

УДК 581.524.44:582.475.2

© В. И. Василевич, Т. В. Бибилова

ЕЛЬНИК КОСТЯНИЧНО-ВЕЙНИКОВЫЙ (CALAMAGROSTI ARUNDINACEAE-PICEETUM) В ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

V. I. VASILEVICH, T. V. BIBIKOVA. REED GRASS SPRUCE FOREST (CALAMAGROSTI ARUNDINACEAE-PICEETUM) IN EUROPEAN RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 07.02.2003

Ельник костянично-вейниковый характеризуется преобладанием в травяном ярусе *Calamagrostis arundinacea* или *Rubus saxatilis*. Он образуется в местообитаниях черничных и кисличных ельников при несколько разреженном древостое, что является результатом естественного изреживания спелых ельников или исходной пониженной сомкнутости елового древостоя. Эта ассоциация распространена преимущественно в подзонах южной тайги и хвойно-широколиственных лесов. Ее ареал простирается от северо-восточной Польши до Предуралья, где *Calamagrostis arundinacea* постепенно замещается *C. obtusata*. Она полностью соответствует асс. *Calamagrosti arundinaceae-Piceetum* (Sokołowski, 1968).

Ключевые слова: еловые леса, классификация, циклы, Европейская Россия.

Среди типов еловых лесов, лесных ассоциаций, ельники, в травяно-кустарничковом ярусе которых обильны костяника и вейник лесной (*Calamagrostis arundinacea*),¹ занимают сравнительно небольшую площадь и не используются в большинстве случаев для характеристики подзон бореальной зоны. Ельник костянично-вейниковый нечасто упоминается в литературе и его положение в экологических и динамических рядах растительности недостаточно детально исследовано. Это обстоятельство и побудило нас начать анализ ельников, встречающихся на территории Европейской России, именно с этой ассоциации.

В эту ассоциацию объединены сообщества еловых лесов, в хорошо развитом травяном покрове которых доминируют *Calamagrostis arundinacea* или *Rubus saxatilis* и значительно реже — *Convallaria majalis* и *Pteridium aquilinum*. Основанием для такого объединения послужило то, что при классификации мелколиственных лесов Северо-Запада (Василевич, 1996; Бибилова, 1998) было установлено, что эти 4 вида образуют группу фитоценоотически замещающих видов, и описания с преобладанием каждого из них имеют совершенно идентичный видовой состав и не различаются по постоянству всех остальных видов.

Фитоценоотическая замещаемость в какой-то степени противоречит принципу экологической индивидуальности видов Л. Г. Раменского. Замещаемость проявляется только в зоне перекрывания фитоценоотических оптимумов всех видов группы. И действительно, в ельниках в отличие от березняков и осинников отношения между этими видами складываются несколько иначе. Ландыш и орляк редко выступают доминантами травяного яруса в ельниках, а сообщества с вейником лесным и костяникой имеют не вполне идентичный видовой состав.

¹ Латинские названия сосудистых растений приведены по сводке С. К. Черепанова, 1981; мхов — по В. М. Мельничук, 1970.

Древесный ярус этой ассоциации имеет среднюю сомкнутость около 0,7, но амплитуда этого показателя весьма значительна, во многих описаниях сомкнутость всего лишь 0,5 или 0,6. В древостое обычна примесь осины (до 0,3—0,4) и в меньшей степени березы. В подросте обильна ель, нередко ее покрытие достигает 10—20 %, подрост других пород мало. В подлеске постоянна и обильна рябина, довольно постоянны южнотаежные кустарниковые виды *Lonicera xylosteum* и *Daphne mezereum*.

Calamagrostis arundinacea и *Rubus saxatilis* постоянно встречаются и в тех описаниях, где они не доминируют. *Convallaria majalis* относительно постоянна во всех сообществах ассоциации, а *Pteridium aquilinum* везде имеет низкое постоянство. Это определяется тем, что данный вид образует крупные по площади клоны, и если он встречается в каком-либо сообществе, то, как правило, довольно обилён. Кроме этих видов к числу постоянных и обильных принадлежат *Oxalis acetosella* и *Vaccinium myrtillus*, достаточно часто встречается большое число и других бореальных видов: *Solidago virgaurea*, *Luzula pilosa*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Dryopteris carthusiana*, *Pyrola rotundifolia*, *Melampyrum sylvaticum*.

Присутствуют в этой ассоциации и травянистые неморальные виды, но постоянство каждого из них низкое, а обилие невелико. Это *Aegopodium podagraria*, *Anemone nemorosa*, *Stellaria holostea*, *Hepatica nobilis*, *Asarum europaeum*, *Lathyrus vernus*.

Моховой покров развит довольно слабо. Его среднее покрытие около 25 %. Основную роль в нем играют *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Rhytidiadelphus triquetrus*.

Сообщества с преобладанием вейника лесного и костяники несколько различаются по постоянству видов, но очень мало видов, которые отсутствуют в одной группе описаний, а в другой имеют постоянство выше I класса. К таким в вейниковом ельнике принадлежат только *Chamaerion angustifolium*, а в костяничном — *Padus avium* и *Equisetum pratense*. Различия по постоянству остальных видов невелики и могут быть недостоверны. Более убедительным аргументом является повышение постоянства у группы экологически близких видов.

Чтобы проверить, существенны ли различия между этими двумя группами сообществ, были образованы 3 группы дифференцирующих видов: 1) бореальные мезофильные виды — *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, *Melampyrum pratense*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Lycopodium annotinum*; 2) виды мезофильные неморальные и южнотаежные — *Aegopodium podagraria*, *Lathyrus vernus*, *Viola mirabilis*, *Paris quadrifolia*, *Carex digitata*; 3) гигромезофиты — *Geum rivale*, *Crepis paludosa*, *Trollius europaeus*, *Filipendula ulmaria*.

Однородность распределения каждой из этих групп видов по всей совокупности описаний была проверена с помощью критерия Кокрена (Василевич, 1985). Оказалось, что все они распределены неравномерно, т. е. имеется много описаний, где виды отсутствуют, и много описаний, где встречается большая часть видов. Критерий Кокрена Q для всех 3 групп превышает табличное значение при $P = 0.05$. Затем коэффициент Кокрена был вычислен для каждой совокупности описаний по отдельности. В ельнике вейниковом 1-я и 2-я группы видов распределены равномерно. Для гигромезофитов критерий Кокрена несколько превышает табличное значение (51,47 при $Q_{0,05} = 48,60$), но таким результатом можно удовлетвориться и считать, что вейниковый ельник достаточно однороден в отношении распределения этих 3 групп видов.

Иная ситуация в костяничном ельнике. Так однородно распределены только бореальные виды. У остальных групп видов значение критерия Кокрена превышает табличное. Группа описаний костяничного ельника оказывается неоднородной и ее можно делить далее на флористически однородные части. Но такой задачи мы перед собой не ставили. Нам нужно было убедиться только в том, что костяничный и вейниковый ельник имеют статистически значимые различия по флористическому составу. Об этом свидетельствует очень сильное снижение коэффициента Кокрена при разделении описаний на эти 2 группы.

Таким образом, были установлены 3 дифференцирующие группы видов. Но дифференцирующим является не каждый их этих видов по отдельности, а только группы

видов в целом. Различия во встречаемости каждого из этих видов не очень велики (см. таблицу). Такова же ситуация с дифференциальными видами во многих ассоциациях флористической классификации в Западной Европе. А. Jurko (1973) предлагал использовать в качестве диагностических только те виды, постоянство которых в сравниваемых синтаксонах отличается не менее чем на 50%. Это разумное предложение не получило широкого признания, так как такие виды редко удается найти.

В костяничном ельнике выше постоянство ряда неморальных видов (*Aegopodium podagraria*, *Lathyrus vernus*, *Viola mirabilis*), но *Stellaria holostea* имеет более высокое постоянство в вейниковом ельнике. Костяничный ельник отличается также более высоким постоянством гигромезофитов. В вейниковом ельнике более постоянны бореальные виды. Достаточно ли этих различий для выделения 2 ассоциаций, это вопрос, который не имеет однозначного решения. В фитоценологии ранг синтаксонов устанавливается обычно произвольно. Мы предпочитаем рассматривать эти 2 группы описаний в ранге субассоциаций. Нужно учитывать, что они имеют очень много видов с одинаковым постоянством.

Основная часть описаний этой ассоциации сделана в Северо-европейской провинции, в Валдайско-Онежской подпровинции.

Ассоциации из Кировской обл. относятся к другой ботанико-географической провинции Евразийской таежной области — Урало-Западносибирской, ее наиболее западной Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции (Исаченко, Лавренко, 1980).

Костянично-вейниковые ельники из Кировской обл. отличаются примесью пихты в древостое и высоким обилием ее в подросте. В подлеске на Северо-Западе самым обильным и постоянным видом является рябина, а в Кировской обл. самый обильный, но не постоянный вид — *Lonicera xylosteum*. В травяном покрове ельников Кировской обл. заметно ниже обилие и постоянство *Oxalis acetosella*, выше постоянство *Rubus idaeus*, *Fragaria vesca*, *Orthilia secunda*, *Asarum europaeum*, *Lathyrus vernus*, *Pulmonaria obscura*, *Viola selkirkii*. В описаниях с Северо-Запада выше постоянство *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Dryopteris carthusiana*, *Melampyrum sylvaticum*, *Geranium sylvaticum*. Описания с Северо-Запада несколько более бореальные, но различия не очень серьезны. Сохраняет свое обилие и постоянство большое число видов: *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Melica nutans*, *Linnaea borealis*, *Luzula pilosa*, *Melampyrum pratense*, *Solidago virgaurea*, *Paris quadrifolia*, *Stellaria holostea*, *Aegopodium podagraria*, *Viola mirabilis*.

Видовой состав этой ассоциации почти не меняется с переходом из одной провинции в другую. Это, конечно, одна и та же ассоциация. Примесь пихты в древостое еще не основание для выделения особого синтаксона. Но есть еще одно обстоятельство, на котором следует остановиться. В древесном ярусе вятских ельников преобладают формы ели, которые ближе к типичной *Picea obovata*, а не к *P. abies*, как на Северо-Западе. Но, во-первых, на большей части территории Европейской России распространены переходные формы между этими двумя видами, а, во-вторых, нет никаких серьезных свидетельств об экологических различиях между ними. Так, В. И. Марковский (2002) в Свердловской обл. не выявил никаких различий по фитомассе и ее структуре в 20-летних чистых культурах *Picea abies* и *P. obovata*.

В моховом ярусе везде преобладают *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*, а *Rhytidadelphus triquetrus* более обилен на Северо-Западе.

К этой ассоциации мы отнесли 80 описаний, выполненных в разных областях Европейской России. Ряд описаний костяничного ельника относится к подзоне средней тайги (Каргопольский р-н Архангельской обл. и Вытегорский р-н Вологодской обл., Подпорожский р-н Ленинградской обл., Загубский п-ов на южном берегу оз. Ладога). Границы подзон взяты из книги «Геоботаническое районирование Нечерноземья» (Александрова и др., 1989). Большая часть описаний этой группы относится к подзоне южной тайги. Все они расположены на территории Ленинградской обл., как в ее западной половине, так и в восточной. Южнее, в Новгородской и Псковской областях, костяничный ельник не был встречен, хотя леса этих областей были обследованы весьма подробно.

Фитоценотический цикл веяниковых лесов

Виды	Ельник костянично-веяниковый*					Мелколист- венные леса								
	Северо-Запад		Киров- ская обл.	Северо-Запад		березняк	осинник	серооль- шатник						
	веянико- вый	костя- ничный		с обилием кислицы	с обилием черники									
Число описаний	35		32		7		59		14		153	96	11	
Древесный ярус														
Сомкнутость крон	0.7		0.7		0.65		0.7		0.7		0.6	0.7	0.7	
<i>Picea abies/obovata</i>	0.8	100	0.8	100	0.6	100	0.8	100	0.9	100	II	III	I	
<i>Abies sibirica</i>					0.2		43							
<i>Populus tremula</i>	0.1	46	0.1	75			29	0.1	61			II	V	I
<i>Betula pendula</i>	0.1	66	0.1	78			43	0.1	68	0.1	86	V	IV	III
<i>Pinus sylvestris</i>	37		25		0.1	57	32		21		II	I	I	
<i>Alnus incana</i>											II		V	
Подрост														
<i>Picea abies/obovata</i>	6	91	6	94	4	100	6	93	2	86	IV	IV	III	
<i>Abies sibirica</i>					2		71							
<i>Populus tremula</i>	23		31		43		29		14		II	III	I	
<i>Alnus incana</i>	17		28				24		7		III	III	V	
<i>Betula pendula</i>	29		13				20		29		III	II	II	
<i>Quercus robur</i>					29									
Подлесок														
<i>Sorbus aucuparia</i>	5	100	4	97	43		5	98	5	93	V	V	IV	
<i>Lonicera xylosteum</i>	20		1	63	2	43	42		21		I	II	I	
<i>Frangula alnus</i>	17		34		43		29		14		III	III	III	
<i>Daphne mezereum</i>	14		50		29		34		7		II	II		
<i>Viburnum opulus</i>	3		28		14		14		14					
<i>Padus avium</i>			25				14				II	II	III	
<i>Juniperus communis</i>	6		16		14		8		7		II	I	I	
<i>Ribes spicata</i>					29									
<i>Rosa acicularis</i>					29									
<i>Lonicera pallasii</i>					14									
<i>Euonymus verrucosa</i>					29									
Травяной ярус														
<i>Calamagrostis arun- dinacea</i>	32	100	5	88	12	85	17	92	23	86	V	V	IV	
<i>Rubus saxatilis</i>	4	77	23	100	14	86	13	86	8	71	V	V	II	
<i>Convallaria majalis</i>	4	51	6	72	1	43	7	64	3	64	IV	IV	III	
<i>Pteridium aquilinum</i>	14		6				1		14		2	21	III	III
<i>Oxalis acetosella</i>	13	91	13	72	1	29	16	85	3	71	III	IV	IV	
<i>Melica nutans</i>	40		47		1		57		44		III	IV	III	
<i>Fragaria vesca</i>	57		66		1		100		61		V	IV	V	
<i>Luzula pilosa</i>	83		72		86		75		93		IV	III	III	
<i>Maianthemum bifo- lium</i>	2	83	2	81	3	71	85		79		IV	IV	IV	
<i>Dryopteris carthusiana</i>	1	69	59		29		1		64		57	II	III	III
<i>Rubus idaeus</i>	1	37	22		4		57		34		14	II	II	V
<i>Solidago virgaurea</i>	1	89	1	81	86		85		86		V	V	IV	
<i>Equisetum sylvaticum</i>	29		28				27		21		II	II	I	
<i>Linnaea borealis</i>	17		19		1		29		17		21			

Виды	Ельник костянично-вейниковый*					Мелколиственные леса		
	Северо-Запад		Кировская обл.	Северо-Запад		березняк	осинник	сероольшатики
	вейниковый	костяничный		с обилием кислицы	с обилием черники			
<i>Veronica officinalis</i>	20	28	29	24	36	II	I	I
<i>Veronica chamaedrys</i>	26	31	14	31	14	III	III	III
<i>Angelica sylvestris</i>	29	1 44	14	39	14	IV	IV	II
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	1 69	1 78	1 29	1 69	2 93	III	IV	I
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	1 46	1 47	14	41	71	II	II	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	6 94	3 53	2 43	3 69	13 93	III	IV	II
<i>Trientalis europaea</i>	1 86	1 56	57	68	1 86	IV	IV	III
<i>Melampyrum pratense</i>	43	13	29	24	43	II	II	
<i>Lerchenfeldia flexuosa</i>	1 37	13		27	21	III	II	II
<i>Lycopodium annotinum</i>	23	6		14	14			
<i>Viola riviniana</i>	51	28		46	21	II	II	III
<i>Orthilia secunda</i>	29	65	1 71	41	43	III	II	I
<i>Pyrola rotundifolia</i>	20	1 56	29	37	29	II	II	I
<i>Carex digitata</i>	37	1 53	57	44	43			
<i>Deschampsia cespitosa</i>	17	41		31	7	II	III	IV
<i>Equisetum pratense</i>		2 28	29	15		I	II	II
<i>Geranium sylvaticum</i>	23	1 59	29	44	14	II	III	
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	1 26	2 53	4 14	1 42	14	I	II	I
<i>Paris quadrifolia</i>	23	69	43	49	7	II	II	II
<i>Milium effusum</i>	23	25		25	14	I	II	
<i>Athyrium filix-femina</i>	20	34		32		I	II	I
<i>Aegopodium podagraria</i>	1 17	2 50	2 57	2 39	7	II	III	III
<i>Lathyrus vernus</i>	9	1 47	57	25	21	I	II	
<i>Anemone nemorosa</i>	1 46	5 56		3 54	1 29	II	II	III
<i>Hepatica nobilis</i>	20	2 31		29	14			
<i>Ranunculus cassubicus</i>	6	22		17				
<i>Viola mirabilis</i>	14	1 44	29	31	7			
<i>Geum rivale</i>	6	1 44	14	25	7			
<i>Crepis paludosa</i>	9	1 34	29	24				
<i>Trollius europaeus</i>	11	34	14	27		I	II	
<i>Cirsium oleraceum</i>		19		10				
<i>Filipendula ulmaria</i>		25	14	13		I	I	I
<i>Cirsium heterophyllum</i>	14	16	29	19		II	II	
<i>Dryopteris austriaca</i>	9	16		14	7			
<i>Pulmonaria obscura</i>	6	13	43	8	14	I	I	
<i>Stellaria holostea</i>	1 37	1 19	1 43	31	29	II	II	II
<i>Asarum europaeum</i>	23	13	71	20	7	I	I	I
<i>Galeobdolon luteum</i>	1 14	3		12	14			
<i>Geum urbanum</i>	3	13		8		I	I	II
<i>Stellaria nemorum</i>	9	13		12				
<i>Actaea spicata</i>	6	25				I	I	I
<i>Poa nemoralis</i>	3	13	29	5	21	I	I	I
<i>Chamerion angustifolium</i>	23		14	10	14	III	I	II

Виды	Ельник костянично-вейниковый*						Мелколиственные леса						
	Северо-Запад		Киров- ская обл.	Северо-Запад		березняк	осинник	серооп- шаник					
	вейнико- вый	костя- ничный		с обилием кислицы	с обилием черники								
<i>Vicia sepium</i>	6	22	29	14	7								
<i>Hieracium murorum</i>	9	28	14	17	14								
<i>Galium boreale</i>		22	14	10	7								
<i>Campanula persicifolia</i>	6	19		10	14								
<i>Ranunculus acris</i>	6	31		19	14	III	I	I					
<i>Taraxacum officinale</i>		16	14	7	14								
<i>Prunella vulgaris</i>	6	19		10	14	I	I						
<i>Cypripedium calceolus</i>		13		5	7								
<i>Vicia sylvatica</i>	9	6	14	7	7	I	I						
<i>Ajuga reptans</i>	9		29	5		I	I	I					
<i>Viola hirta</i>			14										
<i>Viola selkirkii</i>	3		43	3									
<i>Ranunculus borealis</i>			14										
<i>Carex rhizina</i>			1	29									
<i>Viola canina</i>	17	3	43	7	21								
<i>Galium palustre</i>		9	29	5									
<i>Brachypodium pinnatum</i>		3	14	2									
<i>Galeopsis bifida</i>	9	6		5	21	I	I	II					
<i>Urtica dioica</i>	9	6		10		I	I	III					
<i>Impatiens noli-tangere</i>						I	I	II					
<i>Moehringia trinervia</i>	3			3		I	I	IV					
<i>Agrostis tenuis</i>	6	3		3	7	II	I	III					
<i>Hypericum maculatum</i>	11	9		10	7	II	I	I					
<i>Melampyrum nemorosum</i>	9			5	14	II	II	I					
<i>Ranunculus repens</i>		13	7			I	I	II					
<i>Lysimachia vulgaris</i>		9		5		I	I	III					
<i>Hieracium umbellatum</i>	6	3	7			III	II	I					
<i>Galium mollugo</i>	9	13		5	7	II	I	I					
Моховой ярус													
<i>Pleurozium schreberi</i>	9	80	4	84	11	86	6	80	7	93	III	III	I
<i>Hylocomium splendens</i>	4	54	6	69	5	71	4	59	8	57	II	II	I
<i>Dicranum scoparium</i>	1	40	1	53		29		46	2	50	II	II	I
<i>Dicranum polysetum</i>	2	31		25	1	43	1	25	2	50	I	I	
<i>Rhytidadelphus triquetrus</i>	3	49	8	81		29	6	63	2	50	II	III	I
<i>Rhodobryum roseum</i>		31		44				36		36			
<i>Mnium cuspidatum</i>	1	23	1	22		14	1	25	1	14	II	II	II
<i>Polytrichum commune</i>	1	20						8		14	I	I	
<i>Brachythecium starkei</i>	1	23		9				19		7			
<i>Climacium dendroides</i>		6	1	22				15			I	I	I

Примечание. Для групп описаний ельников в колонках слева приведено среднее проективное покрытие (%), а справа — постоянство; для ассоциаций мелколиственных лесов приведено только постоянство видов (римские цифры). *Описания ельников с Северо-Запада были разделены на вейниковые и костяничные, а затем все описания — на черничные и кисличные.

Иной ареал имеет вейниковый ельник. Лишь одно описание было выполнено в подзоне средней тайги (Лодейнополюский р-н Ленинградской обл., окрестности дер. Русковцы). Самые северные местонахождения в подзоне южной тайги относятся к южной части Карельского перешейка. Большая часть описаний была выполнена в разных районах Ленинградской обл., имеются описания из Новгородской обл., а 2 относятся к самому юго-западному Себежскому р-ну Псковской обл. 4 описания сделаны в Можайском р-не Московской обл. и одно — в Лукояновском р-не Нижегородской обл. Вейниковый ельник имеет значительно более южный ареал распространения.

Из 2 описаний орлякового ельника одно было сделано в Лодейнополюском р-не Ленинградской обл., а другое — в Бежаницком р-не Псковской обл. Ландышевый ельник был встречен на юге Карельского перешейка, в окрестностях пос. Ольгино, в Гатчинском р-не Ленинградской обл., у пос. Тайцы, в Новгородской обл., у пос. Окуловка и в Торопецком р-не Тверской обл.

Литературные данные о ельниках с доминированием вейника лесного, костяники, ландыша и орляка довольно скудны. Эти виды редко употребляются в названиях ассоциаций ельников, выделяемых по доминирующим видам. А. А. Корчагин и М. В. Сенининова-Корчагина (1957) приводят для Молого-Шекснинского междуречья асс. *Piceetum convallariosum*, в которой обильны ландыш и костяника. Ю. Д. Цинзерлинг (1932) указывает, что асс. *Piceetum pteridosum* часто встречается в южных районах современной Ленинградской обл. и по р. Плюссе в Псковской обл. А. А. Ниценко (1960) приводит для Ленинградской обл. следующие ассоциации ельников: бруснично-чернично-костяничный, костяничный, костянично-луговиково-вейниковый, кислично-вейниковый, чернично-вейниковый. Е. В. Дмитриева (1973) в западной части Карельского перешейка описала асс. ельник костянично-черничный, для которой характерно участие ландыша и костяники, и ельник орляково-черничный, в которой преобладают черника и орляк, а вейник лесной постоянен. Т. В. Былеева (1966) приводит для Московской Мещеры асс. ельник вейниково-зеленомошный. В Белоруссии неоднократно были описаны ельники орляковые (Романов, Дубовик, 1967; Юркевич и др., 1971), которые занимают 2,3 % площади еловых лесов. Покрытие орляка составляет 25 %, а мохового покрова — 90—95 %. А. Д. Смирнова (1943, 1951) на севере Кировской обл. выделила особую группу ассоциаций *Piceeta calamagrostosa*, включающую ряд ассоциаций, в которых обилен *Calamagrostis obtusata*, замещающий к востоку *C. arundinacea*.

Очень часто ельники с доминированием или по крайней мере значительным участием в травяном ярусе вейника лесного, костяники, ландыша и орляка включали в иные ассоциации, чаще всего в черничники и кисличники. Так, например, М. И. Виликайнен (1971) приводит для Южной Карелии асс. *Piceetum myrtillosum*, в которой доминирует черника, но много *Calamagrostis arundinacea*. С. Усков (1930) указывает для ельника кисличного Карелии *Convallaria majalis* и *Rubus saxatilis* как достаточно обильные виды. Эти данные существенно расширяют наши представления об ареале вейниково-костяничного ельника. В Тверской обл. в *Piceetum oxalidosum* постоянно встречаются *Convallaria majalis* и *Rubus saxatilis* (Говорухин, Мильков, 1951). По данным Н. А. Коновалова (1929), *Calamagrostis arundinacea* доминирует в *P. oxalidoso-myrtillosum* и постоянен в *P. vaccinosum* и *P. myrtillosum* в Подмоскowie. С. Я. Соколов (1931) среди детерминантов ряда *Oxalidosa* называет *Calamagrostis arundinacea* и отмечает высокое обилие *Rubus saxatilis* в *P. oxalidosum* (Соколов, 1926). Л. И. Савельева (2000) в еловых лесах Подмоскowie выделяет 18 циклов. Костяника упоминается как один из индикаторных видов кислично-неморального цикла, а вейник лесной — брусничного и разнотравно-черничного циклов.

Часто приводят сведения о лесах с обилием вейника в работах по Уралу. М. М. Данилова (1955, 1961) описывает елово-пихтовые леса с травяным покровом, где доминируют *Calamagrostis arundinacea*, *C. obtusata* и *Melica nutans*. В разнотравных ельниках Прикамья часто обилен вейник лесной (Юргенсон, 1958), а в еловом разнотравно-вейниковом лесу преобладает *Calamagrostis obtusata* (Корчагин, 1940; Данилова,

Шавкунова, 1969). П. Л. Горчаковский (1956) для среднего Урала приводит асс. ельник кислично-разнотравный, в котором обильны и постоянны *Calamagrostis obtusata* и *Carex racmourea*, но это, конечно, уже совсем другая ассоциация, имеющая мало общего с рассматриваемой костянично-вейниковым ельником.

В Украинских Карпатах М. А. Голубец (1978) выделил асс. *Piceetum myrtilloso-calamagrostidosum*, в которой доминантом травяного яруса является *Calamagrostis arundinacea*, а субдоминантами — черника, *Calamagrostis villosa*, *Anthoxanthum odoratum*. Высокое обилие последнего вида связано с интенсивным выпасом. В асс. *P. myrtilloso-mucosum* доминируют черника, брусника и *Calamagrostis arundinacea*. В обеих ассоциациях много карпатских и альпийских видов (*Gentiana asclepiadea*, *Doronicum austriacum*, *Homogyne alpina*, *Soldanella hungarica*, *Streptopus amplexifolius*). Несмотря на сходство доминирующих видов травяно-кустарничкового яруса, это уже иные ассоциации, относящиеся к горной области распространения ельников в Европе.

В северо-восточной Польше, где ель еще встречается на равнине, А. Sokołowski (1968a) выделил новую асс. *Calamagrosti arundinaceae-Piceetum*. Древесный ярус этой ассоциации образован сосной и елью, в подросте нередко встречается дуб, а в подлеске — *Sorbus aucuparia*, *Carpinus betulus*. В травяном ярусе доминируют *Vaccinium myrtillus* и *Calamagrostis arundinacea*. В моховом ярусе главную роль играют *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*. Ассоциация характеризуется большим участием бореальных видов класса *Vaccinio-Piceetea*, но нередки виды класса *Querco-Fagetea*. Характерными видами этой ассоциации Sokołowski (1968b) считает *Orthilia secunda*, *Lilium martagon*, *Mycelis muralis*, *Vicia sepium*, *Anthericum ramosum*, *Galium boreale*, *Lathyrus vernus*. Кроме того, он приводит географически дифференциальные виды: *Goodyera repens*, *Ptilium crista-castrensis*, *Scorzonera humilis*, *Dicranum polysetum*. В этой ассоциации большее участие, чем в смешанных борах Средней Польши, имеют *Carex digitata*, *Oxalis acetosella*, *Daphne mezereum*, *Peucedanum oreoselinum*, *Carex montana*, *Campanula persicifolia*. Sokołowski считает, что эта ассоциация имеет бореальный характер и центр ее распространения находится на востоке.

В пуще Кнышинской (Karczmarz, Sokołowski, 1987) в этой ассоциации в кустарничковом ярусе доминирует *Corylus avellana*, к нему примешаны *Lonicera xylosteum*, *Ribes alpinum*, *Euonymus verrucosa*, *Daphne mezereum*. В травяном ярусе обильны *Pulmonaria obscura*, *Aegopodium podagraria*, *Hepatica nobilis*, *Lathyrus vernus*, *Festuca gigantea*.

Если принимать во внимание только характерные и дифференциальные виды, то выявляются некоторые различия с тем набором описаний костянично-вейникового ельника, который получен с территории Европейской России. Отчасти это объясняется разным географическим положением: польские вейниковые ельники находятся в самой юго-западной части подзоны хвойно-широколиственных лесов бореальной области. Эти ельники, естественно, значительно богаче неморальными видами. Часть этих видов на территории северо-запада России не встречается или встречается очень редко. Вторая особенность польских ельников этой ассоциации определяется тем, что они там встречаются на легких супесях (Sokołowski, 1968a), а это также вызывает некоторые флористические отличия. В этой ассоциации автор выделяет 2 варианта: с *Koeleria polonica* и с *Brachypodium pinnatum*. Последний вид встречается в наших описаниях, но редко. Варианты ассоциации нередко являются чисто локальными и не повторяются в других районах ареала ассоциации.

В еловых лесах Фенноскандии выделяют асс. *Melico nutantis-Piceetum* (Cajander, 1926). Она встречается на более теплых местообитаниях с богатыми свежими почвами. В травяном ярусе доминирует *Calamagrostis arundinacea*, а характерными видами являются *Hieracium murorum*, *Moneses uniflora*, *Pyrola rotundifolia*, *Hepatica nobilis*, *Carex digitata*, *Melica nutans*, *Orthilia secunda*, *Rubus saxatilis*, *Viola riviniana*. В моховом ярусе доминируют *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidadelphus triquetrus* (Mayer, 1984). J. Kielland-Lund (1993) приводит для этой ассоциации несколько иной список характерных видов и не упоминает о доминировании вейника. Он отмечает, что ассоциация встречается в бореонеморальной и южной бореальной

зонах. Отличия этой ассоциации от *Calamagrosti arundinaceae-Piceetum* не очень велики и их следовало бы рассматривать лишь в качестве вариантов или субассоциаций одной ассоциации.

Если же исходить из сходства доминирующих видов во всех ярусах и соотношения эколого-ценотических групп видов, которые отчасти совпадают с характерными видами классов и других синтаксономических единиц, то сходство будет значительно более очевидным. Мы считаем возможным отнести все российские костянично-вейниковые ельники к асс. *Calamagrosti arundinaceae-Piceetum*.

Какое же место занимает ельник костянично-вейниковый в экологических и динамических рядах ельников? А. А. Ниценко (1960) считал, что кислично-вейниковый ельник возникает из кисличного при осветлении древесного яруса. J. Kuusipalo (1985) пришел к выводу, что *Calamagrostis arundinacea* и *Rubus saxatilis* более светолюбивы, чем кислица, они появляются в более старых кисличных ельниках. Хотя средняя сомкнутость древостоя в наших описаниях 0.7, что соответствует средней сомкнутости в ряде других ассоциаций ельников, во многих описаниях она составляет лишь 0.5—0.6. В большинстве случаев это спелые ельники со средним диаметром стволов 30 см и более и высотой деревьев до 30 м. Относительно молодые леса встречаются в этой ассоциации очень редко, что позволяет согласиться с предположением о связи этой ассоциации с разреженными спелыми еловыми древостоями.

В ряде описаний, отнесенных к этой ассоциации, высокое покрытие имеет черника. Вполне возможно, что такие сообщества возникли в результате возрастных изменений черничных ельников, а не кисличных, как большая часть костянично-вейниковых ельников. Для проверки этого предположения все описания, включая орляковые и ландышевые, были разделены на 2 части: черничные и кисличные. Ряд видов имеет заметные различия во встречаемости в этих группах описаний. Из них были образованы 3 группы дифференцирующих видов: 1) южнотаежные виды кисличников — *Milium effusum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Athyrium filix-femina*, *Paris quadrifolia*, *Aegopodium podagraria*, *Geranium sylvaticum*, *Viola riviniana*; 2) бореальные виды — *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Melampyrum sylvaticum*, *M. pratense*; 3) гигрозофиты — *Crepis paludosa*, *Deschampsia cespitosa*, *Trollius europaeus*, *Filipendula ulmaria*, *Angelica sylvestris*.

Эти группы видов в значительной степени совпадают с теми, которые были выделены для проверки дифференциации костяничных и вейниковых ельников. Критерий Кокрена показал, что все 3 группы видов распределены неравномерно по всей совокупности описаний, а группа ельников с высоким обилием черники оказалась однородной по всем 3 группам видов. В этой группе описаний почти полностью отсутствуют виды 1-й и 3-й групп, а виды 2-й группы (бореальные) имеют более высокое постоянство. Несомненно, что эта группа описаний связана в своем развитии с черничными ельниками.

Таким образом, становится очевидно, что рассматриваемая ассоциация возникает как в местообитаниях ельников черничных, так и кисличных, но в последних гораздо чаще.

По литературным и нашим данным можно считать, что данная ассоциация распространена преимущественно в подзонах южной тайги и хвойно-широколиственных лесов, хотя на востоке ельники с *Calamagrostis obtusata* заходят и в среднюю тайгу. Вейниковые и костяничные березняки и осинники широко распространены в подзоне средней тайги Республики Коми (Дегтева и др., 2001), но в обзоре еловых лесов этой республики приводятся только ельники с доминированием *Calamagrostis purpurea* (Мартыненко, 1999), а это уже совсем другой по экологии вид. В мелколиственных лесах достаточно светолюбивые *Calamagrostis arundinacea* и *Rubus saxatilis* чувствуют себя значительно лучше и идут далее на север, чем в ельниках.

По всему ареалу этой ассоциации от северо-востока Польши до Приуралья видовой состав ассоциации остается довольно стабильным, что позволяет рассматривать все эти леса в рамках одной ассоциации. То, что она возникает в местообитаниях черничных и кисличных ельников, также не может служить основанием для деления этой

ассоциации на две. Появляющиеся при более разреженном древесном ярусе виды имеют экологические амплитуды, не совпадающие с амплитудами преобладающих видов исходных ассоциаций. Дивергенция и конвергенция в ходе сукцессий — обычное явление. Все динамические ряды, которые строят геоботаники, неизбежно представляяют собой результат сильного обобщения и упрощения.

Ранее были выделены циклы ассоциаций мелколиственных лесов (Василевич, 2000), объединяющие ассоциации с близким составом нижних ярусов, в том числе и лесовейниковый цикл, в который входят вейниковый березняк, осинник и сероольшатник. Ельник костянично-вейниковый может быть включен в этот цикл, так как отличия по флористическому составу невелики (см. таблицу). Большая часть видов в ельнике имеет примерно такое же постоянство, как в березняке и осиннике. Сероольшатник гораздо больше отличается от березняка и осинника, так как обогащение почвы азотом под серой ольхой вызывает разрастание ряда нитрофильных видов и подавление большого числа бореальных видов. В мелколиственных лесах этого цикла более высокое постоянство имеет *Pteridium aquilinum*, который отличается более высоким светолюбием и не выносит сильного затенения под пологом ели. Там же более постоянны луговые виды (*Veronica chamaedrys*, *Hieracium umbellatum*, *Agrostis tenuis*). В мелколиственных лесах снижают свое постоянство или полностью отсутствуют некоторые бореальные виды: *Melampyrum sylvaticum*, *Linnaea borealis*, *Lycopodium annotinum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Carex digitata*. Наиболее существенное отличие мелколиственных лесов — снижение обилия и постоянства видов мхов, которые отрицательно реагируют на лиственный опад.

В общем, полог березы или осины не вызывает значительной перестройки флористического состава травяно-кустарничкового яруса в этом цикле ассоциаций; значительно сильнее воздействует на него серая ольха, обогащающая почву азотом. Ассоциации в пределах цикла не должны быть полностью идентичными. Принадлежность к одному циклу свидетельствует только о сходстве экотопов.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-49629).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова В. Д., Грибова С. А., Исаченко Т. И. и др. Геоботаническое районирование нечерноземья европейской части РСФСР. Л., 1989. 64 с.
- Бибикина Т. В. Классификация осиновых лесов северо-запада России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 3. С. 48—57.
- Былеева Т. В. О еловых лесах Московской Мещеры // Вестн. МГУ. Сер. биол. 1966. № 6. С. 59—64.
- Василевич В. И. Классификация сероольшатников северо-запада европейской части РСФСР // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 731—741.
- Василевич В. И. Незаболоченные березовые леса северо-запада Европейской России // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 11. С. 1—13.
- Василевич В. И. Мелколиственные леса северо-запада Европейской России // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 2. С. 46—53.
- Виликайнен М. И. Типологическая характеристика объектов исследований // Лесн. раст. ресурсы Южной Карелии. Петрозаводск, 1971. С. 7—21.
- Говорухин В. С., Мильков Ф. Н. Леса восточной части Великолукской области // Уч. зап. Москов. обл. педагогич. ин-та. 1951. Т. 17. С. 193—218.
- Голубец М. А. Ельники Украинских Карпат. Киев, 1978. 264 с.
- Горчаковский П. Л. Важнейшие типы горных еловых и сосновых лесов южной части Среднего Урала // Сб. тр. по лесн. хоз. Урал. лесотехн. ин-та. 1956. Вып. 3. С. 7—49.
- Данилова М. М. Леса южных районов Молотов. обл. // Уч. зап. Молотов. ун-та. 1955. Т. 7. Вып. 3. С. 159—170.
- Данилова М. М. Еловые леса средней тайги Пермской области // Уч. зап. Перм. ун-та. 1961. Т. 18. Вып. 3. С. 11—19.
- Данилова М. М., Шавкунова В. Ф. Леса бассейна р. Вишеры // Уч. зап. Перм. педагогич. ин-та. 1969. Т. 68. С. 3—18.

- Дегтева С. В., Железнова Г. В., Пыстина Т. Н., Шубина Т. Л. Ценогическая и флористическая структура лиственных лесов европейского Севера. СПб., 2001. 269 с.
- Дмитриева Е. В. Ельники западной части Карельского перешейка // Лесоведение. 1973. № 2. С. 51—64.
- Исаченко Т. И., Лауренко Е. М. Геоботаническое районирование // Раст. европ. части СССР. Л., 1980. С. 10—20.
- Коновалов Н. А. Типы леса подмосковных опытных лесничеств ЦЛОС // Тр. по лесн. опытн. делу. 1929. Вып. 5. 158 с.
- Корчагин А. А. Растительность северной половины Печорско-Ильчского заповедника // Тр. Печорско-Ильч. запов. 1940. Вып. 2. С. 5—412.
- Корчагин А. А., Сеялинова-Корчагина М. В. Леса Молого-Шекснинского междуречья // Тр. Дарвинск. запов. 1957. Вып. 4. С. 291—402.
- Марковский В. И. Структура и элементы географии фитомассы некоторых видов *Picea* (на примере Северной Евразии): Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Екатеринбург, 2002. 22 с.
- Мартыненко В. А. Еловые леса // Леса Республики Коми. М., 1999. С. 134—163.
- Мельничук В. М. Определитель лиственных мхов средней полосы и юга европейской части СССР. Киев, 1970. 442 с.
- Ниценко А. А. Еловые леса Ленинградской области // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1960. Вып. 2. С. 5—16.
- Романов В. С., Дубовик Г. Г. К характеристике состава еловых лесов Беловежской Пуши // Ботаника. Исследования. Минск, 1967. Вып. 9. С. 232—237.
- Савельева Л. И. Типы хвойных лесов Подмосквья // Динамика хвойн. лесов Подмосквья. М., 2000. С. 33—66.
- Смирнова А. Д. Типы еловых лесов крайнего севера Кировской области // Бот. журн. 1943. Т. 28. № 5. С. 171—180.
- Смирнова А. Д. Типы еловых лесов крайнего севера Кировской области. Ч. 1 // Уч. зап. Горьков. ун-та. 1951. Вып. 19. С. 195—233.
- Соколов С. Я. Рекогносцировочное исследование типов леса Лисинского лесничества // Лесоведение и лесоводство. 1926. № 3. С. 135—154.
- Соколов С. Я. Типы леса восточной части Баково-Варнавинского учебно-опытного леспромхоза // Прир. и хоз. учебн. леспромхозов Лесотехнич. акад. 1931. Вып. 2. С. 115—251.
- Усков С. Типы лесов Карелии. Петрозаводск, 1930. 87 с.
- Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова северо-запада европейской части РСФСР // Тр. геоморфологич. ин-та. 1932. Вып. 4. 376 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. С. 509.
- Юргенсон Е. И. Ельники Прикамья. Пермь, 1958. 75 с.
- Юркевич И. Д., Голод Д. С., Парфенов В. И. Типы и ассоциации еловых лесов. Минск, 1971. 352 с.
- Jurko A. Multilaterale Differentiation als Gliederungsprinzip der Pflanzengesellschaften // Preslia. 1973. Vol. 45. N 1. S. 41—69.
- Karczmarz Z., Sokołowski A. W. Roślinność rezerwatu Kozłowy Ług w Puszczy Knyszyńskiej // Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska. Sect. C. 1987. Vol. 42. S. 1—17.
- Kielland-Lund J. Syntaxonomy of Norwegian forest vegetation // Phytocoenologia. 1993. Vol. 24. P. 299—310.
- Kuusipalo J. An ecological study of upland forest site classification in southern Finland // Acta Forest. fennica. 1985. Vol. 192. 77 p.
- Mayer H. Wälder Europas. Stuttgart, 1984. 691 s.
- Sokołowski A. W. Sespoły leśne nadleśnictwa Suwałki w puszczy Augustowskiej // Prace Inst. Badaw. Łeśn. 1968a. Vol. 349. S. 172—212.
- Sokołowski A. W. Sosnowo-świerkowy bor mieszany (zespół Calamagrosti arundinaceae-Piceetum) w północzno-wschodniej Polsce // Prace Inst. Badaw. Łeśn. 1968b. Vol. 350. S. 216—231.

SUMMARY

Calamagrostis arundinacea or *Rubus saxatilis* are dominant species of the herb layer in the reed grass spruce forest. This association develops in blueberry and wood sorrel habitat types when the tree layer has been somewhat thinned in mature stands. The association occurs in the southern boreal and hemiboreal zones mainly. The geographical range of the association includes the north-eastern Poland, the southern Fennoscandia and stretches up to the Urals. The reed grass spruce forest in the European Russia corresponds completely to ass. *Calamagrosti arundinaceae-Piceetum* Sokołowski 1968.