

---

## ГЕОБОТАНИКА

---

УДК 582.29; 502.3 (470.311)

### ДРЕВЕСНАЯ, ДРЕВЕСНО-МОХОВАЯ И КУСТАРНИКОВАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ БОЛОТ СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

© **Е. М. Волкова**  
E. M. Volkova

The woody, woody-moss and shrubby vegetation of the mires of Middle-Russian Upland

ФГБОУ ВО «Тулский государственный университет»  
300012, Россия, г. Тула, пр. Ленина, д. 92. Тел.: +7 (910) 941-56-21, e-mail: convallaria@mail.ru

Аннотация. В статье представлены результаты изучения разнообразия растительности болот Среднерусской возвышенности на основе эколого-фитоценоотического подхода. Древесный тип растительности (Lignation) представлен 9 ассоциациями, 5 субассоциациями и 2 вариантами, относящимися к 2 формациям и эвтрофной группе формаций. В Древесно-моховом типе растительности (Lignomuscetion) выделены 3 группы формаций (эвтрофная, мезотрофная и олиготрофная), к которым относятся 5 формаций, 8 ассоциаций, 8 субассоциаций, 2 варианта и 3 безранговых сообщества. Кустарниковый тип растительности (Salicetion) представлен одной ассоциацией, относящейся к одной формации и эвтрофной группе формаций. Каждый из синтаксонов формируется в определённых экологических условиях и характеризуется своеобразием структурных особенностей. Выявленное ценоотическое разнообразие 3 типов растительности составляет более 40% от числа синтаксонов на болотах Среднерусской возвышенности. Это характеризует болотные экосистемы слабозаболоченного региона как центры сохранения биологического разнообразия.

Ключевые слова: болота, растительность, Среднерусская возвышенность.

Abstract. The article shows the results of the investigation of vegetation diversity on the mires of Middle-Russian Upland, based on the ecologo-phytocoenotic approach. The woody vegetation type (Lignation) is presented by 9 associations, 5 subassociations and 2 variants, which belong to 2 formations and eutrophic group of formations. In the woody-moss vegetation type (Lignomuscetion) there were revealed 3 groups of formations (eutrophic, mesotrophic and oligotrophic), which include 5 formations, 8 associations, 8 subassociations, 2 variants and 3 no-rang communities. The shrubby vegetation type (Salicetion) is presented by one association, which belongs to one formation and eutrophic group of formation. Each subtaxon is formed in certain ecological conditions and has specific structural features. The revealed coenotic diversity of 3 vegetation types is more than 40% of the number of syntaxa on the mires of Middle-Russian Upland. It shows that the mire ecosystems of low-paludified region are the centres of biodiversity conservation.

Keywords: mires, vegetation, Middle-Russian Upland.

DOI: 10.22281/2686-9713-2022-2-5-29

### Введение

Специфика растительности болот обусловлена как комплексом экологических параметров среды, так и стадией развития болотной экосистемы (Iurkovskaia, 1992). Сочетание факторов обеспечивает высокое разнообразие растительности болот, что показано с использованием различных подходов (Boch, 1974, 1986; Boch, Smagin, 1993; Lapshina, 2004; Kuznetsov, 2006, 2007; Kutenkov, 2004; Kantserova, 2012; др.). При этом в ряде работ одновременно используются и сопоставляются результаты разных классификационных подходов (Narprenko, 2002; Zelenkevich, 2015; Kuznetsov, 1998, 2000, 2005), что позволяет лучше изучить и оценить разнообразие и структуру растительного покрова болот (Zelenkevich et al., 2016).

В России активно развивалась эколого-фитоценотическая классификация (Tsinzerling, 1938), которая была применена и многими болотоведами (Lopatin, 1949; П'inskii, 1937; Yurkovskaia, 1959, 1964, 1992, 1993; Kuznetsov, 1981; Neshataeva, 2006; Gorokhova, Marakaev, 2009; Ivchenko, 2013; др.). В последние десятилетия в России развивается и эколого-флористический подход к классификации болотной растительности, основанный на учёте и сравнении полного видового состава растительных сообществ. Применительно к болотам этот подход использовали для оценки фитоценотического разнообразия болотных экосистем северо-запада Европейской России (Boch, Smagin, 1993; Smagin, 1993, 1999 a, 1999 b, 1999 c, 2000 a, 2000 b и др.), Карелии (Kuznetsov, 1998), Калининградской области (Narpenko, 2002), Западной Сибири (Lapshina, 1996, 2004) и других регионов. Следует отметить также опыт применения тополого-экологической классификации растительности болот, где помимо фитоценотических признаков используются экологические параметры биотопов (Kuznetsov, 2006, 2007).

Болота на Среднерусской возвышенности занимают всего 0,5% территории, что обусловлено геологическими, геоморфологическими и гидрологическими особенностями региона (Volkova, 2018). Однако, несмотря на низкую заболоченность и небольшие размеры болот, растительность достаточно разнообразна, что было продемонстрировано с применением эколого-фитоценотического (Khmelev, 1985; Zatsarinnaia, 2015; Zatsarinnaia, Volkova, 2011, 2013) и эколого-флористического (Poluianov, 2013; Smagin, Volkova, 2012; Volkova, Smagin, 2015) подходов. Тем не менее, полная сводка о растительности болот Среднерусской возвышенности отсутствует, что определяет актуальность изучения разнообразия растительных сообществ болот на этой территории.

### **Материалы и методы исследования**

Геоботанические описания растительности болот проводили на пробных площадях размером 100–400 м<sup>2</sup> (в сообществах с древостоем) или в пределах фитоценоза по стандартной методике (Polevaia..., 1972). В описаниях указывали сомкнутость древостоя (в долях единицы), формулу древостоя, общее проективное покрытие для травяного/травяно-кустарничкового и мохового ярусов, проективное покрытие (%) для каждого вида.

Для обработки геоботанических описаний и разработки классификации растительности была использована созданная база данных, включающая 855 описаний, в которой проведена первичная сортировка геоботанических описаний. Классификация болотной растительности выполнена на основе эколого-фитоценотического подхода (Tsinzerling, 1938; Lopatin, 1949; Yurkovskaia, 1959, 1992, 1993, 1995; и др.). Основной единицей классификации являлась ассоциация. При характеристике установленных синтаксонов постоянство (константность) видов определена по следующей шкале: «+» – вид представлен в 1–10% описаний, I – 11–20%, II – 21–40%, III – 41–60%, IV – 61–80%, V – 81–100%. Для каждой ассоциации были выделены виды с наиболее высокой константностью (III–V). При этом виды, характеризующиеся максимальными показателями константности в конкретном синтаксоне были приняты в качестве диагностических (Kuznetsov, 2006). К диагностическим также относили доминирующие виды. Как видно, диагностическим для каждой ассоциации является комплекс видов. Для каждого установленного синтаксона указаны общее количество видов (ценофлора), диапазон варьирования и среднее видовое богатство в сообществах.

Ассоциации называли по доминирующим (диагностическим) видам в каждом ярусе. Субассоциации устанавливали на основании отличий в постоянстве и обилии отдельных видов травяного/травяно-кустарничкового или мохового ярусов. При наличии в ассоциации нескольких субассоциаций ассоциация была названа по наиболее типичной субассоциации (Kuznetsov, 2006). Варианты ассоциаций выделяли по доминирующим и экологически близким видам трав и мхов при сохранении сходного видового состава и структуры сообществ. В некоторых случаях причиной выделения варианта являлся обеднённый видовой состав сообществ. При отсутствии достаточного количества описаний сообщества отнесены к ка-

тегории «безранговых». Разработанная классификация является четырёхступенчатой. Ассоциации объединены в формации по сходству эдификатора. Формации отнесены в группы формаций, которые выделены по трофности местообитаний. Высшей единицей является тип растительности. Для болот Среднерусской возвышенности выделены 5 типов: древесный, древесно-моховой (обязательным является наличие развитого мохового яруса), кустарниковый, гидрофильно-травяной и гидрофильно-моховой (Tsingerling, 1938; Neshataeva, 2006; Volkova, 2018).

В данной работе будет подробно рассмотрена растительность древесного, древесно-мохового и кустарникового типов, сформированная на болотах Среднерусской возвышенности.

Названия сосудистых растений даны по С. К. Черепанову (Cherepanov, 1995); мохообразных – по М. С. Игнатову с соавторами (Ignatov et al., 2006).

### Результаты исследований

Проведённые исследования показали, что с позиции эколого-фитоценотической классификации растительность болот Среднерусской возвышенности представлена 44 ассоциациями, включающими 31 субассоциацию и 12 вариантов. Выделены также 10 безранговых сообществ. Эти синтаксоны отнесены к 28 формациям, 9 группам формаций и 5 типам растительности (Volkova, 2018).

Растительность Древесного типа объединяет растительные сообщества болот с развитым древесным ярусом (высота до 20 и более метров) и сомкнутостью древостоя не ниже 0,4, формирующиеся на торфяных отложениях мощностью от 0,5–1,0 до 4–5 и более метров. Травяной ярус хорошо развит, характеризуется высоким проективным покрытием и представлен гигро-мезофильными травами. Мохообразные яруса не образуют. Такие ценозы формируются в депрессиях суффозионного и карстово-суффозионного происхождения на водоразделах и террасах, а также в поймах рек, реже – в балках. Они приурочены как к крайкам крупных болотных массивов, так и часто полностью занимают небольшие массивы. Питание сообществ осуществляется минерализованными поверхностными и аллювиальными водами, иногда участвуют выклинивающиеся грунтовые воды. Местообитания обычно сильно обводнены в весенний период; летом уровень болотных вод (УБВ) снижается. Переменное увлажнение и аэрация корнеобитаемого горизонта торфяных отложений обеспечивают развитие древесного яруса. Высокая минерализация питающих вод позволяет выделять в Древесном типе Эвтрофную группу формаций, включающую формации *Alneta glutinosae* (2 ассоциации, 2 субассоциации и 1 вариант) и *Betuleta pubescentis* (7 ассоциаций, 3 субассоциации, 1 вариант).

### Перечень синтаксонов древесного, древесно-мохового и кустарникового типов растительности болот Среднерусской возвышенности

Тип Древесный (Lignation)  
Группа формаций – Эвтрофная  
Формация *Alneta glutinosae*

Асс. *Alnus glutinosa*–*Urtica dioica* [1]

Вар. *Carduus crispus*

Асс. *Alnus glutinosa*–*Athyrium filix-femina*+*Thelypteris palustris* [2]

Субасс. *Alnus glutinosa*–*Athyrium filix-femina* [2a]

Субасс. *Alnus glutinosa*–*Thelypteris palustris* [2b]

Формация *Betuleta pubescentis*

Асс. *Betula pubescens*–*Scirpus sylvaticus* [3]

Асс. *Betula pubescens*–*Carex vesicaria* [4]

Вар. *Carex riparia*

Асс. *Betula pubescens*–*Menyanthes trifoliata* [5]

Асс. *Betula pubescens*–*Calla palustris* [6]

Субасс. *typicum* [6a]

Субасс. *Betula pubescens*–*Thelypteris palustris* [6b]

Субасс. *Betula pubescens*–*Menyanthes trifoliata*–*Plagiomnium ellipticum* [6c]

Асс. *Betula pubescens*–*Calamagrostis canescens* [7]

Асс. *Betula pubescens*–*Molinia caerulea* [8]

Асс. *Betula pubescens*–*Phragmites australis* [9]

Тип **Древесно-моховой (Lignomuscetion)**

Группа формаций – Эвтрофная

Формация *Betuleto–Sphagneta*

Асс. *Betula pubescens*–*Menyanthes trifoliata*–*Sphagnum riparium* [10]

Субасс. *typicum* [10a]

Субасс. *Betula pubescens*–*Menyanthes trifoliata*–*S. squarrosum* [10b]

Асс. *Betula pubescens*–*Sphagnum centrale* [11]

Субасс. *typicum* [11a]

Субасс. *Betula pubescens*–*S. russowii* [11b]

Безранговое сообщество *Betula pubescens*–*Thelypteris palustris*–*Sphagnum teres*

Безранговое сообщество *Betula pubescens*–*Thelypteris palustris*–*Sphagnum squarrosum*

Группа формаций – Мезотрофная

Формация *Betuleto–Sphagneta*

Асс. *Betula pubescens*–*Menyanthes trifoliata*+*Calla palustris*–*Sphagnum angustifolium*+*S. fallax* [12]

Асс. *Betula pubescens*–*Carex lasiocarpa*–*S. fallax* [13]

Вар. *Phragmites australis*

Формация *Pineto–Sphagneta*

Асс. *Pinus sylvestris*–*Carex rostrata*–*Sphagnum fallax* [14]

Безранговое сообщество *Pinus sylvestris*–*Calamagrostis canescens*–*Sphagnum fallax*

Группа формаций – Олиготрофная

Формация *Betuleto–Sphagneta*

Асс. *Betula pubescens*–*Eriophorum vaginatum*–*S. angustifolium* [15]

Субасс. *typicum* [15a]

Субасс. *Betula pubescens*–*Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum fallax* [15b]

Вар. *Pohlia nutans*

Формация *Pineto–Sphagneta*

Асс. *Pinus sylvestris*–*Andromeda polifolia*–*Sphagnum fallax*+*S. magellanicum* [16]

Асс. *Pinus sylvestris* f. *uliginosa*–*Ledum palustre*+*Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum angustifolium* [17]

Субасс. *Pinus sylvestris*–*Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum angustifolium* [17a]

Субасс. *Pinus sylvestris*–*Ledum palustre*+*Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum angustifolium* [17b]

Тип **Кустарниковый (Salicetion)**

Группа формаций – Эвтрофная

Формация *Salicieta*

Асс. *Salix cinerea*–*Calla palustris* [18]

Тип растительности – **Древесный (Lignation)**

Группа формаций – Эвтрофная

Формация *Alneta glutinosae*

Черноольшаники приурочены к заболоченным поймам рек и балкам (преимущественно, долины крупных рек, например, Оки, Воронежа). На болотах речных террас и в понижениях водоразделов черноольховые сообщества формируются значительно реже и занимают небольшие площади. В этой формации выделены 2 ассоциации, сообщества которых различаются присутствием и константностью *Urtica dioica* s. l.

Асс. *Alnus glutinosa*–*Urtica dioica* – черноольхово-крапивная (табл., № 1).

Диагностические виды (д. в.): *Alnus glutinosa*, *Angelica archangelica*, *Climacium dendroides*, *Filipendula ulmaria*, *Glechoma hederacea*, *Impatiens noli-tangere*, *Ranunculus repens*, *Ribes nigrum*, *Urtica dioica*.

Древостой образован *Alnus glutinosa* (10Ол, высота – 18–25 м); сомкнутость – 0,6–0,8.

В подлеске с высоким постоянством встречаются *Frangula alnus*, *Padus avium*, *Salix cinerea*, реже – *Corylus avellana* и *Rubus idaeus*. Отмечен подрост *Acer negundo*, *Sorbus aucuparia* и *Viburnum opulus*.

Богатое водно-минеральное питание ( $\text{pH} = 7,1\text{--}7,4$ ; минерализация – до 310–334 мг/л) является причиной высокого постоянства (V) и проективного покрытия (45–75%) *Urtica dioica*. Помимо крапивы, в составе травяного яруса встречаются как гигрофитные (*Humulus lupulus*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia vulgaris*, *Solanum dulcamara*, *Thelypteris palustris*), так и мезофитные (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana*, *Filipendula ulmaria*, *Glechoma hederacea*, *Scirpus sylvaticus*) виды, имеющие константность III–IV. Изменение режима увлажнения, приводящее к «подсыханию» субстрата в летнее время, способствует внедрению в состав сообществ лесных видов (*Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Maianthemum bifolium*, *Paris quadrifolia*) и растений нарушенных местообитаний (*Carduus crispus*, *Galeopsis bifida*, *Impatiens parviflora* и др.). Покрытие травяного яруса – 75–85%.

Моховой ярус отсутствует, покрытие мхов – не более 5%. Среди них наиболее часто встречаются *Brachythecium salebrosum*, *Climacium dendroides* и *Plagiomnium ellipticum* (константность – III), реже – *Plagiomnium cuspidatum* и *Sphagnum centrale*.

Сообщества ассоциации распространены в поймах рек и балках, где характеризуются высоким видовым разнообразием.

Ценофлора ассоциации представлена 73 видами; видовое богатство – 21–41 вид в описании (в среднем – 34 вида).

На водоразделах сообщества формируются по берегам озёр (приозёрные черноольшаники) и по видовому составу сходны с балочными сообществами. На речных террасах (рр. Псёл, Сейм) сообщества приурочены к окрайкам болот. Возможность дренажа способствует снижению влажности биотопа, что приводит к сокращению ценофлоры (до 50–55 видов) и видового богатства сообществ (15–18 видов). Таким образом, приозёрные сообщества отражают типичный состав ассоциации, а террасные ценозы являются обеднённым вар. *Carduus crispus*.

Сообщества ассоциации формируются на низинных (обычно – черноольховых или травяных) торфах мощностью 1,0–1,5 м.

Ассоциация описана на болотах Курской, Тульской, Орловской, Липецкой и Воронежской областей.

Асс. *Alnus glutinosa*–*Athyrium filix-femina*+*Thelypteris palustris* – черноольхово-папоротниковая (табл., № 2).

Д в.: *Alnus glutinosa*, *Athyrium filix-femina*, *Calla palustris*, *Thelypteris palustris*.

Сообщества ассоциации достаточно широко распространены на водораздельных болотах Среднерусской возвышенности, где формируются в карстово-суффозионных депрессиях глубиной 5–7 метров в более влажных (по сравнению с предыдущей ассоциацией) условиях. В весенний период УБВ может находиться на 18 см выше поверхности болота, а к концу сезона опускается до –30 см (Zatsarinnaia, 2015). Столь резкое изменение обводнённости свойственно болотам со сплошной торфяной залежью и свидетельствует об использовании преимущественно делювиальных вод. Стабильный водный режим, обусловленный существенной ролью грунтового стока, характерен для сплавинных болот (толщина сплавнины не превышает 1,0–1,5 м).

Древостой образован *Alnus glutinosa* (10Ол, сомкнутость 0,5–0,7).

В подлеске редко произрастают *Frangula alnus* и *Salix cinerea*.

Покрытие травяного яруса – 50–55%.

Ассоциация характеризуется спецификой минерального питания: сообщества формируются в слабокислых ( $\text{pH} = 5,4\text{--}5,6$ ) и более бедных (минерализация 150–210 мг/л) условиях по сравнению с асс. *Alnus glutinosa*–*Urtica dioica*. На песчаных террасах рр. Усмань и Воронеж сообщества с *Alnus glutinosa* и *Thelypteris palustris* развиваются в крайне бедных условиях: минерализация составляет 30–50 мг/л. В результате в составе ценофлоры снижается постоянство *Brachythecium salebrosum*, *Filipendula ulmaria*, *Salix cinerea*, *Scirpus sylvaticus*, исчезает комплекс лесных видов (*Aegopodium podagraria*, *Paris quadrifolia* и др.),

но появляются болотные гигрофиты – *Calamagrostis canescens*, *Calla palustris*, *Calliergon cordifolium*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Sphagnum squarrosum*.

Ценофлора ассоциации насчитывает 60 видов, видовое богатство сообществ – 15–29 видов (в среднем – 24 вида).

Сообщества ассоциации формируются на черноольховых, древесно-травяных и травяных низинных торфах мощностью от 1 до 7 м.

В составе ассоциации выделены 2 субассоциации, сообщества которых различаются постоянством и обилием *Athyrium filix-femina* и *Thelypteris palustris*, что является следствием отличий в гидрологическом режиме местообитаний.

Субасс. *Alnus glutinosa–Athyrium filix-femina* (2a) типична для болотных массивов, характеризующихся резко меняющимся гидрологическим режимом в течение вегетационного сезона. Интенсивное обводнение в весенний период способствует разрастанию трав (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana*, *Equisetum sylvaticum*) на приствольных повышении-ях ольхи. Здесь же изредка встречаются *Thelypteris palustris* (III), *Sphagnum squarrosum* (II) и *Sphagnum centrale*. В травяном ярусе (проективное покрытие (ПП) – 50%) с высоким постоянством (V) встречается и доминирует *Athyrium filix-femina* (ПП – 25%). В сообществах снижается участие *Filipendula ulmaria* (I), но разрастаются (после спада воды) *Calla palustris* (V), *Menyanthes trifoliata* (III), *Comarum palustre* (II), *Calliergon cordifolium* и *Plagiomnium ellipticum* (III). Сообщества субассоциации формируются на болотах со сплошной торфяной залежью, питающихся богатыми поверхностными (делювиальными) водами.

Сообщества субасс. *Alnus glutinosa–Thelypteris palustris* (2b) встречаются на сплавинных болотах или по окрайкам сильнообводнённых болот с целостной залежью. Стабильное увлажнение, обусловленное выклиниванием грунтовых вод, способствует разрастанию *Thelypteris palustris* (ПП – 40–80%) и увеличению его константности (V). В таких условиях появляются *Alisma plantago-aquatica*, *Calamagrostis canescens*, *Carex lasiocarpa*, *Glyceria fluitans*, *Stellaria palustris*, но снижается встречаемость *Calla palustris* (III), *Menyanthes trifoliata* (I), зелёных мхов (I). В обводнённых понижениях могут произрастать *Hydrocharis morsus-ranae*, *Nymphaea candida*, *Salvinia natans* (болото у д. Маклок, Воронежская область) и *Lemna minor*. Выровненный микрорельеф, отсутствие кочек и повышений не способствует сохранению лесных видов (исчезает *Equisetum sylvaticum*).

Ассоциация описана на пойменных, террасных, балочных и водораздельных болотах Тульской, Курской, Липецкой, Белгородской и Воронежской областей.

#### Формация *Betuleta pubescentis*

Сообщества травяных березняков, занимая небольшие площади, достаточно часто встречаются на водораздельных болотах, как в неглубоких (50–70 см) суффузионных понижениях, так и по окрайкам глубоких карстовых болот. Сообщества формируются при разном режиме увлажнения. В зависимости от доминирующих видов в травяном ярусе выделены 7 ассоциаций.

Асс. *Betula pubescens–Scirpus sylvaticus* – берёзово-леснокамышовая (табл., № 3).

Д. в.: *Betula pubescens*, *Scirpus sylvaticus*, *Solanum dulcamara*.

Сообщества ассоциации на территории Среднерусской возвышенности распространены по окрайкам водораздельных карстово-суффузионных болот, обычно – на границе с минеральным берегом, и занимают небольшие площади. Формируются при подпитке поверхностными (делювиальными) водами (рН = 5,5–5,9; минерализация – 35–45 мг/л) и в условиях изменчивого гидрологического режима: в весенний период сообщества умеренно обводнены (УБВ = –9 см), а к концу вегетационного сезона уровень залегания болотных вод снижается до –22 (–25) см от поверхности.

Древесный ярус образован *Betula pubescens* (10Б, сомкнутость – 0,7).

Подлесок отсутствует, единично встречается *Salix cinerea*.

Общее покрытие травяного яруса составляет 65–70%. В сообществах с высокой константностью (V) доминирует *Scirpus sylvaticus* (ПП – 40–50%). Часто встречаются (IV–V) *Solanum dulcamara* (ПП – 5–7%) и *Lycopus europeus* (ПП – 1–3%). Не столь часто (III), но более высокое покрытие (до 20%) имеет *Thelypteris palustris*. Изменчивый гидрологический режим является причиной низкой константности *Calla palustris* (II), *Filipendula ulmaria* (I) и других трав.

Моховой ярус не развит, изредка встречаются *Calliergon cordifolium* (3%) и *Sphagnum riparium*.

Ценофлора ассоциации насчитывает 33 вида, видовое богатство сообществ – 7–21 вид (в среднем – 14 видов).

Сообщества сформированы на низинных травяных торфах, мощность которых варьирует от 50 см до 5–6 м на окрайках карстово-суффозионных болот. Сообщества ассоциации описаны на разных водораздельных болотах, редко – на осушенных пойменных болотах Тульской области.

Асс. *Betula pubescens–Carex vesicaria* – берёзово-пузырчатосоковая (табл., № 4).

Д. в.: *Betula pubescens*, *Carex riparia*, *Carex vesicaria*.

Сообщества ассоциации на Среднерусской возвышенности встречаются нередко на водоразделах в карстово-суффозионных понижениях глубиной 1–3 м, реже – на осушенных пойменных болотах. Условия увлажнения переменны: в весенний период УБВ располагается близко к поверхности (–5; –7 см), к середине-концу лета опускается до –20 см. Возможность дренажа местообитаний, наряду с питанием минерализованными поверхностными водами, обеспечивают формирование эвтрофной растительности. Крайне редко сообщества отмечены на сплавинах карстово-суффозионных болот, где УБВ не опускается ниже –10(–12) см в летний период.

Древесный ярус образован берёзой (10Б, сомкнутость – 0,5) высотой 18–20 м.

В подлеске редко встречается *Salix cinerea*.

Общее покрытие травяного яруса варьирует от 35 до 75% (в среднем – 55%). Доминирующий вид – *Carex vesicaria* (ПП – от 25 до 75%) – характеризуется высокой константностью (V). В сообществах часто (IV) произрастает *Carex riparia*, однако покрытие вида обычно не превышает 5–25%. На сплавинах карстово-суффозионных болот этот вид может доминировать (ПП – 35–65%), что позволяет рассматривать такие сообщества как отдельный вариант ассоциации. В целом для ассоциации наиболее высоким постоянством (III) характеризуются *Comarum palustre*, *Lysimachia vulgaris*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Solanum dulcamara*, *Sphagnum squarrosum*, при этом покрытие данных видов не превышает 10%. Реже произрастают *Calamagrostis canescens*, *Calliergon cordifolium*, *Carex elongata*, *C. canescens*, *Menyanthes trifoliata*, *Scirpus sylvaticus*, *Thelypteris palustris* (I–II). Возможность снижения обводнённости в летний период наряду с небольшой глубиной торфяных отложений обеспечивают внедрение в состав сообществ *Corylus avellana*, *Dryopteris carthusiana*, *Equisetum sylvaticum*, *Filipendula ulmaria*, *Populus tremula*.

Моховой ярус отсутствует, покрытие мхов не превышает 5%.

Ценофлора ассоциации насчитывает 29 видов, видовое богатство – 5–19 видов в сообществе (в среднем – 10 видов).

Сообщества сформированы на низинных травяных/осоковых торфах, мощность которых составляет 50–80 см, в суффозионных понижениях. В карстовых депрессиях сообщества формируются на окрайках болот или на сплаvine толщиной 2,0–2,5 м, которая образована травяным и травяно-сфагновым низинными торфами.

Ассоциация описана на водораздельных и некоторых пойменных болотах Тульской области.

Асс. *Betula pubescens–Menyanthes trifoliata* – берёзово-вахтовая (табл., № 5).

Д. в.: *Betula pubescens*, *Cicuta virosa*, *Calla palustris*, *Calliergon cordifolium*, *Caltha palustris*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Riccia fluitans*, *Solanum dulcamara*, *Sphagnum centrale*, *Sphagnum girgensohnii*.

Сообщества ассоциации формируются в карстово-суффозионных понижениях, характеризующихся устойчивым увлажнением. При этом сообщества также описаны на пересыха-

ющих болотах (восточная часть Липецкой области). Микрорельеф таких ценозов кочковатый. Кочки высотой 30–40 см занимают 40–50% площади. Межкочья обводнены: УБВ в середине вегетационного сезона находится на уровне 20–30 см от поверхности. Минерализация питающих вод невысока – 65–75 мг/л, рН = 5,8–6,6.

По кочкам произрастают деревья *Betula pubescens*, формирующие древостой (10Б) с сомкнутостью 0,5–0,6.

Редкий подлесок образуют *Salix cinerea* (IV) и *Padus avium* (II).

Покрытие травяного яруса составляет 60%. В сообществах доминирует *Menyanthes trifoliata* (V, ПП – 25%), менее обильны *Calla palustris* и *Scirpus sylvaticus* (IV–V, ПП – 15–20%). В сообществах с высоким постоянством встречаются *Cicuta virosa*, *Comarum palustre* и *Solanum dulcamara* (V), однако их покрытие не превышает 5–7%. На вершинах сухих приствольных кочек часто произрастает *Dryopteris carthusiana* (IV), реже встречаются *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris cristata*, *Filipendula ulmaria* (I), *Equisetum sylvaticum*. В обводнённых межкочечных понижениях присутствуют *Caltha palustris* (III), *Callitriche cophocarpa* (I).

Моховой покров имеет покрытие не более 20%, при этом основное разнообразие видов сосредоточено на кочках, где произрастают как лесные (*Climacium dendroides*, *Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*), так и болотные виды, среди которых высококонстантными являются *Sphagnum girgensohnii* (V), *Calliergon cordifolium*, *Sphagnum centrale*, (IV), *Aulacomnium palustre*, *S. squarrosus* (III), *Plagiomnium ellipticum* (II). В межкочьях активно разрастается *Riccia fluitans* (IV).

Ценофлора ассоциации насчитывает 40 видов, из которых 26 – сосудистые растения. Видовое богатство составляет 10–24 вида в сообществе (в среднем – 15 видов), при этом разнообразие мохообразных в описаниях может достигать 9–10 видов.

Сообщества ассоциации развиваются на травяных, реже – травяно-сфагновых низинных торфах при мощности залежей от 1 до 5–6 м (на славинных болотах) и описаны на водораздельных болотах Тульской, Курской и Липецкой областей.

Асс. *Betula pubescens*–*Calla palustris* – берёзово-белокрыльниковая (табл., № 6).

Д. в.: *Betula pubescens*, *Calla palustris*, *Calliergon cordifolium*, *Menyanthes trifoliata*, *Plagiomnium ellipticum*, *Thelypteris palustris*.

Сообщества ассоциации редко встречаются на водораздельных болотах Среднерусской возвышенности и приурочены к сплавидам карстово-суффозионных болот, занимая на них небольшие (менее 100 м<sup>2</sup>) площади. Такие ценозы формируются на начальных этапах формирования сплавин, если толщина последних достигает 1,0–1,5 м, что обеспечивает укоренение берёзы, либо на «зрелых» сфагновых сплавинах, где они приурочены к окрайкам болот. Сообщества формируются при стабильном увлажнении, когда УБВ варьирует от 7 до –14 см от поверхности в течение вегетационного сезона. Водно-минеральное питание (рН = 4,8–5,6) является более бедным по сравнению с рассмотренными выше березняками (минерализация составляет 40–43 мг/л, увеличиваясь в весенний период до 76 мг/л).

Древостой образован *Betula pubescens*, редко с небольшим участием *Alnus glutinosa* (10Б, 10БедОл, сомкнутость 0,4–0,5).

В подлеске произрастают *Salix cinerea* (III–V) и *Frangula alnus* (I–II).

Проективное покрытие травяного яруса составляет 40–60%. В условиях слабо меняющегося увлажнения сплавин доминируют *Calla palustris* (IV–V), *Menyanthes trifoliata* и *Thelypteris palustris* (III–V), покрытие которых составляет 35–40%. Менее обильны *Calamagrostis canescens*, *Comarum palustre*, *Scirpus sylvaticus*, *Solanum dulcamara*, их покрытие не превышает 10%.

Моховой покров образован гигрофильными видами – *Calliergon cordifolium* и *Plagiomnium ellipticum*, редко произрастают *Sphagnum fimbriatum*, *S. girgensohnii*, *S. riparium*, *S. squarrosus* и *S. teres*. Покрытие мхов варьирует от 10–15 до 100%, что обусловлено влажностью биотопа и коррелирует со стадией развития сплавины.

Ценофлора ассоциации насчитывает 47 видов, видовое богатство – 6–21 вид в сообществе (в среднем – 11 видов).



Сообщества ассоциации развиваются на сплавинных или целостных торфяных залежах по окрайкам болот (глубина до 6 м). Залежи образованы травяным низинным торфом.

В составе ассоциации установлены 3 субассоциации, сообщества которых отличаются покрытием мхов, постоянством и обилием *Thelypteris palustris* и *Menyanthes trifoliata*.

Субасс. **typicum** (6a) формируется как на «молодых» сплавинах, так и по окрайкам сфагновых сплавин, на границе с минеральным берегом. Высококонстантным (V) и доминирующим (ПП – 35–40%) видом является *Calla palustris*.

Покрытие мхов меняется незначительно (ПП – до 20%), но высокой константностью характеризуется *Calliergon cordifolium* (V), появляются *Sphagnum fimbriatum* и *S. girgensohnii*.

Субасс. **Betula pubescens–Thelypteris palustris** (6b) формируется на сплавинах мощностью до 1 м, в наиболее обводнённых условиях (УБВ опускается не ниже –5, –7 см от поверхности), реже – в заболоченных понижениях речных террас (р. Усманка). В травяном ярусе с высоким постоянством (V) и обилием произрастает *Thelypteris palustris* (ПП – 25–45%).

Покрытие мхов не превышает 10%. Среди них наиболее часто встречаются *Calliergon cordifolium* (III) и *Sphagnum squarrosum* (II), константность других видов (*Helodium blandowii*, *Sphagnum riparium*) ниже. Такие сообщества развиваются на сплавинах при поселении берёзы в телиптерисовые ценозы (мощность сплавины должна быть достаточна для укоренения берёзы) либо сменяют сообщества субасс. **Alnus glutinosa–Thelypteris palustris** в результате изменения водно-минерального питания. В любом случае, сообщества субассоциации диагностируют начальные этапы развития сплавин.

Субасс. **Betula pubescens–Menyanthes trifoliata–Plagiomnium ellipticum** (6c) характеризуется сходным видовым составом с предыдущими субассоциациями, но отличается доминирующими видами. Сообщества субассоциации встречаются нечасто и являются стадией развития сплавин в карстово-суффозионных депрессиях. Такие ценозы сменяют субасс. **Betula pubescens–Calla palustris** в центральной части сплавин, где мощность торфяных отложений достигает 1,5 м. Увеличение толщины сплавины коррелирует со снижением уровня болотных вод до –14 см от поверхности. В таких условиях высоким постоянством (V) характеризуются *Menyanthes trifoliata* (ПП – 35–40%) и *Plagiomnium ellipticum* (ПП – 45–50%), но снижаются константность и обилие *Calla palustris* (IV), *Calamagrostis canescens* (II), *Comarum palustre* (II), исчезает *Sphagnum teres*. Однако в составе сообществ могут появляться *Helodium blandowii* (II) и *Sphagnum angustifolium* (III). Появление *S. angustifolium* диагностирует переход сплавин к обеднённому водно-минеральному питанию.

Таким образом, сообщества рассматриваемой ассоциации характерны для водораздельных болот и наиболее часто встречаются на сплавинах мощностью 1,0–1,5 м. Основное разнообразие сообществ описано на болотах Тульской области.

Асс. **Betula pubescens–Calamagrostis canescens** – берёзово-вейниковая (табл., № 7).

Д. в.: *Betula pubescens*, *Calamagrostis canescens*, *Calla palustris*, *Calliergon cordifolium*.

Сообщества ассоциации сформированы в депрессиях карстово-суффозионного происхождения на водоразделах, а также в понижениях террас рр. Воронеж, Ока, Свапа, Усмань. На сплавинах водораздельных болот сообщества формируются при УБВ –8, –10 см от поверхности; рН = 5,7. На террасных болотах, где подстилающими породами являются пески и возможно пересыхание поверхности, уровень воды опускается до –20, –30 см.

Древостой образован *Betula pubescens* (10Б) с редким участием *Pinus sylvestris* и *Populus tremula*. В зависимости от увлажнения сомкнутость древостоя варьирует от 0,4 до 0,6. Диапазон высоты деревьев – от 12 до 22 м.

В подлеске произрастают *Frangula alnus* и *Salix cinerea* (III), реже встречаются *Padus avium* и *Salix aurita*.

Проективное покрытие травяного яруса составляет 60%. Доминирующим (ПП – 35–45%, до 85%) видом с высоким постоянством (V) является *Calamagrostis canescens*. В сообществах часто встречаются гигрофильные травы – *Calla palustris*, *Lysimachia vulgaris* (IV), *Co-*

*marum palustre*, *Phragmites australis*, *Thelypteris palustris* (III). Помимо них присутствуют лесо-болотные виды, способные произрастать при снижении увлажнения: *Athyrium filix-femina*, *Equisetum sylvaticum*, *Scirpus sylvaticus* (III).

Покрытие мхов – не более 25%. Среди них встречаются как зелёные, так и сфагновые, однако доминирующие виды для ассоциации, в целом, выделить невозможно – на разных участках однократно доминируют *Calliergon cordifolium*, *Sphagnum angustifolium* (IV), *S. girgensohnii* или *S. teres*.

Ценофлора ассоциации представлена 56 видами, видовое богатство сообществ – 5–20 видов (в среднем – 12 видов).

Сообщества ассоциации развиваются преимущественно по окрайкам водораздельных и террасных болот, на травяном низинном торфе. Редко сообщества отмечены на пойменных болотах (Ступинское болото, Воронежская область). Мощность торфяных отложений – от 0,5 до 3–4 м. Ассоциация встречается на болотах Тульской, Курской, Липецкой и Воронежской областей.

Асс. *Betula pubescens*–*Molinia caerulea* – берёзово-молиниевая (табл., № 8).

Д. в.: *Aulacomnium palustre*, *Betula pubescens*, *Molinia caerulea*.

Сообщества ассоциации встречаются нечасто и описаны на окрайках берёзово-моховых и берёзово-травяных болот на песчаных отложениях террас рр. Воронеж, Ока, Свапа, Усмань. Наличие подстилающих песков обеспечивает отсутствие застойного увлажнения и яруса мхов. Однако редкая встречаемость (I–II) в напочвенном покрове *Sphagnum centrale*, *S. angustifolium*, *S. palustre*, и *S. squarrosum* свидетельствуют о более высоком увлажнении сообществ в предшествующие годы.

Древостой ассоциации образован *Betula pubescens* с редким участием *Pinus sylvestris*. Подлесок формируют *Salix cinerea* и *Frangula alnus*.

Травяной ярус имеет покрытие 75(90)% и часто монодоминантен, поскольку *Molinia caerulea* характеризуется как высоким постоянством (V), так и покрытием (до 85%). Константность других видов (*Calamagrostis canescens*, *Dryopteris carthusiana*, *Filipendula ulmaria*, *Lycopus europeus*, *Scirpus sylvaticus*) крайне низка (I); их покрытие не превышает 3–5%. Важно отметить присутствие лесных видов *Majanthemum bifolium*, *Pteridium aquilinum*, *Rubus saxatilis*, *Stellaria holostea*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* (III – 3–5%), которые типичны для молиниевых сосняков (Tsvirko, Semenishchenkov, 2014). Наиболее часто в сообществах ассоциации встречаются *Carex nigra* и *Lysimachia vulgaris* (III).

Покрытие мхов не более 10–12%, среди них наиболее высоким постоянством характеризуется *Aulacomnium palustre* (IV). Также произрастают лесные (*Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*) и болотные (*Sphagnum centrale*, *S. palustre*) виды с низким покрытием.

Ценофлора ассоциации насчитывает 33 вида. Видовое богатство сообществ варьирует от 7 (терраса р. Свапа, дренирующее влияние Михайловского рудника) до 28 видов (терраса р. Усмань). Наиболее разнообразный видовой состав, как видно, характерен для восточных склонов Среднерусской возвышенности, долин рр. Воронеж и Усмань. Сообщества, описанные на террасе р. Свапа, следует рассматривать как обеднённый вариант.

Сравнение с молиниевыми березняками юго-западных регионов России, Беларуси и Западной Европы (Tsvirko, Semenishchenkov, 2014) подтверждает обеднение флористического состава сообществ на Среднерусской возвышенности, что может быть связано с дренированием местообитаний в результате снижения уровня грунтовых вод в регионе.

Сообщества ассоциации приурочены к мелкозалежным торфяным отложениям (мощность – не более 50 см) и описаны в Курской и Воронежской областях.

Асс. *Betula pubescens*–*Phragmites australis* – берёзово-тростниковая (табл., № 9).

Д. в.: *Betula pubescens*, *Lythrum salicaria*, *Phragmites australis*.

Ассоциация представлена сообществами, сформированными по окрайкам карстово-суффозионных понижений на водоразделах, на песчаных террасах рр. Воронеж, Свапа, Суджа,

Ока, а также на болотах в поймах рек. Сообщества подпитываются минерализованными поверхностными, грунтовыми, реже – аллювиальными, водами (рН = 4,3–5,5; минерализация – от 130–220 до 420–470 мг/л). Уровень залегания болотных вод в сообществах варьирует от –15 до –50 см, опускаясь на осушенных пойменных болотах до 1 м. Несмотря на относительно высокое участие гигрофитных видов (*Comarum palustre*, *Drepanocladus polygamus*, *Menyanthes trifoliata*, *Phragmites australis*, *Thelypteris palustris*, *Typha latifolia* и др.), также встречаются *Eriophorum vaginatum*, *Oxycoccus palustris*, *Salix lapponum* (I). Следует отметить и наличие заносных видов (*Bidens frondosa*, *Cirsium arvense*, *Erigeron canadensis*,). Среди мхов высокая встречаемость характерна для *Sphagnum angustifolium* (IV), *Aulacomnium palustre*, *S. centrale* и *S. magellanicum* (III).

Столь широкий диапазон экологических условий и разнородный видовой состав являются следствием разного происхождения сообществ ассоциации. На террасах рек они формируются в результате понижения уровня болотных вод в тростниковых и берёзово-тростниково-сфагновых сообществах. Такое «осушение» способствует внедрению *Betula pubescens* в тростниковый ценоз либо деградации сфагнового покрова в берёзово-тростниково-сфагновых сообществах. Изменение режима увлажнения обеспечивает также внедрение несвойственных болотам видов. Такое предположение основано на сравнении описаний разных лет с болот Курской и Липецкой областей. В Тульской области сообщества описаны на пойменном тростниковом болоте, заросшем берёзой после осушения.

На современном этапе вертикальная структура сообществ характеризуется развитым древостоем (10Б, 10БедС, 9Б1Ол, 9Б1Ос) высотой 10–15 м.

Среди кустарников встречается *Salix cinerea* (IV), реже – *S. lapponum*.

Травяной/травяно-кустарничковый ярус имеет среднее покрытие 60% (45–90%). Высокой константностью (V) характеризуется *Phragmites australis* (ПП – 35–65%), а также *Calamagrostis canescens*, *Carex lasiocarpa*, *C. canescens*, *Comarum palustre*, *Eriophorum angustifolium*, *Lysimachia vulgaris* (IV), *Lythrum salicaria*, *Lycopus europaeus*, *Menyanthes trifoliata*, *Naumburgia thyrsoiflora*, *Thelypteris palustris*, *Thysselium palustre* (III), однако покрытие этих видов не превышает 10–15%.

Покрытие мхов – не более 15%. Важно отметить, что среди них представлены как виды, типичные для олиго- и мезотрофных сообществ (*Sphagnum angustifolium*, *S. fallax*, др.), так и для эвтрофных ценозов (*Sphagnum centrale*, *S. fimbriatum*, *S. palustre*, *S. squarrosum*). Однако столь высокое разнообразие сфагновых мхов характерно для террасных, реже – водораздельных болот. На пойменных болотах они не отмечены. Различия в увлажнении отражает сочетание мхов разной экологии: *Dicranum polysetum*, *Drepanocladus polygamus*, *Polytrichum strictum* и *Sciurohypnum oedipodium*. Эти виды характеризуются I–II классами постоянства. На осушенных участках по приствольным кочкам берёзы и в межкочья внедряется *Pohlia nutans* (III).

Ценофлора ассоциации насчитывает 48 видов, видовое богатство сообществ – 4–22 вида (в среднем – 13 видов).

Сообщества ассоциации формируются на низинных травяных, реже – травяно-сфагновых торфах. Мощность торфяных отложений различна: от 1,0–1,5 до 3,5 м (окраина карстово-суффозионного болота на террасе р. Воронеж). Ассоциация распространена на пойменных, террасных и водораздельных болотах Тульской, Курской, Липецкой и Воронежской областей.

#### Тип растительности – Древесно-моховой (**Lignomuscetion**)

Сообщества, относящиеся к этому типу болотной растительности, характеризуются как хорошо развитым древесным ярусом (высота, сомкнутость), так и моховым покровом, имеющим покрытие до 80–100%. Развитие сообществ в разных условиях водно-минерального питания влияет не только на видовой состав травяного/травяно-кустарничкового яруса, но и мохового, в котором доминируют сфагновые мхи. На основании этого в данном типе выделены 3 группы формаций в соответствии с трофностью болотных биотопов: эвтрофная, мезотрофная и олиготрофная. В каждой группе представлены берёзово-сфагновые и сосново-сфагновые формации в зависимости от доминирующих видов мхов.

Группа формаций – Эвтрофная  
Формация *Betuleto–Sphagneta*

В эвтрофных условиях выявлены только сообщества берёзово-сфагновой формации, характеризующиеся наличием в моховом покрове *Sphagnum riparium*, *S. squarrosum*, реже – *S. centrale* и *S. teres*. Данная формация представлена 2 ассоциациями, 4 субассоциациями и 2 безранговыми сообществами.

Асс. *Betula pubescens–Menyanthes trifoliata–Sphagnum riparium* – берёзово-вахтovo-сфагновая (табл., № 10).

Д. в.: *Betula pubescens*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Sphagnum riparium*, *S. squarrosum*.

Сообщества ассоциации распространены на сплавинах карстово-суффозионных болот и являются последовательной стадией их развития. По мере вертикального прироста сплавин происходит снижение трофности вод, питающих корнеобитаемый горизонт, и в сообщества берёзово-белокрыльниково-гипновой ассоциации (субасс. *Betula pubescens–Menyanthes trifoliata–Plagiomnium ellipticum*) внедряются сфагновые мхи. Водно-минеральное питание характеризуется диапазоном варьирования УБВ от 2 до –17 см от поверхности болота. Минерализация болотных вод составляет, в среднем, 60–70 мг/л, однако в весенний период поверхностный сток увеличивает показания до 120–130 мг/л; рН = 4,5–5,5.

Древостой образован *Betula pubescens*, редко с небольшим участием *Alnus glutinosa* (10Б, сомкнутость – 0,5–0,6).

В подлеске произрастают *Frangula alnus* и *Salix cinerea* (II), единично встречается *Salix myrtilloides*.

Покрытие травяного яруса составляет 45–55%. Среди трав высокой константностью (V) характеризуются *Menyanthes trifoliata* (III – 40–45%) и *Comarum palustre* (III – 3–5%). Постоянство *Calla palustris* снижается (III), исчезают *Solanum dulcamara* и *Lycopus europaeus*. Моховой покров имеет покрытие 60–85%. В его структуре уменьшается участие *Calliergon cordifolium* (III) и *Plagiomnium ellipticum* (I), что компенсируется увеличением постоянства (V) и обилия *Sphagnum riparium* и *S. squarrosum*. Редко отмечены *S. fimbriatum* и *S. girgensohnii*.

Ценофлора ассоциации насчитывает 48 видов, видовое богатство сообществ – 7–20 видов (в среднем – 11 видов).

Сообщества ассоциации развиваются на травяном и травяно-сфагновом низинных торфах, которые формируют сплаvinу (толщина до 2-х метров) или залегают на окрайке болот, на границе с минеральным берегом.

В составе ассоциации установлены 2 субассоциации, различающиеся доминирующими видами сфагновых мхов.

Субасс. **typicum** (10а) формируется в условиях активного притока поверхностных вод, что обеспечивает увеличение содержания кислорода в болотных водах и их более высокую минерализацию (до 130 мг/л) в сообществах на окрайках болот. Видовой состав таких ценозов насчитывает 39 видов. Сообщества центральных частей сплавин развиваются в более бедных условиях, что способствует внедрению *Sphagnum angustifolium*.

Сообщества субасс. *Betula pubescens–Menyanthes trifoliata–Sphagnum squarrosum* (10б) образуются в условиях застойного увлажнения на сплавинах. Минерализация болотных вод варьирует в более узких пределах – от 30 до 80 мг/л. Видовой состав сообществ беднее и насчитывает 27 видов.

Сообщества ассоциации описаны на разных этапах развития сплавин водораздельных болот Тульской области.

Асс. *Betula pubescens*–*Sphagnum centrale* – берёзово-сфагновая (табл., № 11, рис. 1).

Д. в.: *Betula pubescens*, *Dryopteris carthusiana*, *Carex canescens*, *Menyanthes trifoliata*, *Sphagnum centrale*, *S. fimbriatum*, *S. russowii*, *S. wulfianum*.

Сообщества ассоциации сформированы в карстово-суффозионных и суффозионных понижениях глубиной от 3 до 7 м, расположенных как на задровых отложениях водоразделов, так и вне таковых. Увлажнение депрессий происходит преимущественно поверхностными водами, поэтому минерализация болотных вод достигает 150–210 мг/л. Однако в течение вегетационного сезона УБВ варьирует от –5 до –40 см и более от поверхности болота, что делает болотные воды недоступными для сосудистых растений и мхов в летний период. В результате растения частично переходят на использование атмосферного питания. Именно этим можно объяснить низкое покрытие травяного яруса и разрастание мхов, среди которых присутствуют как лесные виды (*Pleurozium schreberi*, *Polytrichum strictum*, *Sphagnum fimbriatum*, *S. wulfianum*), приуроченные к пристволовым повышениям берёзы, так и менее требовательные к питанию болотные *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum* и *S. russowii*. Микрорельеф биотопов кочковатый, кочки занимают до 60% территории и образованы пристволовыми повышениями берёзы.

Древостой высотой до 20–22 м, образован *Betula pubescens* (10Б, сомкнутость – 0,6–0,7).

Затенённость не способствует развитию подлеска, поэтому *Salix cinerea* и *Frangula alnus* встречаются редко и единично (I–II).

Сезонное «подсыхание» поверхности болота является причиной снижения проективного покрытия травяного яруса (10–35%), уменьшается постоянство и покрытие *Menyanthes trifoliata* (II–IV, III – 15–20%), *Calamagrostis canescens* (I–II), *Calla palustris* (III – 3–5%) и других видов. При этом по сухим микроповышениям разрастаются *Dryopteris carthusiana* (IV), *D. cristata*, *Equisetum sylvaticum* (III).

Моховой ярус имеет высокое покрытие – 85–95(100)%. По кочкам и пристволовым повышениям обильно разрастаются *Sphagnum centrale* и *S. russowii* (V, III – 55–100%), а также *Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum strictum*, *Sphagnum fimbriatum*, *S. girgensohnii*, *S. wulfianum*. На вершинах и склонах кочек отмечены *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum* (II–III). В межкочечных понижениях произрастают *Calliargon cordifolium*, *Sphagnum squarrosum* (II–III), *Aulacomnium palustre*, *Plagiomnium ellipticum*, *P. medium* (II), *Helodium blandowii*.

Ценофлора ассоциации насчитывает 43 вида, видовое богатство сообществ – 6–16 видов (в среднем – 11 видов).

Сообщества ассоциации развиваются на травяном и травяно-сфагновом низинных торфах, залегающих в верхних горизонтах залежей, имеющих мощность 3–7 м.

В составе ассоциации установлены 2 субассоциации, сообщества которых различаются константностью и обилием сфагновых мхов.

Субасс. **typicum** (11a) формируется на болотах, образованных в карстово-суффозионных депрессиях на водоразделах. Видовой состав сообществ меняется в зависимости от условий увлажнения и насчитывает 40 видов. Структурные и экологические особенности сообществ описаны выше. Диагностическими видами этой субассоциации являются *Sphagnum wulfianum* и *S. fimbriatum*, приуроченные к вершинам микроповышений.

Субасс. ***Betula pubescens*–*Sphagnum russowii*** (11b) представлена сообществами, сформированными как на небольших по площади замкнутых карстово-суффозионных болотах, так и в суффозионных понижениях на склонах водораздела и характеризующихся проточным увлажнением. Высота кочек в таких условиях может достигать 40 см, что обеспечивает их атмосферное питание и появление *Sphagnum magellanicum*. В межкочечных понижениях снижается встречаемость *Menyanthes trifoliata* (II), по сравнению с предыдущей субассоциацией, а также появляются *Carex acuta*, *C. lasiocarpa*, *Equisetum fluviatile* (II) и *E. palustre*. Несмотря на режим увлажнения, видовой состав субассоциации, в целом, немного беднее и представлена 22 видами.

Ассоциация описана на водораздельных болотах Тульской и Курской областей.



Рис. 1. Сообщество асс. *Betula pubescens*–*Sphagnum centrale*. Фото: Е. М. Волкова.  
 Fig. 1. Community of the ass. *Betula pubescens*–*Sphagnum centrale*. Photo: E. M. Volkova.

В данной группе формаций выделены безранговые сообщества, характеризующиеся доминированием *Sphagnum teres* и *S. squarrosum*: *Betula pubescens*–*Thelypteris palustris*–*Sphagnum teres* и *Betula pubescens*–*Thelypteris palustris*–*Sphagnum squarrosum*. Видовой состав сосудистых растений сходен с асс. *Betula pubescens*–*Calla palustris*–*Calliergon cordifolium*+*Plagiomnium ellipticum*. Однако формирование сфагнового покрова позволяет рассматривать данные сообщества в качестве промежуточных стадий сукцессионного развития сплавин от берёзово-травяно-гипновых топей до эвтрофных сфагновых березняков. Синтаксономическое положение берёзово-телиптерисово-сфагновых эвтрофных сообществ, описанных на болотах Тульской и Липецкой областей, будет уточнено в дальнейшем.

Группа формаций – Мезотрофная  
 Формация *Betuleto*–*Sphagneta*

Снижение минерализации болотных вод проявляется, в первую очередь, в видовом составе мохового яруса. Индикаторами такого питания являются *Sphagnum fallax* и *S. angustifolium*, которые внедряются в эвтрофные берёзово-сфагновые сообщества и становятся конкурентноспособными. Данная формация представлена 2 ассоциациями.

Асс. *Betula pubescens*–*Menyanthes trifoliata*+*Calla palustris*–*Sphagnum angustifolium*+*S. fallax* – берёзово-травяно-сфагновая (табл., № 12).

Д. в.: *Betula pubescens*, *Calamagrostis canescens*, *Calla palustris*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Sphagnum angustifolium*, *S. fallax*.

Сообщества ассоциации сформированы на сплавинах карстово-суффозионных болот при частичном питании атмосферными осадками, реже – на болотах со сплошной торфяной залежью. Сплавинные торфяные отложения (мощность – 2,0–2,2 м) характеризуются высоким обводнением, поскольку УБВ в течение всего вегетационного сезона располагается близко к поверхности, опускаясь не более –10, –15 см. В таких условиях изменяется структура сообществ, в их составе увеличивается доля олиготрофных видов в травяно-кустарничковом и моховом ярусах.

Древостой представлен только *Betula pubescens* (10Б), однако его высота варьирует от 8–10 до 15–18 м. Сомкнутость древостоя составляет, в среднем, 0,4, понижаясь до 0,2 в центральных, наиболее обводнённых частях болот.

Покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 45%. Среди трав в отдельных сообществах доминируют *Menyanthes trifoliata* (ПП – от 10 до 70%) и *Calla palustris* (ПП – 20–30%). Наиболее высокой константностью характеризуются *Calamagrostis canescens* и *Comarum palustre* (V), однако их покрытие не превышает в среднем 10–15%. Реже встречаются *Carex rostrata* и *Lysimachia vulgaris* (IV), а также *Carex lasiocarpa* и *C. canescens*, *Eriophorum angustifolium*, *Phragmites australis*, *Thysselium palustre* (III). В составе яруса появляются *Andromeda polifolia*, *Drosera rotundifolia* (I), *Chamaedaphne calyculata* (II) и *Oxycoccus palustris* (III), редко – *Eriophorum vaginatum* и *Scheuchzeria palustris*, диагностирующие обеднённое водно-минеральное питание.

Моховой ярус имеет высокое покрытие (ПП – в среднем 97%). Высококонстантными (IV–V) и доминирующими (ПП – 65–100%) являются *Sphagnum angustifolium* и *S. fallax*, отмечены *S. obtusum* (II) и *S. palustre* (I). В сообществах увеличивается постоянство *Sphagnum magellanicum* (III), но снижается постоянство *Sphagnum centrale*, *S. fimbriatum*, *S. riparium*, *S. squarrosum*.

На болотах со сплошной торфяной залежью (глубина до 1 м) сообщества описаны в Липецкой области. В последние годы на таких болотах наблюдается «усыхание», поскольку УБВ опускается до –20, –25 см. Это способствует деградации мохового яруса (ПП понижается до 35–55 и даже до 15%) и внедрению растений нарушенных местообитаний (*Bidens frondosa*, *Matricaria inodora*).

Ценофлора ассоциации насчитывает 58 видов, видовое богатство сообществ – 8–22 вида (в среднем – 12 видов).

Сообщества ассоциации развиваются на травяно-сфагновом низинном, реже (на сплавилах) – на сфагновом переходном торфе. Ассоциация описана на водораздельных болотах Тульской, Орловской и Липецкой областей.

Асс. *Betula pubescens*–*Carex lasiocarpa*–*Sphagnum fallax* – берёзово-осоково-сфагновая (табл., № 13).

Д. в.: *Betula pubescens*, *Carex lasiocarpa*, *Lysimachia vulgaris*, *Sphagnum centrale*, *S. fallax*.

Ассоциация представлена на болотах карстово-суффозионного происхождения, сформированных как на зандровых отложениях (р. Воронеж, Ока, Усманка), так и вне таковых. В питании болот участвуют атмосферные осадки, что обеспечивает произрастание олиго- и мезотрофных видов. По сравнению с близкими ассоциациями Карелии, северо-запада Европейской России и Западной Сибири, сообщества Среднерусской возвышенности обеднены в видовом отношении.

Древостой высотой не более 15 м образован *Betula pubescens*, редко – с участием *Populus tremula* (10Б, 10БедОс), его сомкнутость – 0,5.

Подлесок формируют *Frangula alnus*, *Salix aurita* и *S. cinerea*.

Покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 45%. Переход к атмосферному питанию сопровождается появлением *Eriophorum vaginatum*, снижением постоянства *Calamagrostis canescens* и *Comarum palustre* (I–III). В сообществах редко встречаются *Carex omskiana*, *Equisetum fluviatile*, *Menyanthes trifoliata* и *Thelypteris palustris*. Высоким постоянством (IV–V) характеризуются *Carex lasiocarpa* (ПП – 30%), *C. rostrata* (ПП – 3–7%), *Lysimachia vulgaris* (ПП – 5–10%). Среди кустарничков константна только *Oxycoccus palustris* (III, ПП – до 35%). Изредка встречается *Drosera rotundifolia*. В болотных ценозах Воронежской области отмечена *Bidens frondosa* (II).

Покрытие мохового яруса составляет в среднем 75%. Высококонстантным (V) и доминирующим видом является *Sphagnum fallax* (ПП – 45–55%). Покрытие *S. centrale* меньше (не более 20%), однако вид характеризуется высоким постоянством (IV). В сообществах

произрастают *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum* (III), диагностирующие обеднённое водно-минеральное питание. Участие требовательных к питанию *Sphagnum fimbriatum*, *S. girgensohnii*, *S. palustre* снижается, доля *Aulacomnium palustre* и *Dicranum bonjeanii* также низка. Редко в составе сообществ встречается *Sphagnum inundatum* (Воронежская область).

На болотах Курской (Зоринские болота) и Воронежской (у д. Маклок) областей описаны сообщества, в которых, помимо *Carex lasiocarpa*, высокое покрытие (более 35%) имеет *Phragmites australis*. В моховом ярусе также доминирует (III – 65%) *Sphagnum fallax*. Такие ценозы отнесены к вар. *Phragmites australis*.

Ценофлора ассоциации насчитывает 48 видов, видовое богатство сообществ – 7-18 видов (в среднем – 11 видов).

Сообщества ассоциации сформированы на сфагновом низинном, реже – переходном торфах на болотах Тульской, Курской, Липецкой и Воронежской областей.

### Формация *Pineto–Sphagneta*

Формация сфагновых сосняков представлена 1 ассоциацией, сообщества которой приурочены, в основном, к террасам рек и склонам водоразделов, перекрытых зандровыми отложениями. По сравнению с предыдущей формацией, сообщества формируются в более бедных условиях по водно-минеральному питанию.

Асс. *Pinus sylvestris–Carex rostrata–Sphagnum fallax* – сосново-вздутоосоково-сфагновая (табл., № 14).

Д. в.: *Carex rostrata*, *Eriophorum vaginatum*, *Pinus sylvestris*, *Sphagnum fallax*.

Ассоциация является частью динамического ряда при смене сообществ от окраев к центру болот, располагаясь между вейниково-сфагновыми и пушицево-сфагновыми сосняками. Сообщества ассоциации описаны на мелкозалежных (до 1 м) болотах, подстилаемых зандровыми песками в северной и северо-западной частях Среднерусской возвышенности. Экологические особенности ассоциации (рН = 3,6–3,9; минерализация – 49–52 мг/л) являются причиной отсутствия лесных видов (*Calamagrostis canescens*, *Molinia caerulea*, *Picea abies*, некоторые мхи). При этом, в сообществах встречаются *Menyanthes trifoliata* (III – до 20%) и *Eriophorum angustifolium* (III – не более 2–3%) – виды, способные произрастать как в эвтрофных, так и в мезотрофных условиях. Обеднение водно-минерального питания, по сравнению с предыдущей ассоциацией, является причиной появления и высокой константности *Eriophorum vaginatum* и *Oxycoccus palustris* (III – до 10%), а также *Carex lasiocarpa* и *Sphagnum angustifolium*. Однако комплекс типичных олиготрофных видов представлен слабо.

Древесный ярус более разрежен (сомкнутость – 0,4), образован *Pinus sylvestris* с участием *Betula pubescens* (9С1Б). Высота древостоя – 8–10 м.

В подлеске редко встречается *Salix cinerea*.

Покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 80–100%. Из кустарничков встречается только *Oxycoccus palustris*. Среди трав доминирует *Carex rostrata* (III – до 65%).

Моховой ярус хорошо развит и имеет покрытие до 100%, но обеднён в видовом отношении. Доминирующим видом является *Sphagnum fallax*; *S. angustifolium* встречается реже, и его покрытие не превышает 15%.

Ценофлора ассоциации насчитывает 14 видов, видовое богатство сообществ – 8–10 видов (в среднем – 9 видов).

Сообщества сформированы на травяных низинных, реже – травяно-сфагновых переходных торфах. Ассоциация распространена на болотах Тульской, Калужской и Орловской областей.

В данной группе формаций выделено безранговое сообщество *Pinus sylvestris–Calamagrostis canescens–Sphagnum fallax*. Оно характеризуется древостоем из *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens* (8С2Б, высота – до 15 м). В травяно-кустарничковом ярусе (III – 30–35%) высокое постоянство характерно для *Calamagrostis canescens* (V, III – 25–30%), редко встречаются *Carex nigra*, *Menyanthes trifoliata*, *Molinia caerulea* и *Vaccinium myrtillus*.



Моховой покров имеет высокое покрытие (до 90–95%) и характеризуется доминированием *Sphagnum fallax*, реже встречаются *S. angustifolium*, *S. centrale*. Сообщество формируется в эрозионных заболоченных понижениях водоразделов северной части Среднерусской возвышенности на супесчаных и суглинистых почвах, преимущественно – правобережья Оки, а также на окрайках болот в понижениях задровых равнин. Такие сообщества описаны в Калужской, Тульской и Орловской областях.

#### Группа формаций – Олиготрофная

В данную группу формаций включены сообщества, образованные видами, произрастающими как на верховых болотах в условиях атмосферного питания (омбротрофных), так и в бедных минеротрофных биотопах, которые, согласно Э. Дю Рие (Du Rietz, 1954), в болотоведческой литературе в настоящее время называются олиготрофными. В русском болотоведении такие сообщества рассматриваются как мезоолиготрофные (Pjavnchenko, 1974). В описанных ниже ценозах почти всегда встречаются некоторые минеротрофные виды, свидетельствующие об участии грунтовых или делювиальных вод в питании этих биотопов.

#### Формация *Betuleto–Sphagneta*

Формация представлена одной ассоциацией, которая является стадией сукцессионного развития мезотрофных сфагновых березняков в условиях бедного водно-минерального питания.

Асс. *Betula pubescens–Eriophorum vaginatum–Sphagnum angustifolium* – берёзово-пушицево-сфагновая (табл., № 15).

Д. в.: *Betula pubescens*, *Carex lasiocarpa*, *C. omskiana*, *Chamaedaphne calyculata*, *Eriophorum vaginatum*, *Sphagnum angustifolium*, *S. fallax*.

Ассоциация редко распространена на водораздельных карстово-суффозионных болотах, где УБВ опускается до –20(–25) см, что обеспечивает произрастание берёзы и высокую сомкнутость древостоя (0,6–0,7). Такое «пересыхание» поверхности болота обеспечивает доминирование в питании корнеобитаемого горизонта атмосферных осадков, что является причиной низкой минерализации болотных вод (34–68 мг/л) и, как следствие, высокого покрытия *Eriophorum vaginatum* и олиготрофных сфагновых мхов. Если УБВ располагается на глубине не более –15 см от поверхности, то сомкнутость древостоя снижается до 0,3–0,4. В целом сообщества ассоциации приурочены к центральным, наиболее «древним» частям болот и являются конечной стадией сукцессионного развития растительности в подобных условиях. Сообщества встречаются как на болотах со сплошными торфяными залежами, которые подстилаются задровыми отложениями (долины рр. Ока, Воронеж, Усманка), так и на сплавинных болотах вне задров (болото Кочаки-4, Тульская область).

Древостой образован *Betula pubescens* (10Б). Структура древостоя определяется интенсивностью обводнения, и потому сомкнутость варьирует от 0,3 до 0,7 (в среднем – 0,4), а его высота – от 10 до 20 метров.

Подлесок отсутствует, редко встречаются *Salix cinerea* и *Frangula alnus*.

Покров травяно-кустарничкового яруса составляет 50%. Среди трав наиболее высокой константностью (IV–V) характеризуются *Eriophorum vaginatum* (ПП – 30%) и *Carex rostrata*, реже встречаются *Comarum palustre* и *Menyanthes trifoliata* (III). Бедность минерального питания является причиной низкого постоянства *Calamagrostis canescens*, *Carex lasiocarpa*, *Thelypteris palustris*, *Thysselinum palustre* и других. Среди кустарничков отмечена не только *Охуцoccus palustris* (ПП – 35%), но и *Chamaedaphne calyculata* (ПП – 5–7%), что диагностирует высокую долю атмосферного питания.

Покров мохового яруса – 85–100%. Доминирующим и высококонстантным (V) видом является *Sphagnum angustifolium* (ПП – 30–90%), часто присутствует *S. magellanicum* (III, ПП – до 35%). По вершинам пристольных кочек и сухих кочек пушицы произрастают *Brachythecium salebrosum*, *Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*, *P. strictum*, *Straminergon stramineum*. Крайне редко отмечены *Sphagnum balticum* и *S. fuscum*.

Ценофлора ассоциации насчитывает 38 видов, видовое богатство сообществ – 6–20 видов (в среднем – 10 видов).

Сообщества формируются на сфагновом, осоково-сфагновом, реже – травяно-сфагновом переходном торфе при мощности торфяных отложений до 1,5–2,0 м.

В составе ассоциации установлены 2 субассоциации, сообщества которых различаются видовым богатством, встречаемостью кустарничков и осок (*Carex lasiocarpa*, *C. omskiana*), покрытием мохового яруса.

Субасс. **typicum** (15a) характеризуется перечисленными выше признаками и встречается преимущественно в центральных и северных регионах Среднерусской возвышенности.

Субасс. ***Betula pubescens–Eriophorum vaginatum–Sphagnum fallax*** (15b) объединяет сообщества физиономически сходные с предыдущей субассоциацией, но отличающиеся отсутствием кустарничков, разрастанием *Eriophorum vaginatum* (ПП – до 55–80%), высокой константностью *Carex lasiocarpa* и *C. omskiana* (IV, ПП – 5–10%), но при этом более бедным видовым составом травяного яруса, снижением проективного покрытия мохового покрова, высоким постоянством и обилием *Sphagnum fallax* (V, ПП – 40–85%). *S. angustifolium* более редок (III), его покрытие вместе со *S. magellanicum* обычно не превышает 10–15%. Такие особенности обусловлены более богатым водно-минеральным питанием (минерализация болотных вод – 70–65 мг/л) и усиливающимся в последние годы «усыханием» болот в результате снижения УБВ (до –40(–45) см от вершины кочек пушицы). Сообщества данной субассоциации описаны в южной части Среднерусской возвышенности (Воронежский заповедник). Сравнение 2-х субассоциаций позволяет утверждать, что на южной границе ареала асс. ***Betula pubescens–Eriophorum vaginatum–Sphagnum angustifolium*** происходит обеднение видового состава и замещение *Sphagnum angustifolium* на *Sphagnum fallax* в моховом покрове.

Следует особо отметить, что при интенсивном усыхании болот под воздействием как климатических, так и антропогенных факторов формируется мёртвопокровный березняк, в котором хорошо выражен кочковатый микрорельеф, образованный сухими и мёртвыми кочками *Eriophorum vaginatum* (ПП > 5%), по вершинам которых разрастаются *Aulacomnium palustre*, *Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*, *Pohlia nutans*, *Polytrichum* sp. и сохраняются единичные сухие особи *Sphagnum centrale*, *S. fallax*, *S. palustre*. Такие сообщества относятся к вар. ***Pohlia nutans***.

Ассоциация встречается, преимущественно, на зандровых отложениях речных террас, редко – на сплавинных водораздельных болотах Орловской, Курской, Воронежской и Тульской областей.

#### Формация ***Pineto–Sphagneta***

Формация развивается в условиях бедного водно-минерального питания и представлена 2 ассоциациями, отличающимися по увлажнению местообитаний. Все сообщества данной формации приурочены к песчаным отложениям террас.

Асс. ***Pinus sylvestris–Andromeda polifolia–Sphagnum fallax+S. magellanicum*** – сосново-подбелово-сфагновая (табл., № 16).

Д. в.: *Andromeda polifolia*, *Betula pubescens*, *Carex lasiocarpa*, *Drosera rotundifolia*, *Eriophorum vaginatum*, *E. angustifolium*, *Oxycoccus palustris*, *Pinus sylvestris*, *Rhynchospora alba*, *Sphagnum magellanicum*, *S. fallax*.

Ассоциация представлена небольшим числом сообществ с восточного склона Среднерусской возвышенности (Липецкая область), где распространены зандровые отложения. По ценофлоре ассоциация сходна с травяно-кустарничково-сфагновыми и кустарничково-сфагновыми сообществами, описанными на сплавинных карстово-суффозионных болотах Тульской области (Zatsarinaia, 2015), но отличается наличием древостоя с сосной и берёзой.

Сообщества ассоциации описаны в понижении глубиной 3,3 м на террасе р. Воронеж. Условия водно-минерального питания на сплавинных болотах специфичны (рН = 4,5; мине-

рализация – 68–73 мг/л), что объясняет своеобразный характер растительности. С одной стороны, комплекс олиготрофных и мезоолиготрофных видов (*Andromeda polifolia*, *Drosera rotundifolia*, *Eriophorum vaginatum*, *Oxycoccus palustris*, *Rhynchospora alba*, *Sphagnum magellanicum*) диагностирует атмосферное питание. Однако возможность подпитки грунтовыми водами обеспечивает формирование более благоприятных условий и произрастание *Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*, *Eriophorum angustifolium*, *Menyanthes trifoliata*, *Molinia caerulea*, *Phragmites australis*, *Thysselium palustre*, *Sphagnum fallax*.

Древостой разрежен (сомкнутость 0,4), высотой до 10–15 м, образован *Pinus sylvestris* с высокой константностью и *Betula pubescens* (6С4Б).

Среди кустарников редко встречаются *Salix lapponum* и *S. myrtilloides*.

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 50–65%. Высокое постоянство сохраняют *Oxycoccus palustris* (ПП – 30–40%) и *Eriophorum vaginatum* (ПП – 5–20%). В составе сообществ часто встречаются *Andromeda polifolia* и *Carex lasiocarpa*. Флористической особенностью данной ассоциации является высокая константность *Rhynchospora alba* (ПП – 25–35%), *Drosera rotundifolia* и *Eriophorum angustifolium*, которые включены в число её диагностических видов, реже встречаются *Molinia caerulea*, *Phragmites australis* и *Thysselium palustre*.

Моховой покров хорошо развит (ПП – 100%). Доминирующими видами являются *Sphagnum magellanicum* (ПП – 45–65%) и *S. fallax* (ПП – 35–55%), реже отмечен *Sphagnum angustifolium*.

Как видно, ассоциация характеризуется сочетанием видов разной экологии, поскольку является стадией сукцессионного развития сплавинных сообществ.

Ценофлора ассоциации насчитывает 22 вида, видовое богатство сообществ – 10-17 видов (в среднем – 14 видов).

Ассоциация описана в Липецкой области.

Асс. ***Pinus sylvestris*–*Ledum palustre*+*Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum angustifolium*** – сосново-багульниково-пушицево-сфагновая (табл., № 17, рис. 2).

Д. в.: *Eriophorum vaginatum*, *Ledum palustre*, *Oxycoccus palustris*, *Pinus sylvestris*, *Polytrichum strictum*, *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*.

Ассоциация является широко распространённой в таёжной зоне, а на исследуемой территории встречается редко на зандровых отложениях водоразделов и речных террас северной части (долины рр. Ока и Угра), а также на западных (долины рр. Вытебеть, Жиздра, Сев) и восточных (долина р. Воронеж) склонах Среднерусской возвышенности, включая прилегающие территории. Сообщества сформированы в центральных (наиболее «древних») частях болотных массивов, на переходных и верховых торфах (мощностью не более 50 см), которые являются составной частью низинных, переходных или смешанных торфяных залежей (мощность от 1,5 до 3 м).

Обеднение водно-минерального питания сообществ в таких условиях приводит к увеличению участия в их составе олиготрофных видов. В составе сообществ ассоциации постоянно присутствуют *Chamaedaphne calyculata*, *Ledum palustre*, *Sphagnum magellanicum*. Высокая константность характерна для *Eriophorum vaginatum*, *Oxycoccus palustris* и *Sphagnum angustifolium*. При этом мезотрофные и мезозвтрофные виды (*Carex lasiocarpa*, *Menyanthes trifoliata*, *Sphagnum fallax*) характеризуются снижением постоянства. Участие лесных видов (*Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Pleurozium schreberi* и *Polytrichum strictum*) обусловлено кочковатым микрорельефом и возможностью растений произрастать по вершинам сухих кочек пушицы и пристволовым повышениям сосны. Кочки и повышения могут занимать до 60%.

Древостой в сообществах образован *Pinus sylvestris* (10С), редко – с участием *Betula pubescens*. Сомкнутость древостоя – 0,4–0,6.

В травяно-кустарничковом ярусе (ПП – 80%) всегда присутствуют *Eriophorum vaginatum* и *Oxycoccus palustris*, реже – в сочетании с *Ledum palustre*. С разным покрытием (от 5 до 35%), но достаточно регулярно встречается *Carex rostrata*. В моховом покрове, наряду со *Sphagnum angustifolium* (ПП – 80–98%), высоким постоянством характеризуется *S. magellanicum* (ПП – до 10–20%).

Ценофлора ассоциации насчитывает 25 видов, видовое богатство сообществ – 8–10 видов (в среднем – 9 видов).

В составе ассоциации установлены 2 субассоциации на основании различий в константности кустарничков (прежде всего – *Ledum palustre*), *Sphagnum fallax* и *Polytrichum strictum*.

Субасс. *Pinus sylvestris*–*Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum angustifolium* (17a) характеризуется высоким постоянством *Eriophorum vaginatum* (ПП – 55–75%) и *Oxycoccus palustris* (ПП – 20–45%). Ниже константность у *Vaccinium myrtillus* и *V. uliginosum*. Крайне редко отмечены *Andromeda polifolia*, *Calluna vulgaris* (единично), *Ledum palustre*. Диагностическим признаком является участие в моховом покрове *Sphagnum fallax*. Сообщества субассоциации распространены в пологих суффузионных понижениях террас и склонов водоразделов при мощности торфяных отложений до 1,5 м. Залежь образована преимущественно, низинными торфами. Переходные и верховые торфа имеют небольшую мощность (25–30 см) в верхнем горизонте. Поверхностный сток обеспечивает приток питательных веществ, поэтому высота древостоя может достигать 12–15 (18) м. Сообщества описаны по долинам рр. Воронеж, Вытебеть, Ока и Сев.

Субасс. *Pinus sylvestris*–*Ledum palustre*+*Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum angustifolium* (17b) формируется в наиболее олиготрофных и более дренированных условиях (рН = 2,8–2,9; минерализация – 21–42 мг/л). Это обеспечивает увеличение константности *Ledum palustre* (ПП – до 45–55%), *Oxycoccus palustris* (ПП – 35–40%) и *Sphagnum magellanicum* (ПП – не более 20%). Диагностическим признаком является появление *Chamaedaphne calyculata*. Встречаемость лесных, лесо-болотных (*Pleurozium schreberi*, *Polytrichum strictum*, *Vaccinium myrtillus*) и мезотрофных болотных (*Sphagnum fallax*) видов снижается. Сообщества субассоциации формируются в наиболее «древних» частях болот, на верховых торфах (мощность – не менее 50 см). Торфяные залежи обычно смешанного типа, имеющие мощность 2–3 м.

Сообщества ассоциации распространены на песчаных отложениях террас и склонов водоразделов Калужской, Тульской, Орловской, Курской, Липецкой и Брянской (в пределах Среднерусской возвышенности) областей.



Рис. 2. Сообщество асс. *Pinus sylvestris*–*Ledum palustre* +*Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum angustifolium*. Фото: Е. М. Волкова.

Fig 2. Community of the ass. *Pinus sylvestris*–*Ledum palustre* +*Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum angustifolium*. Photo: E. M. Volkova.

## Тип растительности – Кустарниковый (*Salicetion*)

Кустарниковый тип растительности (Neshataeva, 2006) имеет широкое распространение на болотах Среднерусской возвышенности и характеризуется ярусом из *Salix cinerea*, имеющим высокую сомкнутость. Такие сообщества формируются как в неглубоких понижениях на разных элементах рельефа, так и по окрайкам глубоких карстово-суффузионных болот на водоразделах. Питание сообществ осуществляется делювиальными водами, которые характеризуются высокой минерализацией и выраженной сезонностью, что обеспечивает формирование эвтрофной растительности. Как видно, данный тип представлен только эвтрофной группой формаций, формацией *Salicieta* и одной ассоциацией.

Группа формаций – Эвтрофная

Формация *Salicieta*

Асс. *Salix cinerea*–*Calla palustris* – ивово-белокрыльниковая (табл., № 18).

Д. в.: *Calla palustris*, *Salix cinerea*.

Ассоциация является широко распространённой в понижениях различного генезиса на территории Среднерусской возвышенности, будучи приуроченной к неглубоким депрессиям суффузионного происхождения на водоразделах и террасах, а также встречается на трансформированных пойменных болотах. На глубоких водораздельных карстово-суффузионных болотах сообщества ассоциации развиваются по окрайкам, где на границе с минеральным берегом формируются слабопроходимые заросли кустарников.

Поверхностный сток обеспечивает приток минеральных частиц, что увеличивает трофность питающих вод. Увлажнение периодическое: в период весеннего паводка УБВ составляет 30–40 см, а к концу вегетационного сезона может снижаться до –10–15 см. В таких условиях деревья редки – *Betula pubescens* (II), *Populus tremula* (+).

Среди кустарников доминирует *Salix cinerea* (V) с сомкнутостью крон 0,3–0,4, а также встречаются *Frangula alnus* (II), *Ribes nigrum* и *Rubus idaeus* (+).

Общее покрытие травяного яруса составляет в среднем 40–50%. Наиболее высококонстантным видом является *Calla palustris* (IV), имеющий среднее покрытие 20% (5–35%). Высокой встречаемостью характеризуются *Lycopus europeus* (IV), *Athyrium filix-femina*, *Carex elongata*, *Filipendula ulmaria*, *Scirpus sylvaticus*, *Solanum dulcamara* (III). На отдельных участках *Athyrium filix-femina*, *Carex nigra*, *C. riparia*, *C. vesicaria*, *Scirpus sylvaticus*, *Solanum dulcamara* могут доминировать, формируя покрытие до 25–65%, но количество описаний таких сообществ недостаточно для придания таким описаниям самостоятельного синтаксономического статуса. По этой причине ассоциация названа по виду с наиболее высокой константностью и доминирующему в большинстве описаний – *Calla palustris*. Другие растения (*Caltha palustris*, *Carex lasiocarpa*, *C. cespitosa*, *Cicuta virosa*, *Comarum palustre*, *Equisetum flviatile*, *E. sylvaticum*, *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria*, *Menyanthes trifoliata*, *Naumburgia thyrsoiflora*, *Phragmites australis*, *Scutellaria galericulata*, *Thelypteris palustris*, *Thysselium palustre*, *Typha latifolia*, *Urtica dioica*) встречаются реже.

Моховой покров образован, в основном, зелёными мхами. Среди них в некоторых сообществах доминируют *Calliergon cordifolium* (III) и *Calliergonella cuspidata* (ПП – от 30 до 90%). Однако в большинстве ценозов покрытие этих видов не превышает 10–15%. В сообществах также произрастают *Brachythecium salebrosum*, *Climacium dendroides* (I), *Drepanocladus polygamus*, *Helodium blandowii*, *Plagioimnium ellipticum*, *Pleurozium schreberi* (+), *Sphagnum squarrosum* (I), *S. fimbriatum*, *S. girgensohnii*, *S. subsecundum*, *S. teres*, а также *S. angustifolium* (+), проникающий в состав сплавинных ценозов.

Ценофлора ассоциации представлена 75 видами, из них 58 видов – сосудистые растения и 17 видов мохообразных. Видовое богатство сообществ – 9–23 вида (в среднем – 13 видов).

Ассоциация на водораздельных и террасных болотах приурочена к травяным торфам мощностью 30–80 см. На пойменных болотах, обычно осушенных, сообщества описаны на низинных тростниковых торфах мощностью до 2 метров.

Ассоциация характерна для всех регионов Среднерусской возвышенности, включая Калужскую и Брянскую области.

## Заключение

Таким образом, несмотря на низкую заболоченность Среднерусской возвышенности, растительность болот весьма разнообразна. Древесный тип растительности (Lignetion) представлен 9 ассоциациями, 5 субассоциациями и 2 вариантами, относящимися к 2 формациям эвтрофной группы формаций. В Древесно-моховом типе растительности (Lignomuscetion) выделены 3 группы формаций (эвтрофная, мезотрофная и олиготрофная), к которым относятся 5 формаций, 8 ассоциаций, 8 субассоциаций, 2 варианта и 3 безранговых сообщества. Кустарниковый тип растительности (Salicetion) представлен одной ассоциацией, относящейся к одной формации эвтрофной группы формаций. Каждый из выделенных синтаксонов формируется в определённых экологических условиях и характеризуется своеобразием структурных особенностей.

Высокое ценотическое разнообразие 3 изученных типов растительности болот свидетельствует о необходимости сохранения болотных экосистем как центров флористического и ценотического разнообразия Среднерусской возвышенности.

*Исследования частично поддержаны грантом РФФИ № 19-44-710001 p\_a «Растительный покров Куликова поля и его динамика под действием природных и антропогенных факторов».*

## Список литературы

- [Boch] *Боч М. С.* 1974. О типе болотной растительности // Бот. журн. Т. 59. № 8. С. 1093–1101.
- [Boch] *Боч М. С.* 1986. О классификации болотной растительности (на примере сфагновых топей Северо-Запада РСФСР) // Бот. журн. Т. 71. № 9. С. 1182–1192.
- [Boch, Smagin] *Боч М. С., Смагин В. А.* 1993. Флора и растительность болот северо-запада России и принципы их охраны. СПб.: Гидрометеоздат. 223 с.
- [Cherepanov] *Черепанов С. К.* 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья-95. 992 с.
- [Gorokhova, Marakaev] *Горохова В. В., Маракаев О. А.* 2009. Экосистемы болот Ярославской области: состояние и охрана. Ярославль: ЯрГУ. 160 с.
- Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. et al.* 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa*. V. 15. P. 1–130.
- [I'inskiy] *Ильинский А. П.* 1937. Растительность земного шара. М.–Л., 1937. 458 с.
- [Ivchenko] *Ивченко Т. Г.* 2013. Растительность болот Ильменского государственного заповедника (Южный Урал) // Растительность России. № 22. С. 38–62.
- [Kantserova] *Канцерово Л. В.* 2012. Разнообразие и динамика сообществ трансформированных гидроморфных биотопов среднетаёжной Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск. 23 с.
- [Khmelev] *Хмельёв К. Ф.* 1985. Закономерности развития болотных экосистем Центрального Черноземья. Воронеж: Изд. Воронежского ун-та. 168 с.
- [Kuznetsov] *Кузнецов О. Л.* 1981. Структура и динамика фаций аапа болот северной Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск. 22 с.
- [Kuznetsov] *Кузнецов О. Л.* 1998. Эколого-флористическая классификация растительности болот Республики Карелия // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков: тез. докл., представленных II (X) съезду РБО. Т. 2. СПб.: БИН РАН. С. 271–272.
- [Kuznetsov] *Кузнецов О. Л.* 2000. Топо-экологическая классификация растительности болот Карелии // Мат. симпозиума «Динамика болотных экосистем северной Евразии в голоцене». Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 28–34.
- [Kuznetsov] *Кузнецов О. Л.* 2005. Тополого-экологическая классификация растительности болот Карелии (омбротрофные и олиготрофные сообщества) // Биоразнообразие, динамика и ресурсы болотных экосистем восточной Финноскандии. Тр. КарНЦ РАН. Вып. 8. Петрозаводск. С. 15–46.
- [Kuznetsov] *Кузнецов О. Л.* 2006. Структура и динамика растительного покрова болотных экосистем Карелии: Дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск. 322 с.
- [Kuznetsov] *Кузнецов О. Л.* 2007. Основные методы классификации растительности болот // Мат. III Всерос. школы-конф. «Актуальные проблемы геоботаники». Петрозаводск: КНЦ РАН. С. 241–69.
- [Kutenkov] *Кутенков С. А.* 2004. Эколого-ценотическая структура и динамика болотных лесов Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск. 22 с.
- [Lapshina] *Лапшина Е. Д.* 1996. К синтаксономии болотной растительности заповедника «Кузнецкий Алатау» // Биоценотические исследования в заповеднике «Кузнецкий Алатау». Новосибирск. С. 78–96.
- [Lapshina] *Лапшина Е. Д.* 2004. Болота юго-востока Западной Сибири: Дис. ... докт. биол. наук. Томск. 512 с.
- [Loratin] *Лопатин В. Д.* 1949. Очерк растительности Гладкого болота // Уч. зап. ЛГУ. № 104. Сер. Географические науки. Вып. 5. С. 152–174.
- [Nargreenko] *Напреенко М. Г.* 2002. Флора и растительность верховых болот Калининградской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград. 24 с.

- [Neshataeva] *Нешатаева В. Ю.* 2006. Растительность полуострова Камчатка: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб. 62 с.
- [Pjävchenko] *Пьявченко Н. И.* 1974. Об изучении болотных биогеоценозов // Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л. С. 5–10.
- [Polevaia...] Полевая геоботаника. 1972. М.–Л.: Наука. Т. 4. 336 с.
- [Poliuianov] *Полуянов А. В.* 2013. Синтаксономия растительности и состав флоры юго-запада Центрального Черноземья как основа ботанико-географического районирования: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Брянск. 47 с.
- [Smagin] *Смагин В. А.* 1993. Ассоциации болотных основых сообществ Северо-Запада РСФСР // Вопросы классификации болотной растительности. СПб.: Наука. С. 83–94.
- [Smagin] *Смагин В. А.* 1999 а. Растительность мочажин, ерсеев и олиготрофных топей болот европейского севера России // Бот. журн. Т. 84. № 1. С. 104–116.
- [Smagin] *Смагин В. А.* 1999 б. Растительность мезотрофных топей, мочажин аапа-болот, ерсеев бугристых болот севера европейской России // Бот. журн. Т. 84. № 7. С. 80–96.
- [Smagin] *Смагин В. А.* 1999 с. Растительность евтрофных болот севера Европейской России // Бот. журн. Т. 84. № 10. С. 75–85.
- [Smagin] *Смагин В. А.* 2000 а. Ассоциации лесных болот класса *Vaccinieta uliginosi* на севере Европейской России // Бот. журн. Т. 85. № 3. С. 83–94.
- [Smagin] *Смагин В. А.* 2000 б. Растительность низинных осоковых болот севера Европейской России (в пределах таёжной зоны) // Бот. журн. Т. 85. № 4. С. 104–115.
- [Smagin, Volkova] *Смагин В. А., Волкова Е. М.* 2012. Растительность болот северо-востока Среднерусской возвышенности (Россия) // Изв. СамНЦ РАН. Т. 14. № 1 (4). С. 1121–1124.
- [Tsvirko, Semenishchenkov] *Цвирко Р. В., Семениченков Ю. А.* 2014. Фитоценотическое разнообразие ассоциации *Molinio–Pinetum* у южной границы подтайги (Республика Беларусь, Южное Нечерноземье России) // Ботаника (исследования): Сб. науч. тр. Вып. 43. С. 110–127.
- [Tsinzerling] *Цинзерлинг Ю. Д.* 1938. Растительность болот // Растительность СССР. Т. 1. М.; Л., 1938. С. 355–428.
- [Vasilevich, Shchukina] *Василевич В. И., Шукина К. В.* 2001. Черноольховые леса северо-запада Европейской части России // Бот. журн. Т. 86. № 3. С. 15–26.
- [Volkova] *Волкова Е. М.* 2018. Болота Среднерусской возвышенности: генезис, структурно-функциональные особенности и природоохранное значение: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб. 46 с.
- [Volkova, Smagin] *Волкова Е. М., Смагин В. А.* 2015. Растительность водораздельных болот западной части Среднерусской возвышенности // Мат. II междунар. науч. семинара «Растительность болот: современные проблемы классификации, картографирования, использования и охраны» (г. Минск, 24–25 сентября 2015 г.). Минск: Колорград. С. 14–16.
- [Yurkovskaia] *Юрковская Т. К.* 1959. Краткий очерк растительности болот средней Карелии // Торфяные болота Карелии. Петрозаводск. С. 108–124.
- [Yurkovskaia] *Юрковская Т. К.* 1964. Типы болот Лоухского района КАССР // Болота и заболоченные земли Карелии. Петрозаводск. С. 34–71.
- [Yurkovskaia] *Юрковская Т. К.* 1992. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. СПб. 256 с.
- [Yurkovskaia] *Юрковская Т. К.* 1993. Опыт классификации травяных и травяно-гипновых сообществ аапа болот // Вопросы классификации болотной растительности. СПб. С. 119–123.
- [Yurkovskaia] *Юрковская Т. К.* 1995. Высшие единицы классификации растительности болот // Бот. журн. Т. 80. № 11. С. 28–33.
- [Zatsarinnaia] *Зацаринная Д. В.* 2015. Экологические особенности и растительность карстовых болот зоны широколиственных лесов (на примере Тульской области): Дис. ... канд. биол. наук. М. 173 с.
- [Zatsarinnaia, Volkova] *Зацаринная Д. В., Волкова Е. М.* 2011. Экологические особенности растительных сообществ сплавинных карстовых болот Тульской области // Изв. Тульского гос. ун-та. Сер.: Естественные науки. Вып. 1. С. 227–236.
- [Zatsarinnaia, Volkova] *Зацаринная Д. В., Волкова Е. М.* 2013. Ординация растительных сообществ болот Тульской области // Современная ботаника в России. Тр. XIII Съезда Русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (Тольятти 16–22 сентября 2013 г.). Т. 2: Систематика и география сосудистых растений. Сравнительная флористика. Геоботаника. Тольятти: Кассандра. С. 221–222.
- [Zelenkevich] *Зеленкевич Н. А.* 2015. Флора и растительность верховых болот Беларуси (ботанико-географические особенности, антропогенные изменения и вопросы охраны): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск. 26 с.
- [Zelenkevich et al.] *Зеленкевич Н. А., Груммо Д. Г., Созинов О. В., Галанина О. В.* 2016. Флора и растительность верховых болот Беларуси. Минск: СтройМедиаПроект. 244 с.

## References

- Boch M. S.* 1974. O tipe bolotnoi rastitel'nosti [On the type of mire vegetation] // Bot. zhurn. Т. 59. № 8. P. 1093–1101. (In Russian)
- Boch M. S.* 1986. O klassifikatsii bolotnoi rastitel'nosti (na primere sfgnovykh topei Severo-Zapada RSFSR) [On the classification of mire vegetation (on the example of *Sphagnum* mires of the North-West of the RSFSR)] // Bot. zhurn. Т. 71. № 9. P. 1182–1192. (In Russian)



Boch M. S., Smagin V. A. 1993. Flora i rastitel'nost' bolot severo-zapada Rossii i printsipy ikh okhrany [Flora and vegetation of mires in the north-west of Russia and the principles of their protection]. St. Petersburg: Gidrometeoizdat. 223 p. (In Russian)

Cherepanov S. K. 1995. Sosudistye rasteniia Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) [Vascular plants of Russia and neighboring countries (within the former USSR)]. St. Petersburg: Mir i sem'ia-95. 992 p. (In Russian)

Gorokhova V. V., Marakaev O. A. 2009. Ekosistemy bolot Iaroslavskoi oblasti: sostoiianie i okhrana [Mire ecosystems of the Yaroslavl Region: state and protection]. Yaroslavl: IarGU. 160 p. (In Russian)

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. et al. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa*. V. 15. P. 1–130.

Il'inskii A. P. 1937. Rastitel'nost' zemnogo shara [Vegetation of the globe]. M.–L., 1937. 458 p. (In Russian)

Ivchenko T. G. 2013. Rastitel'nost' bolot Il'menskogo gosudarstvennogo zapovednika (Iuzhnyi Ural) [Vegetation of the peatlands of the Ilmensky State Reserve (Southern Urals)] // *Rastitel'nost' Rossii*. № 22. P. 38–62. (In Russian)

Kantserova L. V. 2012. Raznoobrazie i dinamika soobshchestv transformirovannykh gidromorfnykh biotopov srednetaezhnoi Karelii [Diversity and dynamics of communities of transformed hydromorphic biotopes in the middle taiga of Karelia]: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Petrozavodsk. 23 p. (In Russian)

Khmelev K. F. 1985. Zakonomernosti razvitiia bolotnykh ekosistem Tsentral'nogo Chernozem'ia [Patterns of development of mire ecosystems in the Central Chernozem region]. Voronezh: Izd. Voronezhskogo un-ta. 168 p. (In Russian)

Kutenkov S. A. 2004. Ekologo-tsenoticheskaia struktura i dinamika bolotnykh lesov Karelii [Ecologico-coenotic structure and dynamics of swamp forests of Karelia]: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Petrozavodsk. 22 p. (In Russian)

Kuznetsov O. L. 1981. Struktura i dinamika fatsii aapa bolot severnoi Karelii [Structure and dynamics of aapa facies in the mires of northern Karelia]: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Petrozavodsk. 22 p. (In Russian)

Kuznetsov O. L. 1998. Ekologo-floristicheskaia klassifikatsiia rastitel'nosti bolot Respubliki Kareliia [Ecologo-floristic classification of mire vegetation in the Republic of Karelia] // *Problemy botaniki na rubezhe XX–XXI vekov: tez. dokl., predstavlenykh II (X) s'ezdu RBO*. T. 2. St. Petersburg: BIN RAN. P. 271–272. (In Russian)

Kuznetsov O. L. 2000. Topo-ekologicheskaiia klassifikatsiia rastitel'nosti bolot Karelii [Topo-ecological classification of Karelia mire vegetation] // *Mat. simpoziuma «Dinamika bolotnykh ekosistem severnoi Evrazii v golotsene»*. Petrozavodsk: KarNTs RAN. P. 28–34. (In Russian)

Kuznetsov O. L. 2005. Topologo-ekologicheskaiia klassifikatsiia rastitel'nosti bolot Karelii (ombrotrofnye i oligotrofnye soobshchestva) [Topologo-ecological classification of the bog vegetation of Karelia (ombrotrophic and oligotrophic communities)] // *Bioraznoobrazie, dinamika i resursy bolotnykh ekosistem vo-stochnoi Fennoskandii*. Tr. KarNTs RAN. Vyp. 8. Petrozavodsk. P. 15–46. (In Russian)

Kuznetsov O. L. 2006. Struktura i dinamika rastitel'nogo pokrova bolotnykh ekosistem Karelii [Structure and dynamics of the vegetation cover of mire ecosystems in Karelia]: Dis. ... dokt. biol. nauk. Petrozavodsk. 322 p. (In Russian)

Kuznetsov O. L. 2007. Osnovnye metody klassifikatsii rastitel'nosti bolot [Main methods of classification of mire vegetation] // *Mat. III Vseros. shkoly-konf. «Aktual'nye problemy geobotaniki»*. Petrozavodsk: KNTs RAN. P. 241–69. (In Russian)

Lapshina E. D. 1996. K sintaksonomii bolotnoi rastitel'nosti zapovednika «Kuznetskii Alatau» [On the syntaxonomy of mire vegetation of the Kuznetsk Alatau Reserve] // *Biotsenoticheskie issledovaniia v zapovednike «Kuznetskii Alatau»*. Novosibirsk. P. 78–96. (In Russian)

Lapshina E. D. 2004. Bolota iugo-vostoka Zapadnoi Sibiri [The peatlands of the South-East of Western Siberia]: Dis. ... dokt. biol. nauk. Tomsk. 512 p. (In Russian)

Lopatin V. D. 1949. Ocherk rastitel'nosti Gladkogo bolota [An outline of the vegetation of mire Gladkoe] // *Uch. Zap. LGU*. № 104. Ser. geogr. nauk. Vyp. 5. P. 152–174. (In Russian)

Napreenko M. G. 2002. Flora i rastitel'nost' verkhovykh bolot Kaliningradskoi oblast [Flora and vegetation of oligotrophic peatlands of the Kaliningrad Region]: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Kaliningrad. 24 p. (In Russian)

Neshataeva V. Yu. 2006. Rastitel'nost' poluostrova Kamchatka [Vegetation of peninsula Kamchatka]: Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. St. Petersburg. 62 p. (In Russian)

Pjavchenko N. I. 1974. Ob izuchenii bolotnykh biogeosenozov [On the study of mire biogeocoenoses] // *Osnovnye printsipy izucheniia bolotnykh biogeosenozov*. Leningrad. P. 5–10. (In Russian)

Polevaia geobotanika [Field Geobotany]. 1972. Moscow–Leningrad: Nauka. T. 4. 336 p. (In Russian)

Poluianov A. V. 2013. Sintaksonomiia rastitel'nosti i sostav flory yugo-zapada Tsentral'nogo Chernozem'ya kak osnova botaniko-geographicheskogo raionirovaniia [Syntaxonomy of vegetation and flora composition of the South-West of the Central Chernozem region as the basis of botanical and geographical zoning]: Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. Bryansk. 47 p. (In Russian)

Smagin V. A. 1993. Assotsiatsii bolotnykh sosnovykh soobshchestv Severo-Zapada RSFSR [Associations of mire pine communities in the North-West of the RSFSR] // *Voprosy klassifikatsii bolotnoi rastitel'nosti*. St. Petersburg: Nauka. P. 83–94. (In Russian)

Smagin V. A. 1999 a. Rastitel'nost' mochazhin, erseev i oligotrofnykh topei bolot evropeiskogo severa Rossii [Vegetation of hollows, ersei and oligotrophic marshes of mires of the European North of Russia] // *Bot. zhurn*. T. 84. № 1. P. 104–116. (In Russian)

Smagin V. A. 1999 b. Rastitel'nost' mezotrofnykh topei, mochazhin aapa-bolot, erseev bugristykh bolot severa evropeiskoi Rossii [Vegetation of mesotrophic marshes, hollows of aapa-mires, yersej of hilly bogs of the north of European Russia] // *Bot. zhurn*. T. 84. № 7. P. 80–96. (In Russian)

Smagin V. A. 1999 c. Rastitel'nost' evtrofnykh bolot severa Evropeiskoi Rossii [Vegetation of eutrophic mires in the north of European Russia] // *Bot. zhurn*. T. 84. № 10. P. 75–85. (In Russian)



- Smagin V. A. 2000 a. Assotsiatsii lesnykh bolot klassa *Vaccinieta uliginosi* na severe Evropeiskoi Rossii [Associations of forest mires of the class *Vaccinieta uliginosi* in the north of European Russia] // Bot. zhurn. T. 85. № 3. P. 83–94. (In Russian)
- Smagin V. A. 2000 b. Rastitel'nost' nizinykh osokovykh bolot severa Evropeiskoi Rossii (v predelakh taezhnoi zony) [Vegetation of lowland sedge mires in the north of European Russia (within the taiga zone)] // Bot. zhurn. T. 85. № 4. P. 104–115. (In Russian)
- Smagin V. A., Volkova E. M. 2012. Rastitel'nost' bolot severo-vostoka Srednerusskoi vozvyshechnosti (Rossiia) [The mire vegetation in the northeast of the Middle-Russian Upland (Russia)] // Izv. SamNTs RAN. T. 14. № 1 (4). P. 1121–1124. (In Russian)
- Tsinzerling Iu. D. 1938. Rastitel'nost' bolot [Vegetation of swamps] // Rastitel'nost' SSSR. T. 1. Moscow; St. Petersburg. P. 355–428. (In Russian)
- Tsvirko R. V., Semenishchenkov Iu. A. 2014. Fitotsenoticheskoe raznoobrazie assotsiatsii *Molinio–Pinetum* u iuzhnoi granitsy podtaigi (Respublika Belarus', Iuzhnoe Nechernozem'e Rossii) [Phytocoenotic diversity of the *Molinio–Pinetum* association at the southern border of the subtaiga (Republic of Belarus, Southern Nechernozemye of Russia)] // Botanika (issledovaniia): Sb. nauch. tr. Vyp. 43. P. 110–127. (In Russian)
- Vasilevich V. I., Shchukina K. V. 2001. Chernool'khoye lesa severo-zapada Evropeiskoi chasti Rossii [Black alder forests in the north-west of the European part of Russia] // Bot. zhurn. T. 86. № 3. P. 15–26. (In Russian)
- Volkova E. M. 2018. Bolota Srednerusskoi vozvyshechnosti: genezis, strukturno-funktsional'nye oso-bennosti i prirodokhrannoe znachenie [The mires of the Middle-Russian Upland: genesis, structural and functional features and environmental significance]: Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. St. Petersburg. 46 p. (In Russian)
- Volkova E. M., Smagin V. A. 2015. Rastitel'nost' vodorazdel'nykh bolot zapadnoi chasti Srednerusskoi vozvyshechnosti [The vegetation of watershed mires in the western part of the Middle-Russian Upland] // Mat. II mezhdunar. nauch. seminara «Rastitel'nost' bolot: sovremennye problemy klassifikatsii, kartografirovaniia, ispol'zovaniia i okhrany» (g. Minsk, 24–25 sentiabria 2015 g.). Minsk: Kolograd. P. 14–16. (In Russian)
- Yurkovskaia T. K. 1959. Kratkii ocherk rastitel'nosti bolot srednei Karelii [Brief description of the vegetation of the bogs of middle Karelia] // Torfianye bolota Ka-relii. Petrozavodsk. P. 108–124. (In Russian)
- Yurkovskaia T. K. 1964. Tipy bolot Loukhskogo raiona KASSR [Types of mires of the Loukhi region of the KASSR] // Bolota i zabolochennye zemli Karelii. Petrozavodsk. P. 34–71. (In Russian)
- Yurkovskaia T. K. 1992. Geografiia i kartografiia rastitel'nosti bolot Evropeiskoi Rossii i sopredel'nykh territorii [Geography and cartography of the vegetation of mires of European Russia and adjacent territories]. St. Petersburg. 256 p. (In Russian)
- Yurkovskaia T. K. 1993. Opyt klassifikatsii travianykh i traviano-gipnovykh soobshchestv aapa bolot [Classification experience of herbaceous and herbaceous-hypnum communities of aapa mires] // Voprosy klassifikatsii bolotnoi rastitel'nosti. St. Petersburg. P. 119–123. (In Russian)
- Yurkovskaia T. K. 1995. Vysshie edinitsy klassifikatsii rastitel'nosti bolot [Higher classification units of mire vegetation] // Bot. zhurn. T. 80. № 11. P. 28–33. (In Russian)
- Zatsarinnaia D. V. 2015. Ekologicheskie osobennosti i rastitel'nost' karstovykh bolot zony shirokolistvennykh lesov (na primere Tul'skoi oblasti) [Ecological features and vegetation of karst mires in the zone of broad-leaved forests (on the example of the Tula Region)]: Dis ... kand. biol. nauk. Moscow. 173 p. (In Russian)
- Zatsarinnaia D. V., Volkova E. M. 2011. Ekologicheskie osobennosti rastitel'nykh soobshchestv splavinnykh karstovykh bolot Tul'skoi oblasti [Ecological features of plant communities of float karst mires in the Tula Region] // Izv. Tul'skogo gos. un-ta. Ser.: Estestvennye nauki. Vyp. 1. P. 227–236. (In Russian)
- Zatsarinnaia D. V., Volkova E. M. 2013. Ordinatsiia rastitel'nykh soobshchestv bolot Tul'skoi oblasti [Ordination of plant communities in the mires of the Tula Region] // Sovremennaiia botanika v Rossii. Tr. XIII S"ezda Russkogo botanicheskogo obshchestva i konferentsii «Nauchnye osnovy okhrany i ratsional'nogo ispol'zovaniia rastitel'nogo pokrova Volzhskogo basseina» (Tol'iatti 16–22 sentiabria 2013 g.). T. 2: Sistematika i geografiia sosudytykh rastenii. Sravnitel'naia floristika. Geobotanika. Tol'iatti: Kassandra. P. 221–222. (In Russian)
- Zelenkevich N. A. 2015. Flora i rastitel'nost' verkhovykh bolot Belarusi (botaniko-geograficheskie osobennosti, antropogennye izmeneniia i voprosy okhrany) [Flora and vegetation of raised bogs of Belarus (botanical and geographical features, anthropogenic changes and conservation issues)]: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Minsk. 26 p. (In Russian)
- Zelenkevich N. A., Grummo D. G., Sozinov O. V., Galanina O. V. 2016. Flora i rastitel'nost' verkhovykh bolot Belarusi [Flora and vegetation of raised bogs in Belarus]. Minsk: StroimediaProekt. 244 p. (In Russian)

## Сведения об авторах

**Волкова Елена Михайловна**  
д. б. н., заведующая кафедрой биологии, доцент  
Тульский государственный университет, Тула  
E-mail: convallaria@mail.ru

**Volkova Elena Mikhailovna**  
Sc. D. in Biological Sciences, Head of the Dpt. of Biology, Ass. Professor  
Tula State University, Tula  
E-mail: convallaria@mail.ru