa annua* 14; *P. pratensis* 3, 18; *Prunella vulgaris* 15; *Pyrola minor* 2, 7; *Ranunculus acris* 14, 17, 19, 20; *R. cassubicus* 7, 15, 17 (1), 19; *Rhizomatopteris sudetica* 18; *Rosa acicularis* 9, 10; *Rubus arcticus* 9 (1); *R. chamaemorus* 15 (1); *Scrophularia nodosa* 3; *Scutellaria hastifolia* 18; *Stellaria media* 4, 16; *Swida alba* 3 (1); *Thalictrum flavum* 14, 18; *Tussilago farfara* 19; *Vaccinium vitis-idaea* 21; *Veronica chamaedrys* 3, 19; *V. longifolia* 2, 14, 15; *V. officinalis* 11; *Viburnum opulus* 3, 15, 16; *Vicia cracca* 11; Я р у с D — *Amblystegium serpens* 10; *Blasia pusilla* 12; *Blepharostoma trichophyllum* 7; *Brachythecium mildeanum* 8; *B. rivulare* 3; *B. salebrosum* 1, 14, 15; *Calliergon cordifolium* 10, 12, 13, 14, 20; *Calliergonella lindbergii* 3, 14; *Campylidium sommerfeltii* 1, 10; *Chiloscyphus polyanthos* 3; *Cinclidium stygium* 13; *Cirriphyllum piliferum* 13, 17, 18; *Dicranum fragilifolium* 11; *D. fuscescens* 6, 8, 9, 11; *Dicranum polysetum* 5; *Eurhynchiastrum pulchellum* 2; *Fissidens bryoides* 3; *Homalia trichomanoides* 3, 14; *Limprichtia revolvens* 13; *Marchantia polymorpha* 12; *Mnium stellare* 2 (1), 20; *Oncophorus wahlenbergii* 2, 10; *Oxyrrhynchium hians* 3; *Plagiommium ellipticum* 18, 20; *Plagiothecium laetum* 11; *Pohlia nutans* 2; *Pohlia* sp. 12; *Polytrichastrum longisetum* 13; *Polytrichum commune* 13; *P. juniperinum* 19; *Pseudobryum cinctoides* 12; *Ptilidium pulcherrimum* 8, 11; *Ptilium crista-castrensis* 6, 10, 11, 13; *Pylaisia polyantha* 9; *Rhizomnium pseudopunctatum* 13, 17 (3); *R. punctatum* 2, 15, 16, 18; *Rhodobryum roseum* 13, 18; *Rhytidadelphus subpinnatum* 10, 12, 13, 14, 15; *Sciurohypnum reflexum* 8; *Sphagnum centrale* 15; *S. jensenii* 13; *S. subsecundum* 13; *Straminergon stramineum* 13; *Tetraphis pellucida* 2, 11; *Warnstorfia sarmentosa* 13.

Места нахождения описанных сообществ. **Костромская обл., Вохомский р-н, О. В. Смирнова, Т. Ю. Браславская, Т. С. Проказина, Е. В. Тихонова, Д. Л. Луговая:** 1 — грива в высокой пойме р. Ветлуга, 58°47' с. ш., 46°28' в. д., 15.07.2003; 2 — высокая пойма р. Корюг, 59°35' с. ш., 46°47' в. д., 12.07.2003; 3 — первая надпойменная терраса р. Леком, 58°50' с. ш., 46°30' в. д., 15.07.2003; 4 — там же, 15.07.2003; 16 — слабо выраженная депрессия на междуречье рек Ветлуга и Леком, пологий склон юго-западной экспозиции, 58°50' с. ш., 46°28' в. д., 16.07.2003; 17 — там же, пологий склон южной экспозиции 16.07.2003; 18 — днище временного водотока в долине р. Бол. Петрюг; 59°35' с. ш., 46°40' в. д., 11.07.2003; 19 — выровненная поверхность междуречья, басс. р. Леком, 58°49' с. ш., 46°30' в. д., 15.07.2003. **Павинский р-н, О. В. Смирнова, Т. Ю. Браславская, А. И. Широков, Д. Л. Луговая, Т. С. Проказина, Е. В. Тихонова:** 5 — склон 1-й террасы ручья Сев. Шубот, дно лога, 59°17' с. ш., 46°11' в. д., 08.07.2003; 6 — там же, 08.07.2003; 7 — днище временного водотока в междуречье рек Сев. и Юж. Шубот, 59°16' с. ш., 46°9' в. д., 08.07.2003; 20 — днище временного водотока — левого притока р. Сев. Шубот, 59°19' с. ш., 46°10' в. д., 08.07.2003; 21 — нижняя часть склона лога в междуречье рек Сев. и Юж. Шубот, 59°17' с. ш., 46°09' в. д., 08.07.2003. **Межевский р-н, Т. С. Проказина, Е. В. Тихонова:** 14 — высокая пойма р. Боровая Шохра, 59°04' с. ш., 45°10' в. д., 07.07.2003. **Чухломский р-н, Д. Л. Луговая:** 15 — высокая пойма р. Сивеж, 58°53' с. ш., 43°37' в. д., 11.07.2006. **Республика Коми, Прилузский р-н, О. В. Смирнова, Н. В. Захарова:** 8 — бассейн р. Суран, на водоразделе, 59°54' с. ш., 49°53' в. д., 21.06.1999; 9 — там же, 59°54' с. ш., 50°01' в. д., 18.06.1999; 10 — там же, 59°58' с. ш.; 49°51' в. д., 16.06.1999; 11 — р. Коль, речная долина, высокая пойма, 59°54' с. ш., 49°51' в. д., 23.06.1999; 12 — долина р. Суран, 59°57' с. ш., 49°53' в. д., 16.06.1999; 13 — бассейн р. Суран, на водоразделе, 59°53,7' с. ш.; 49°53' в. д., 21.06.1999.

* Номенклатурное описание (голотип): оп. 3 — ассоциации и субасс. *typicum*; оп. 20 — субасс. *filipenduletosum ulmariae*.

Таблица 5

Видовая насыщенность высокотравных таежных лесов (ассоциации *Aconito septentrionalis—Piceetum obovatae* и *Pulmonario obscurae—Piceetum abietis*)

Species density of tall-herb taiga communities (associations *Aconito septentrionalis—Piceetum obovatae* and *Pulmonario obscurae—Piceetum abietis*)

Синтаксоны	Географическое положение	Число описаний	Группы видов			
			Деревья	Кустарники	Травы и кустарнички	Мхи
Асс. <i>Aconito septentrionalis—Piceetum obovatae</i>	Респ. Коми, Печоро-Илычский зап. и Пермская обл., Вишерский зап.	10	4 (4-5)	1(1-2)	26 (21-31)	10 (8-14)
Субасс. <i>typicum</i>	Респ. Коми, Удорский р-н	7	4 (3-5)	3(2-4)	33 (31-46)	11 (10-13)
Субасс. <i>filipendulosum ulmariae</i>	Респ. Коми, бассейн р. Сыни	8*	3 (1-5)	4 (2-5)	38 (28-44)	5 (0-11)
Субасс. <i>filipendulosum ulmariae</i>	Респ. Коми, Печоро-Илычский зап.	8	4 (3-5)	1 (0-2)	36 (33-46)	9 (6-12)
Вар. <i>Alnus incana</i>	Архангельская обл., Пинежский зап.	7	4 (3-5)	4 (2-5)	43 (36-56)	9 (5-14)
Вар. <i>Carex loliacea</i>	Респ. Коми, Удорский р-н	6	4(2-6)	5 (4-6)	41 (37-45)	13 (11-17)
Асс. <i>Pulmonario obscurae—Piceetum abietis</i>						
Субасс <i>typicum</i>	Костромская обл., Респ. Коми, Прилузский р-н	10	6 (5-7)	3(2-6)	33 (24-39)	7 (3-12)
Субасс. <i>filipendulosum ulmariae</i>	Там же	11	5 (3-8)	3(2-5)	36 (26-49)	8 (3-19)

Примечание. * — размер учетной площадки 400 м², в остальных случаях — 100 м². Перед скобками указано среднее значение по выборке описаний, в скобках — диапазон от минимального до максимального значения.

изводных лесов (березняков, сероольшаников, лиственничников), сформировавшихся в результате рубок пихто-ельников, но не подвергающихся воздействию пожаров.

Высококонстантные виды рассматриваемой группы обладают значительными диапазонами и по отношению к влажности почвы (рис. 2, II), при этом большинство из них способны обитать на влажных и сырых почвах. Исследования показали зависимость набора видов высокотравья в каком-либо конкретном участке от размеров окна в пологе леса и от влажности почвы (Восточноевропейские леса..., 2004).

Высокое разнообразие современных условий обитания видов бореального высокотравья вполне объяснимо, если мы представим огромное разнообразие экологических ниш в смешанных хвойно-лиственных лесах конца плейстоцена. В сильно упрощенных современных лесах полное разнообразие видов бореального высокотравья можно выявить только в комплексах, объединяющих сообщества разных формаций или типов растительности.

Экологические характеристики видов бореального высокотравья, отраженные в экологических шкалах, следует рассматривать как сугубо предварительные в связи с довольно слабой изученностью в настоящее время как биологии этих видов, так и структуры и видового состава

высокотравных лесов в целом. Тем не менее, проведенный анализ подтверждает, что выявленное разнообразие видоспецифичных экологических требований обеспечивает присутствие высокотравья (в варьирующем составе) при различных сочетаниях режимов увлажнения, кислотности и богат-

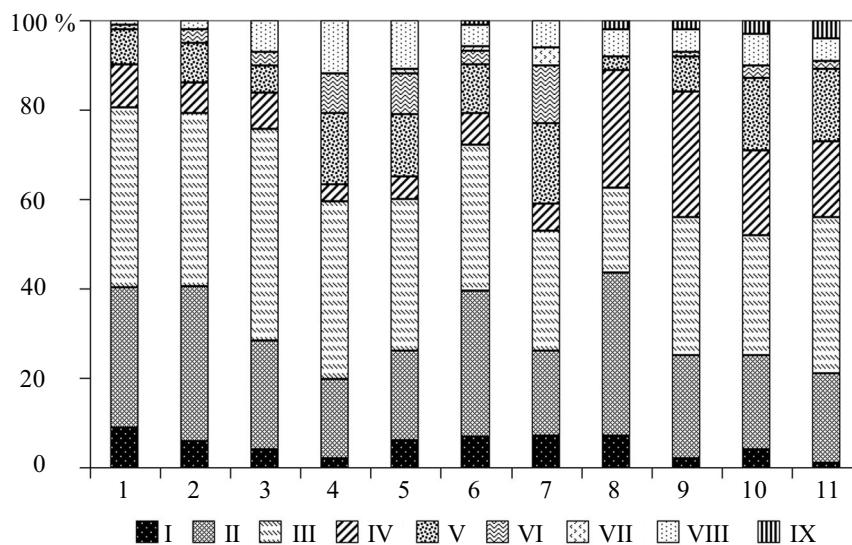


Рис. 1. Эколого-ценотическая структура напочвенного покрова высокотравных таежных лесов.

Ecological-coenotic composition of herb layer in tall herb boreal forests.

1—7 — асс. *Aconito septentrionalis—Piceetum obovatae*. Субасс. *typicum*, средняя тайга: 1 — Респ. Коми, Печоро-Илычский зап. (оп. 1—5 в табл. 3), 2 — Пермская обл., Вишерский зап. (оп. 6—10 в табл. 3); 3 — Респ. Коми, Удорский р-н (оп. 11—17 в табл. 3). Субасс. *filipendulosum*, северная тайга вар. *typicum*: 4 — Респ. Коми, бассейн р. Сыни (оп. 18—25 в табл. 3); вар. *Alnus incana*: 6 — Архангельская обл., Пинежский зап. (оп. 34—40 в табл. 3); средняя тайга, вар. *typicum*: 5 — Респ. Коми, Печоро-Илычский зап. (оп. 26—33 в табл. 3); вар. *Carex loliacea*: 7 — Респ. Коми, Удорский р-н (оп. 41—46 в табл. 3). 9—11 — асс. *Pulmonario obscurae—Piceetum abietis*: субасс. *typicum*, южная тайга: 8 — Костромская обл., Вохомский и Павинский районы (оп. 1—7 в табл. 4), 9 — Респ. Коми, Прилузский р-н (оп. 8—10 в табл. 4); субасс. *filipendulosum*, южная тайга: 10 — Респ. Коми, Прилузский р-н (оп. 11—13 в табл. 4); 11 — Костромская обл., Вохомский, Павинский, Межевский, Чухомской районы (оп. 14—21 в табл. 4).

Эколого-ценотические группы сосудистых растений: I — бореальные кустарнички и зимзеленые травы, II — мелкотравно-бореальная, III — высокотравно-бореальная, IV — неморальная, V — нитрофильная, VI — водно-болотная, VII — олиготрофно-болотная, VIII — лугово-опушечная, IX — боровая.

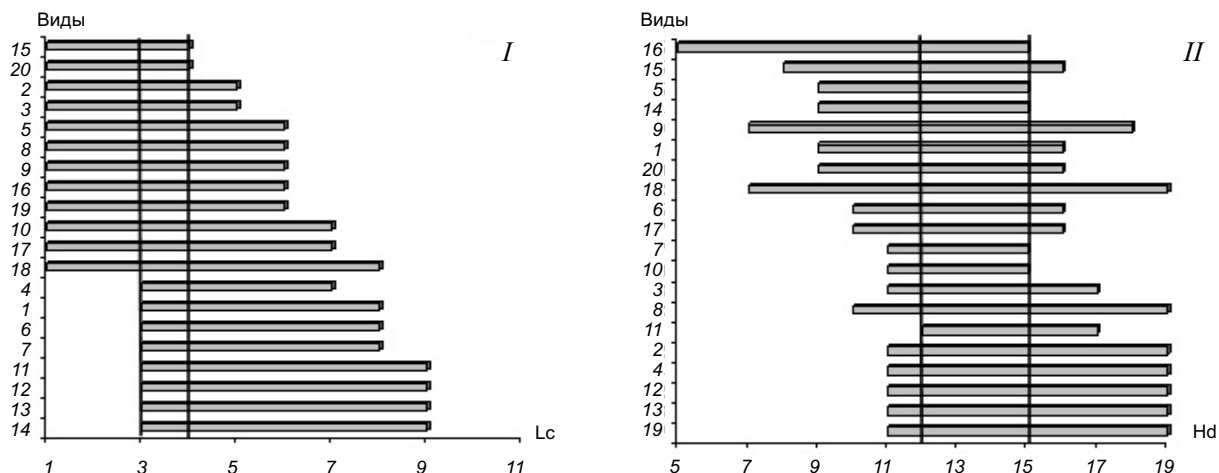


Рис. 2. Экологическая характеристика некоторых видов высокотравья (по шкалам Д. Н. Цыганова (1983)).

Ecological parameters of some tall herb species (according to D. N. Tsyganoff's (1983) ecological scales).

I — отношение к освещенности-затенению; II — отношение к увлажнению. Черными вертикальными линиями показаны диапазоны перекрывания амплитуд видов. Виды: 1 — *Aconitum septentrionale*, 2 — *Angelica archangelica*, 3 — *A. sylvestris*, 4 — *Athyrium filix-femina*, 5 — *Atragene sibirica*, 6 — *Caecalia hastata*, 7 — *Calamagrostis obtusata*, 8 — *C. purpurea*, 9 — *Chamerion angustifolium*, 10 — *Cirsium heterophyllum*, 11 — *Diplazium sibiricum*, 12 — *Dryopteris carthusiana*, 13 — *D. expansa*, 14 — *Geranium sylvaticum*, 15 — *Saussurea alpina*, 16 — *Thalictrum minus*, 17 — *Trollius europaeus*, 18 — *Urtica dioica*, 19 — *Valeriana officinalis*, 20 — *Veratrum lobelianum*.

По осям абсцисс — баллы шкалы освещенности (Lc) (I) и увлажнения (Hd) (II); по осям ординат — виды.

ства почвы азотом, т. е. в различных местообитаниях.

Еще один характерный признак высокотравья в целом — особенности их географического распространения, свидетельствующие об их связях с тургайскими лесами. Большая часть высококонстантных видов (31 из 38) относятся к евразийской и голарктической группам ареалов, значительно меньшая — к европейской (4) и евросибирской (2), а один вид — к уральской группе (Meusel et al., 1965, 1978; Флора европейской ..., 1974, 1981; Флора северо-востока..., 1974—1977; Hulten, Fries, 1986; Клеопов, 1990; Конспект ..., 2005).

В восточном секторе таежных лесов европейской части России пересекаются ареалы всех указанных типов, что и определяет наиболее заметную роль высокотравья в лесах именно этого региона (по сравнению с более западными регионами). Но стоит подчеркнуть, что эта особенность отчасти связана с недостаточно полной изученностью высокотравных лесов в западном секторе таежной зоны. Кроме того, современная регистрация видов высокотравья преимущественно на севере и северо-востоке европейской части России определяется не столько природными закономерностями их географического распространения, сколько менее активной эксплуатацией лесов в этих регионах.

Экология сообществ

Асс. *Aconito-Piceetum* характеризуется довольно широким распространением в восточном секторе таежных лесов европейской части России. Как показывает ординация описаний по экологическим шкалам (рис. 3), две субассоциации дифференцированы в экологическом пространстве: субасс. *A. s.—P. o. typicum* занимает область меньшего увлажнения и большего закисления по сравнению с субасс. *A. s.—P. o. filipenduletosum*.

В северной тайге субасс. *A. s.—P. o. typicum* встречается редко — по склонам речных террас

с делювиальными почвами на близко залегающих известняках; в таких местообитаниях Н. В. Дылис (1938) описал ельники с лиственницей, близкие по составу и диагностическому комплексу к субасс. *A. s.—P. o. typicum*. Субасс. *A. s.—P. o. filipenduletosum* распространена в северной тайге шире: ее сообщества часто занимают дренированные и увлажненные местообитания с аллювиальными почвами в поймах малых и средних рек.

В средней тайге асс. *Aconito-Piceetum* представлена наиболее широко, а обе субассоциации могут встречаться как на равнинах — в поймах малых и средних рек (вклейка I, 1), по тальвегам ручьев, на склонах речных террас (вклейка I, 2, 3), так и на пологих склонах в низкогорьях; субасс. *filipenduletosum* — также в депрессиях на водоразделах. По данным Б. П. Колесникова (1985), в средней тайге высокотравные леса встречаются на пологих склонах моренных гряд с близким залеганием известняков, где у почвенного горизонта В pH = 5.9.

В южной тайге асс. *Aconito-Piceetum* почти не встречается (рис. 4).

В южной тайге сообщества субасс. *typicum* асс. *Pulmonario-Piceetum* встречаются сравнительно редко — по склонам долин; более обычны сообщества субасс. *P. o.—P. a. filipenduletosum*, которые распространены по поймам рек и тальвегам ручьев (вклейка I, 4). В восточной части своего ареала (в Республике Коми) эта ассоциация встречается как на водоразделах, так и в поймах. В ординационном пространстве увлажнения и кислотности пихто-ельники и березняки южнотаежной асс. *Pulmonario-Piceetum* смещены в область мезоувлажнения и пониженной кислотности.

Сукцессионное положение сообществ

В рамках двух ассоциаций высокотравных лесов можно выявить сообщества с доминированием (кроме ели в сочетании с пихтой) следующих

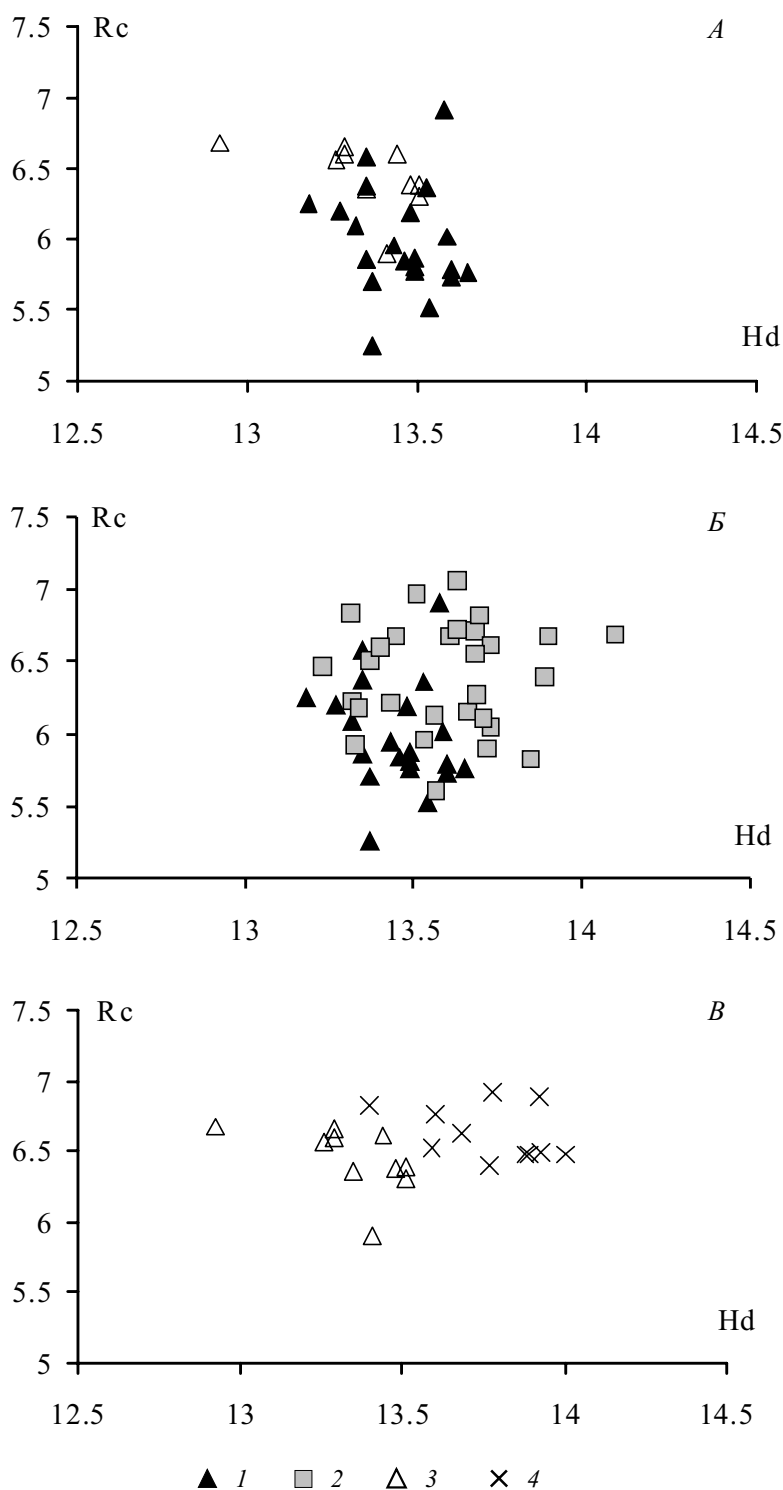


Рис. 3. Ординация описаний высокотравных таежных лесов по экологическим шкалам Д. Н. Цыганова (1983).

Ordination of tall herb forest relevés along the Tsyganoff's ecological scales (Tsyganoff, 1983).

A — сравнение ассоциаций *Aconito septentrionalis*—*Piceetum obovatae* и *Pulmonario obscurae*—*Piceetum abietis*; *B* — сравнение субассоциаций *typicum* и *filipenduletosum ulmariae* в составе асс. *A. s.*—*P. o.*; *B* — сравнение субассоциаций *typicum* и *filipenduletosum ulmariae* в составе асс. *P. o.*—*P. a.* Синтаксоны: 1 — субасс. *A. s.*—*P. o. typicum*, 2 — субасс. *A. s.*—*P. o. filipenduletosum*, 3 — субасс. *P. o.*—*P. a. typicum*, 4 — субасс. *P. o.*—*P. a. filipenduletosum*.

По осям абсцисс — баллы шкалы увлажнения (Hd), по осям ординат — баллы шкалы кислотности почвы (Rc).

лесообразователей: двух видов березы — *Betula pendula*, *B. pubescens* (Дегтева, 2001), осины — *Populus tremula* (Дегтева и др., 2001), ольхи серой — *Alnus incana* (описания Т. Ю. Браславской), лиственницы — *Larix sibirica* (Дылис, 1938; Сабуров, 1972; Колесников, 1985; Мартыненко, 1999а). Имеются основания в большинстве случаев рассматривать такие сообщества как сукцессионные стадии в циклах восстановления высокотравных темнохвойных лесов после различных и повторяющихся нарушений (пожаров, рубок, распахки).

Например, в средней тайге известны сходные между собой по флористическому составу высокотравные лиственничники и смешанные лиственнично-еловые леса. Вторичное происхождение высокотравных лиственничников из темнохвойных лесов в результате антропогенных нарушений подтверждается некоторыми опубликованными сведениями. Так, по данным Б. П. Колесникова (1985), все лиственничники, описанные им в бассейне р. Вычегды, пережили неоднократные пожары, выборочные рубки и подсеку. Вместе с тем, отсутствие подроста ели в высокотравных лиственничниках Н. В. Дылис рассматривал как «результат частых пожаров и разного отношения к ним древесных пород» (Дылис, 1938 : 340).

В отношении пойменных высокотравных березняков северной тайги С. В. Дегтева (2001) полагает, что они представляют собой один из этапов первичной сукцессии при зарастании аллювия; в то же время большая часть березняков возникает на месте ельников в результате рубок.

По наблюдениям Т. Ю. Браславской, в поймах малых притоков р. Пинеги многие современные высокотравные сообщества с господством серой ольхи имеют вторичное происхождение: они приурочены к плоским поверхностям на высокой пойме (т. е. к тем же местообитаниям, где нередко встречаются и высокотравные ельники), причем в таких сероольшаниках всегда можно увидеть пни, оставшиеся после рубок ели. Первичными можно считать только те сероольшаники в поймах малых рек, которые сформировались на крутых, спускающихся непосредственно в русло склонах берегов: в этих местообитаниях поселение и приживание ели затруднено из-за ежегодного паводка и, вероятно, ледохода. В этом случае участие ели в древостое и подросе единично, так как экстремальный экологический режим блокирует дальнейшее развитие первичной сукцессии.

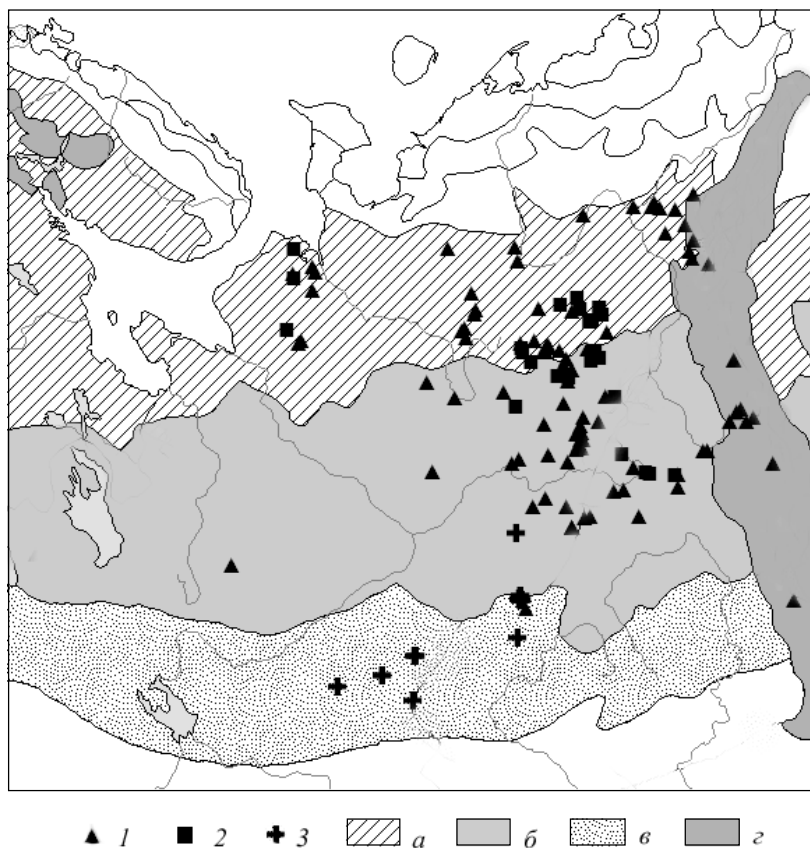


Рис. 4. Распространение высокотравных таежных лесов.

Distribution of tall herb boreal forest communities.

Сообщества: 1 — ельники, пихто-ельники и березняки асс. *Aconito septentrionalis—Piceetum obovatae*, 2 — лиственничники той же ассоциации; 3 — ельники, пихто-ельники и березняки асс. *Pulmonario obscurae—Piceetum abietis*. Растительные зоны (по: Огуреева и др., 1999): а — северная тайга, б — средняя тайга, в — южная тайга, г — горно-таежный пояс.

Использованы оригинальные геоботанические описания ЦЭПЛ РАН, МГУ, фитоценоария Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН, а также опубликованные материалы (Дылис, 1938; Колесников, 1985; Корчагин, 1940, 1956; Сабуров, 1972; Самбук, 1927, 1930, 1932).

В северной и средней тайге встречаются высокотравные кедровники — сообщества с участием *Pinus sibirica*, где участие кедровых местами достигает 5 единиц в формуле древостоя (Пахучий, 1997; Мартыненко, 1999б). Для этих лесов в литературе перечислены лишь наиболее характерные виды напочвенного покрова, но и эта краткая информация позволяет рассматривать их как весьма сходные с *Aconito-Piceetum*.

Таким образом, в рамках двух обсуждаемых ассоциаций высокотравных таежных лесов востока европейской части России можно рассматривать сообщество с господством мелколиственных и светлохвойных видов как начальные или промежуточные этапы первичных или вторичных (после рубок, пожаров и других антропогенных нарушений) сукцессий. Если березняки и осинники довольно быстро (в течение 100—150 лет) сменяются сообществами еловых лесов с примесью пихты, то в древостое лиственничников при повторении низовых пожаров господство лиственничницы может сохраняться в течение 300 и более лет (Лашенкова, Непомилуева, 1982).

Во всех производных лесах анализируемых ассоциаций к моменту формирования лесного полога из раннесукцессионных видов деревьев (возраст 60—120 лет у первого поколения) часто формиру-

ется также и второй ярус древостоя из ели и пихты, которые впоследствии начинают принимать участие в пологе верхнего яруса (Восточноевропейские леса..., 2004).

Анализ имеющихся геоботанических материалов и биологических свойств лесообразователей, формирующих древостой высокоотравных сообществ, позволяет рассматривать *темнохвойные леса обеих ассоциаций* в качестве одного из распространенных вариантов *квазиклиматических таежных лесов восточного сектора Русской равнины* (Смирнова, 2004; Смирнова и др., 2006а). Содомируют в древостое таких квазиклиматических лесов темнохвойные лесообразователи (ель, пихта, кедр), а лиственные присутствуют в нем в виде примеси (обычно — это береза пушистая, осина, серая ольха, черемуха; в южной тайге добавляются еще липа и вяз). Для всех ярусов этих сообществ характерен богатый видовой состав.

Распространение

На рис. 4 показано географическое распространение двух выделенных ассоциаций с учетом состава древесного полога. Эта карта подтверждает, что асс. *Aconito-Piceetum* имеет широкий ареал на северо-востоке европейской части России, хотя и не является фоновой в растительном покрове (часто представлена небольшими участками леса). Такие

параметры этой ассоциации, как широкая область распространения, приуроченность к различным ландшафтам и местообитаниям (особенно в средней тайге), значительный экологический диапазон, структурированное флористическое разнообразие служат доказательством более широкого распространения бореальных высокотравных темнохвойных лесов в прошлом.

Асс. *Pulmonario-Piceetum* характеризуется не столь обширным ареалом — в области границы между средней и южной тайгой, от предгорной равнины Урала до верховьев рек Северной Двины и Онеги.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование позволило достаточно полно охарактеризовать распространение и типологическое разнообразие 2 ассоциаций высокотравных таежных лесов европейской части России: *Aconito septentrionalis—Piceetum obovatae* и *Pulmonario obscurae—Piceetum abietis*. Эти синтаксоны привлекают сейчас особое внимание именно потому, что они в наиболее полной мере характеризуют потенциальные возможности таежной территории в отношении сохранения биологического

разнообразия. Приуроченность темнохвойных лесов этих ассоциаций не только к поймам, но и к водораздельным пространствам (как на равнинах, так и в горах), а также их сукцессионный статус (квазиклимаксовые или позднесукцессионные стадии) позволяют предположить, что именно такие сообщества характеризовали типичную мезофитную таежную растительность в доагрикультурный период. Это заключение принципиально важно как для разработки мер по содействию восстановления природного биоразнообразия, так и для формирования правил экологически устойчивого лесопользования.

В связи с этим дальнейший поиск и исследование сообществ, относящихся к анализируемым ассоциациям, представляет огромный интерес. Несомненно, что продолжение этой работы может внести некоторые коррективы в структуру описанных синтаксонов и информацию об их распространении. Получение дополнительных данных позволит также существенно уточнить особенности ареалов видов высокотравья и определить, в какой степени современное «кружево» этих ареалов определяется естественными экологическими факторами, а в какой — антропогенными. Вместе все эти сведения помогут существенно продвинуться в решении вопроса о генезисе евразийской тайги в целом.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы приносят благодарность О. В. Морозовой, принимавшей участие в анализе материалов на начальном этапе работы, а также всем сотрудникам, аспирантам и студентам — участникам полевых экспедиций. Авторы благодарны рецензентам журнала «Растительность России» за критические замечания и ценные советы.

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта РФФИ 07-04-00565 и программ фундаментальных исследований Президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России» и «Биоразнообразия и динамика генофондов».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Василевич В. И. 1983. О растительных ассоциациях ельников Северо-Запада // Бот. журн. Т. 68. № 12. С. 1604—1612.
- Вебер Х. Е., Моравец Я., Терий Ж. -П. 2005. Международный кодекс фитосоциологической номенклатуры. 3-е издание // Растительность России. № 7. С. 3—38.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. 2004. М. Кн. 2. 575 с.
- Горчаковский П. Л. 1969. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск. 280с.
- Гричук В. П. 1989. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. М. 180 с.
- Дегтева С. В. 2001. Классификация березняков подзон южной и средней тайги Республики Коми. I. Березняки травянистые (*Betuleta herbosa*) // Растительность России. № 2. С. 3—37.
- Дегтева С. В., Железнова Г. В., Пыстина Т. Н., Шубина Т. П. 2001. Ценолитическая и флористическая структура лиственных лесов европейского Севера. СПб. 269 с.
- Дылис Н. В. 1938. Типы лиственничников Южного Тимана // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 4. С. 339—371.

- Заугольнова Л. Б., Морозова О. В. 2004. Распространение и классификация бореальных лесов // Восточно-европейские леса. История в голоцене и современность. М. Кн. 2. С. 295—330.
- Зозулин Г. М. 1973. Исторические свиты растительности европейской части СССР // Бот. журн. Т. 58. № 8. С. 1081—1092.
- Игнатов М. С., Афонина О. М., Игнатова Е. А. 2006. Список мхов Восточной Европы и Северной Азии // Arctoa. Т. 15. С. 1—130.
- Ипатов В. С. 1964. Об оценке данных проективного учета // Бот. журн. Т. 49. № 3. С. 382—386.
- Клеопов Ю. Д. 1990. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев. 111с.
- Колесников Б. П. 1985. Лесная растительность юго-восточной части бассейна Вычегды. Л. 215 с.
- Конспект флоры Сибири: сосудистые растения. 2005 / Малышев Л. И., Пешков Г. А., Байков К. С. и др. Новосибирск. 362 с.
- Коротков К. Н. 1991. Леса Валдая. М. 160 с.
- Корчагин А. А. 1940. Растительность северной половины Печоро-Ильчского заповедника // Тр. Печоро-Ильчского гос. заповедника. Вып. 2. 416 с.
- Корчагин А. А. 1956. Еловые леса Западного Притиманья (их строение и возобновление) в бассейне р. Мезенской Пижмы // Уч. зап. ЛГУ. № 213. С. 111—239.
- Крашенинников И. М. 1937. Анализ реликтовой флоры южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена // Советская ботаника. № 4. С. 16—45.
- Лаценкова А. Н., Непомилуева Н. И. 1982. Редкие растительные сообщества Среднего Тимана, нуждающиеся в охране // Охрана и рациональное использование растительных ресурсов на Севере. Тр. Коми фил. АН СССР. № 56. С. 28—36.
- Мартыненко В. А. 1999а. Светлохвойные леса: лиственничные леса // Леса Республики Коми. М. С. 121—131.
- Мартыненко В. А. 1999б. Темнохвойные леса // Там же. С. 133—183.
- Мартыненко В. Б., Жигунова С. Н. 2004. Леса Уфимского плато. Класс *Vaccinio-Piceetea* // Растительность России. № 6. С. 35—53.
- Мартыненко В. Б., Жигунова С. Н., Соломец А. И. 2007. Синтаксономия водоохранны-защитных лесов Уфимского плато // Водоохранны-защитные леса Уфимского плато. Уфа. С. 166—229.
- Мартыненко В. Б., Широких П. С., Мулдашев А. А. 2008. Синтаксономия лесной растительности // Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника / Под ред. Б. М. Миркина. Уфа. С. 124—238.
- Огуреева Г. Н., Микляева И. М., Сафронова И. Н., Юрковская Т. К. 1999. Карта «Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий» (1 : 8 000 000) / Гл. ред. Г. Н. Огуреева. М. 2 л.
- Пахучий В. В. 1997. Девственные древостои темнохвойной тайги на крайнем юго-востоке Республики Коми // География и природные ресурсы. № 2. С. 110—116.
- Растительность европейской части СССР. 1980. Л. 431 с.
- Растительный покров СССР. Пояснительный текст к геоботанической карте. 1956. М.; Л. Т. 1. 971 с.
- Растительность СССР. 1938. М.; Л. Т. 1. 664 с.
- Сабуров Д. Н. 1972. Леса Пинеги. Л. 173 с.
- Самбук Ф. В. 1927. Растительные ассоциации на желтоподзолистых почвах Коношской дачи Вологодской губернии // Журн. РБО. Т. 12. № 1—2. С. 33—58.
- Самбук Ф. В. 1930. Ботанико-географический очерк долины р. Печоры // Тр. Бот. музея АН СССР. Т. 22. С. 49—145.
- Самбук Ф. В. 1932. Печорские леса // Тр. Бот. музея АН СССР. Т. 24. С. 63—250.
- Смирнова О. В. 2004. Методологические подходы и методы оценки климаксового и сукцессионного состо-

- яния лесных экосистем (на примере восточноевропейских лесов) // Лесоведение. № 3. С. 15—26.
- Смирнова О. В., Коротков В. Н. 2001. Старовозрастные леса Пяозерского лесхоза северо-западной Карелии // Бот. журн. Т. 86. № 1. С. 98—109.
- Смирнова О. В., Бобровский М. В., Ханина Л. Г., Смирнов В. Э. 2006а. Сукцессионный статус темнохвойных лесов Европейской России // Успехи совр. биол. Т. 126. № 1. С. 26—48.
- Смирнова О. В., Калякин В. Н., Турубанова С. А., Бакун Е. Ю. 2006б. Генезис восточноевропейской тайги в голоцене // Закономерности вековой динамики биогеоценозов. Доклады XXI чтений памяти акад. В. Н. Сукачева. М. С. 18—66.
- Смирнова О. В., Турубанова С. А., Бакун Е. Ю. 2008а. Представление о потенциальном и восстановленном лесном покрове и их реализация на примере Европейской России // Мониторинг биоразнообразия лесов: методология и методы. М. С. 218—225.
- Смирнова О. В., Лукина Н. В., Бобровский М. В. 2008б. Основные варианты сукцессий в лесном покрове Европейской России // Там же. С. 225—257.
- Толмачев А. И. 1954. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л. 155 с.
- Толмачев А. И. 1962. Основы учения об ареалах (введение в хорологию растений). Л. 100 с.
- Флора европейской части СССР. 1974, 1981. Л. Т. 1. 404 с.; Т. 5. 380 с.
- Флора северо-востока европейской части СССР. 1974, 1976, 1977. Л. Т. 1. 275 с.; Т. 2. 316 с.; Т. 3. 293 с.; Т. 4. 312 с.
- Шапошников Е. С., Коротков К. О., Минаева Т. Ю. 1988. К синтаксономии еловых лесов Центрально-Лесного заповедника. Ч. 1. Неморальные и травяно-болотные ельники. М. 71 с. Деп. в ВИНТИИ, 25.04.1988. № 4083-B88.
- Цыганов Д. Н. 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. 196 с.
- Черепанов С. К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 992 с.
- Hennekens S. M. 1995. TURBOVEG. Software package for input, processing and presentation of phytosociological data. Lancaster: Wageningen et Univ. of Lancaster. 70 p.
- Hulten E., Fries M. 1986. Atlas of North European vascular plants, North of the Tropic of Cancer. Königstein. Vol. 1—3. 1172 p.
- Kielland-Lund J. 1981. Die Waldgesellschaften SO Norwegens // Phytocoenologia. Vol. 9. N 1/2. S. 53—250.
- Kucherov I. 2008. Chorological pattern in the *Aconito-Piceetum* in middle and northern taiga of European Russia // Abhand. Westfälischen Museum für Naturkunde. Vol. 70. (3/4). P. 313—324.
- Meusel H., Jäger E., Weinert E. 1965, 1978. Vergleichende Chorologie der zentral-europäischen Flora. Jena. Bd. 1. 258 S.; Bd. 2. 259 S.
- Westhoff V., Maarel E. van der. 1978. The Braun-Blanquet approach // Classification of plant communities / Ed. R. H. Whittaker. Hague. P. 287—399.

Интернет ресурс

<http://mfd.cepl.rssi.ru/flora>

Получено 29 ноября 2007 г.

Окончательный вариант — 19 декабря 2008 г.

SUMMARY

On a basis of analysis of original and published data collected from north-eastern regions of European Russia, two new associations of tall herb boreal forest communities have been characterized. The first one, named *Aconito septentrionalis—Piceetum obovatae* Zaugolnova et Morozova ex Zaugolnova et al. hoc loco, was proposed earlier (Zaugolnova, Morozova, 2004). Now it has been validly described. Association is distributed in northern and middle boreal subzones. The second one, named *Pulmonaria obscurae—Piceetum abietis* ass. nova hoc loco, is specified and validly described for the first time. It is distributed in southern boreal subzone. These two associations can be considered as a quasi-climax succession stage of spruce forests on their eastern border in the Russian Plain. These communities have the highest species diversity among taiga forests Together with three others forest associations, earlier described from the Southern Urals (Martynenko et al., 2008), the mentioned two belong to a new sub-alliance *Atrageno sibiricae—Piceenion obovatae* suball. nov. hoc loco within alliance *Piceion excelsae* Pawłowsky in Pawłowski et al. 1928 (in boreal-forest class *Vaccinio-Piceetea*). Block of the sub-alliance diagnostic species includes a functional group of boreal tall herb species. Their ecological and geographic characteristics have been described.



Высокотравные таежные леса на востоке европейской части России

Средняя тайга, Респ. Коми, Печоро-Илычский заповедник, склон долины р. Печоры: 1 — высокотравный ельник, 2 — высокотравный березняк; Архангельская обл., пойма малой реки: 3 — высокотравный ельник. Южная тайга, Костромская обл., заповедник «Кологривский лес», склон долины малой реки: 4 — высокотравный ельник с подростом широколиственных деревьев. Фото: 1, 2 — О. В. Смирновой; 3, 4 — Д. Л. Луговой.

Tall herb boreal forests of eastern part of european Russia

Middle taiga zone, Komi region, the national state reserve "Pechoro-Ilychsky", slope of Pechora river valley: 1 — tall herb spruce forest, 2 — tall herb birch forest; Arkhangelsk region, floodplain of a stream: 3 — tall herb spruce forest. South taiga zone, Kostroma region, the national state reserve "Kologrivsky Les": 4 — tall herb spruce forest with regeneration of broad-leaved trees. Photo by: 1, 2 — O. Smirnova; 3, 4 — D. Lugovaya.