

УДК 581.526.425:582.635.1 (470.1/6:251)

ВЯЗОВНИКИ И ИЛЬМОВНИКИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РАВНИНЫ: ПРОБЛЕМЫ НАСТОЯЩЕГО И ПРОШЛОГО

Ю.Е. Алексеев, Е.Д. Дзама, Е.Г. Ершова, П.Ю. Жмылев, Е.А. Карпухина,
А.С. Теребова

Леса из *Ulmus laevis* (вязовники) и *U. glabra* (ильмовники) – чрезвычайно редкие лесные сообщества Европы. Сведения о них и образующих их породах ограничены и нередко противоречивы. В результате эти леса не всегда воспринимают одинаково. В связи с этим обсуждены литературные данные по биологии и экологии вяза и ильма, разнообразию образуемых ими насаждений и истории их распространения в голоцене. По мнению авторов, следует согласиться с представлением о том, что леса из вяза и ильма не только представляют разные формации, но и занимают важное место в естественной динамике равнинных и пойменных широколиственных лесов.

Ключевые слова: ильмовые леса, вязовые леса, экология, биология, история в голоцене, редкие сообщества растений.

Естественные насаждения с доминированием *Ulmus laevis*¹ (вяз) или *U. glabra* (ильм), соответственно вязовники и ильмовники, представляют собой чрезвычайно редкие лесные сообщества Европы. Причины этого до конца не ясны. Скорее всего, они носят комплексный характер, включая не только особенности биологии и экологии этих видов, но и вырубку лесов, и изменение климата, и эпифитотии «голландской болезни» (Синадский, 1977; Невидомов, 2003; The elms..., 2000; Parker et al., 2002; Mackenthun, 2004). Может показаться странным, но восприятие этих широколиственных лесов не всегда одинаково. Судя по литературе, существуют два подхода, которые хотя и не сформулированы, но так или иначе подразумеваются. Первый из них опирается на данные о совместном произрастании вяза и ильма, поэтому насаждения с доминированием этих растений рассматривают как одно целое (Василевич, Бибилова, 2002). Второй, напротив, подчеркивает эколого-ценотические своеобразия вязовников и ильмовников. Очевидно, что разрешение этой коллизии контекстов сопряжено с широким обсуждением большого числа вопросов, которые, в частности, касаются биологии и экологии вяза и ильма, а также распространения и истории образуемых ими естественных насаждений. Именно это и является основной темой предлагаемого обзора². При этом мы полностью осознаем, что в

силу ограниченности данных однозначно ответить на поставленные вопросы в настоящее время не представляется возможным, поэтому рассматриваем данный обзор как попытку привлечь более пристальное внимание к изучению формаций вяза и ильма, которые относятся к лесам высокой природоохранной ценности (Яницкая, 2008).

I. Проблемы биологии и экологии

По разным оценкам род *Ulmus* L. (Ulmaceae) насчитывает 20–45 видов, которые объединяют в 6 секций и 2 подрода (Wiegrefe et al., 1994; Hipp et al., 2008). Многие из них представляют собой сложные группы с огромным количеством синонимов (Richens, 1983; Machon et al., 1995; The elms..., 2000; Goodall-Copestake et al., 2005). *U. glabra* и *U. laevis* относятся к разным подродам³, хорошо различимы по плодам и не образуют между собой гибридов (Mittempergher, La Porta, 1991)⁴. Очевидно, поэтому проблемы их разграничения редко привлекали внимание. Между тем хорошо известно, что плоды вяза и ильма, об-разно говоря, «эфемерны» (быстро исчезают). Идентификация этих видов основана исключительно на морфологии листьев. К сожалению, длина черешка, асимметрия основания листовой пластинки и опушение листа проявляют значительную географическую, экологическую и возрастную изменчивость (Richens,

¹ Латинские названия видов приведены по: Маевский, 2006.

² Для простоты участие ильма в горных лесах не рассматривается.

³ Соответственно subgen. *Ulmus*, sect. *Ulmus* и subgen. *Oreoptelea* (Spach)Planch, sect. *Blepharocarpus* Dumort.

⁴ О гибридизации *U. glabra* и *U. minor* (*U. × hollandica*) см. например: Coleman, 2000.

1983; Jeffers, 1999; Myking, Yakovlev, 2006)⁵. Это влечет за собой постоянные сомнения в достоверности определения растений и, как следствие, несомненно, накладывает существенный отпечаток на весь изложенный ниже материал.

1. Биология

Как и большинство ильмовых пород, *U. glabra* и *U. laevis* – это самонесовместимые анемофильные проанты соответственно с протогиничными или протандричными цветками⁶ (Hans, 1981; Barbour, Brinkman, 2008). В оптимальных условиях они живут 200–500 лет, достигая в высоту 30–35(40) м⁷. Размножаются, вероятно, исключительно семенами, хотя в литературе иногда отмечают их способность к образованию не только пневой поросли, но и корневых отпрысков⁸ (Деревья..., 1951; Шиманюк, 1974; Грудзинская, 1977; Булыгин, Ярмишко, 2000; Евстигнеев, 2004; Рябина, Никитина, 2009). В генеративный период вступают на 30–40-м⁹ году жизни, но обильно плодоносят только каждые 2–3 года (Barbour, Brinkman, 2008).

Зрелые семена *U. glabra* и *U. laevis* не обладают эндогенным покоем. Правда, содержат не более 10% влаги, что позволяет их хранить без заметной потери всхожести от полугода до 2–5 лет (Tylkowski, 1987; Çiçek, Tilki, 2006, 2007; Barbour, Brinkman, 2008). В естественных условиях проростки вяза и ильма появляются в начале лета, почти сразу после плодоношения. Вполне возможно, что в глубокой тени некоторые семена прорастают не сразу, а перезимовывают и дают всходы весной следующего года до полного облиствления деревьев (Евстигнеев, 2004; López-Almansa, 2004). Судя по результатам эксперименталь-

ных исследований, можно предположить, что оптимальные условия прорастания *U. glabra* и *U. laevis* не совсем одинаковы. Во всяком случае семена ильма проявляют бóльшую чувствительность к повышению температуры и продолжительности освещения (Çiçek, Tilki, 2006, 2007). По мнению А.А. Чистяковой и О.И. Евстигнеева (Восточноевропейские..., 1994), проростки этого вида плохо приживаются под пологом современных широколиственных лесов, главным образом, из-за недостатка увлажнения. Однако этот фактор является основным для успешного развития проростков почти всех ильмовых пород. Кроме того, поскольку семена этих растений лишены эндосперма, приживаемость проростков зависит не только от режима освещения и увлажнения, но и от богатства почвы, сомкнутости напочвенного покрова, мощности и скорости разложения листового опада (López-Almansa, 2004). Вероятно, поэтому проростки вяза и ильма чаще встречаются на оголенных, хорошо дренированных участках с временным переувлажнением весенними водами.

Поведение (стратегию) *U. glabra* и *U. laevis* в лесных сообществах оценивают неодинаково, подчеркивая конкурентоспособность, устойчивость или склонность быстро захватывать освободившиеся территории (табл. 1). Если не обращать внимания на отличия в подходах разных авторов, то можно предположить, что вяз и ильм обладают пластичной стратегией. Впрочем, судить об этом сложно. Участие этих видов в современном растительном покрове Европы сильно изменено хозяйственной деятельностью человека. Во-первых, оба вида издавна используют в озеленении (Деревья..., 1951; Грудзинская, 1977; Алексеев и др., 1997; Аксенов,

Т а б л и ц а 1

Поведение (стратегия) вяза и ильма в лесах Европейской равнины

Источники	Грудзинская (1977)	Brzeziecki, Kienast (1994)	Евстигнеев (2004)	Barreto (2008)
<i>U. laevis</i>	эдификатор, ассектатор	конкурент	нет данных	конкурент
<i>U. glabra</i>	ассектатор	конкурент	толерантно-реактивный	толерантный конкурент

⁵Таксономическое значение некоторых форм *U. glabra* (*U. elliptica*, длинночерешковые листья, лопастные пластинки) остается не ясным (см. например: Гроссет, 1967; Hipp et al., 2008).

⁶По мнению G.L. Voglea (2004), оба вида обладают протогиничными цветками.

⁷На севере ареала высота не превышает 12–15 м.

⁸Достоверные сведения о размножении корневыми отпрысками известны только для *U. minor*.

⁹На открытом месте ильм может вступить в генеративный период на 6-м году жизни (Евстигнеев, 2004).

Аксенова, 1997). Так что к настоящему времени сформировался не только культивированный ареал, но также возникло большое число декоративных форм, которые, вероятно, «убегают» из культуры (Fralish, Franklin, 2002; The European..., 2011). Во-вторых, во многих странах Европы в результате вырубок, разрушения местообитаний и эпифитотии голландской болезни вяза и ильма приобрели статус редких или находящихся под угрозой исчезновения растений (Collin, 2002). Например, по мнению С.Ф. Курнаева (1968), *U. laevis* очень быстро исчезает из древостоя широколиственных лесов даже при выборочных рубках. Поэтому его отсутствие в составе современных дубово-липовых сообществ является индикатором их вторичного происхождения. В Германии к настоящему времени сохранилось не более 1% популяций этого вида. Практически 90% было истреблено в период интенсивного развития сельского хозяйства и индустрии, а затем еще 90% сохранившихся деревьев погибло из-за эпифитотии трахеомикоза (Maskenthun, 2004)¹⁰, возбудитель которого (*Ophiostoma ulmi*, *O. novo-ulmi*) был интродуцирован в Европу из Восточной Азии (Brasier, Buck, 2001). А ведь вяз, по сравнению с ильмом, является менее привлекательной породой для жуков-короедов (*Scolytus*), которые переносят споры этих патогенных аскомицетов (The elms ..., 2000). Аналогичная ситуация сложилась и на территории России. В прошлом столетии «голландская болезнь» охватила всю площадь распространения естественных и искусственных насаждений видов рода *Ulmus*. Причем, как и в других странах Европы, наиболее активно она развивается в чистых древостоях и в местообитаниях с временным переувлажнением почвы, таких, как поймы рек (Прудников и др., 2004).

2. Экология

Сведения по экологии *U. glabra* и *U. laevis* фрагментарны и порой кажутся несогласованными. Все их можно в значительной степени условно разделить на три группы.

1 группа. Публикации, в которых приведена самая общая характеристика. Из нее следует, что оба вида предпочитают богатые¹¹, хорошо дренированные почвы с близким залеганием грунтовых вод (Шиманюк, 1974; Алексеев и др., 1997; Булыгин, Ярмишко, 2000; и др.). В целом такие дефиниции мало что дают, поскольку подавляющее большинство видов рода *Ulmus*

не только тяготеют к богатым почвам, но и приурочены к берегам рек и ручьев (López-Almansa, 2004).

2 группа. Большое число публикаций, в которых всплывают противоречия по тем или иным экологическим параметрам вяза или ильма. Например, одни авторы относят *U. laevis* к ксеромезофитам (Грудзинская, 1977) или рассматривают его как растение, устойчивое к сухим почвам сообществ, напоминающих лесостепные ландшафты (Vakkari et al., 2009). Другие, напротив, считают, что это типичный вид пойменных лесов (Borlea, 2004; Whiteley, 2004; Mijnsbrugge et al., 2005) или индикатор влажных и сырых почв (Ellenberg, 1996). Подобные разногласия можно, конечно, рассматривать как намеки на экологическую пластичность вяза и ильма. Тем более что это находит подтверждение в списках видов широколиственных и хвойно-широколиственных лесов Европейской равнины. Если абстрагироваться от возможных случайностей (в том числе от ошибок в определении), то их анализ побуждает к однозначному выводу о том, что *U. glabra* и *U. laevis* встречаются в очень широком диапазоне условий: от сухих и бедных почв ацидофильных дубняков до заболоченных и богатых почв черноольшанников (Курнаев, 1968; Юркевич и др., 1968; Kasprowicz, 2010). Иначе говоря, эколого-ценотические ареалы вяза и ильма, если и не полностью, то в значительной степени перекрываются. Именно это и имел в виду А.А. Ниценко (1967, с. 47), когда утверждал, что со временем «наши представления о сравнительных местообитаниях этих двух пород ... изменятся».

3 группа. Большое число публикаций, в которых прямо или косвенно констатируется, что *U. glabra* – элемент **водораздельных** широколиственных лесов, а *U. laevis* – **пойменных** широколиственных и мелколиственных лесов. Такая закономерность в распределении вяза и ильма по элементам рельефа действительно легко обнаруживается даже в небольшой по объему выборке отечественных и зарубежных работ (табл. 2). Еще ярче она проявляется, если ограничиться только обзором основных типов широколиственных лесов средней части Русской равнины (табл. 3). Здесь на просторах выровненных или всхолмленных плакоров участие ильма в формировании древостоя наиболее сильно выражено в местообитаниях с богатыми (прежде всего кальцием) почвами или подстилаемых карбонатными породами (липо-дубняки с ясненем). А вот в условиях временного переувлажне-

¹⁰В Великобритании погибло 25 млн взрослых деревьев (Goodall-Copestake et al., 2005).

¹¹По мнению Л.П. Рысина (2009), оба вида – мезофиты и эвмезотрофы.

Таблица 2

Распределение вяза и ильма в рельефе Русской равнины (в столбцах число публикаций)

Элемент рельефа \ Вид	Вид		
	<i>U. glabra</i>	<i>U. laevis</i>	<i>U. glabra + U. laevis</i>
Водораздел			
Равнины, холмы	37	6	1
Балки, овраги	23	1	1
Берега речек	2	11	–
Берега озер	2	2	–
Долина реки			
Склон водораздела	5	6	2
Высокая пойма	2	53	1
Низкая пойма	–	9	–

Таблица 3

Участие ильма и вяза в древостое основных типов широколиственных лесов средней части Русской равнины (по данным: Курнаев, 1968)

Фитоценоз \ Вид	<i>U. glabra</i>		<i>U. laevis</i>	
	ярус	участие	ярус	участие
«Суходольные»				
Липняки волосистоосоковые	II	рассеяно**	–	–
Липняки снытево-осоковые	II	единично*	–	–
Липняки снытевые	II	рассеяно	–	–
Дубо-липняки зеленчуковые	I	единично	–	–
	II	обычно***	–	–
Липо-дубняки с ясенем	I	рассеяно	–	–
	II	обычно	–	–
Приручьевые				
Липняки гравилатовые	II	единично	I II	рассеяно рассеяно
Липняки таволговые	–	–	I	обычно

*Отдельные деревья. **Число стволов на 1 га < 30. ***Преобладает или заметное участие в составе древостоя.

ния (берега ручьев, дренированные западины) ильм если и встречается, то только на относительно сухих участках и то в виде одиночных и угнетенных деревьев (липняки гравилатовые). Напротив, вяз является постоянным компонентом приручьевых широколиственных лесов, и его участие в древостое возрастает

в липняках таволговых, которые занимают наиболее сырые местообитания. Аналогичная ситуация складывается и в полосе хвойно-широколиственных лесов (Курнаев, 1968). Конечно, к этой закономерности можно относиться по-разному. Например, С.Ф. Курнаев (1968) считает, что сырые берега лесных речек

не являются оптимальным местообитанием для вяза, поскольку в условиях «суходолов» он растет лучше, хотя и встречается значительно реже. А.А. Ниценко (1967) отмечает, что если на востоке Русской равнины ильм уступает долины вязу, то на северо-западе, напротив, занимает его местообитания (склоны долин, овраги). Однако, как бы там ни было, но приуроченность этих видов к разным элементам рельефа, по крайней мере, в полосе неморальных лесов, по всей видимости, обусловлена их неодинаковым отношением к условиям среды обитания. Если попытаться обобщить все литературные данные, то экологический облик вяза и ильма предварительно можно представить следующим образом.

U. laevis – эутроф (встречается и на бедных почвах?); мезофит (ближе к гигромезофитам?); индифферентен к кислотности почвы (?); теневынослив (но чаще встречается в полутеневых лесах); менее устойчив к засухе, но более устойчив к затоплению; страдает от возврата холодов весной¹²; предпочитает пойменные местообитания (высокая пойма) с влажными или сырыми, но хорошо дренированными почвами.

U. glabra – эутроф, кальцефил (встречается и на бедных почвах?); мезофит (ближе к ксеромезофитам?); индифферентен к кислотности почвы (?); теневынослив (но чаще встречается в теневых лесах); более устойчив к засухе, но менее устойчив к затоплению; страдает от возврата холодов весной; предпочитает местообитания на водоразделах и склонах долин с влажными и хорошо дренированными почвами (хорошо развивается на скелетных почвах известняков).

II. Разнообразие вязовников и ильмовников

Сведения о вязовниках и ильмовниках крайне малочисленны и в целом неоднородны. Так что судить о своеобразии формаций вяза и ильма в настоящее время можно лишь предположительно.

1. Вязовые леса

На Европейской равнине естественные насаждения *U. laevis* распространены главным образом по поймам крупных рек¹³. Значительно реже они встречаются на крутых склонах речных долин с дерново-

карбонатными или известняковыми почвами, которые увлажняются естественными выходами подземных вод (Дылис и др., 1981; Леса..., 1985; Кожевников, 1998). Наконец, небольшие по площади древостой вяза изредка формируются по пологим ложбинам стока и берегам речек. В частности, такие вязовники мы обнаружили на севере Московской обл., в окрестностях Дубны.

Пойменные вязовники¹⁴ обычно рассматривают как связующее звено между мелколиственными лесами (ивняки, тополевики) и дубняками в процессе естественного формирования широколиственного леса в неморальных и субаридных поймах¹⁵ рек Восточной Европы. Здесь насаждения вяза занимают своеобразные местообитания высокой или центральной поймы, где в силу гидрологических условий эдификаторная роль других лесообразующих пород (ива, тополь, дуб, ясень) сильно ослаблена (Погребняк, 1955; Липатова, 1980; Невидомов, 2003; Рябинина, Никитина, 2009, и др.). В подлеске таких лесов, который, правда, не всегда выражен, постоянно встречаются крушина, ежевика, черемуха и шиповник, а в травяном покрове заметно участие нитрофильных видов. При этом в неморальных поймах преобладают разнотравно-злаковые (кострецовые) вязовники, а в субаридных – ежевично-вязовые леса. Кроме того, хотя, вероятно, и реже, встречаются снытево-страусниковые, крапивные, ландышевые и кирказоновые пойменные леса из вяза (Погребняк, 1955; Липатова, 1980; Невидомов, 2003; Никитина, 2009; Рябинина, Никитина, 2009).

О вязовниках на крутых склонах речных долин известно крайне мало (Дылис и др., 1981; Леса..., 1985; Кожевников, 1998). Более того, они сильно нарушены, что затрудняет их сравнение с аналогичными насаждениями ильма. Судя по описаниям, такие сообщества характеризуются сильной пестротой травяного покрова, связанной с неоднородностью микрорельефа и условиями увлажнения. Например, под пологом вязов на крутом склоне р. Пахра (Московская обл.) было выделено 14 парцелл неморальных, лугово-лесных и болотных видов (Дылис и др., 1981; Леса..., 1985). Среди них преобладают вязово-черемухово-снытевая, вязово-снытевая и вязово-крапивная парцеллы. Полагают, что такие вязовники по

¹²Эндогенный покой у вяза и ильма выражен очень слабо, а время раскрытия почек весной контролируется температурой (Ghelardini et al., 2010).

¹³В Западной Европе площадь таких лесов сильно сокращена в результате изменения гидрологического режима и использования пойм под сельскохозяйственные угодья (Fischer, Fischer, 2006).

¹⁴Дополнительно см. Синтаксономия..., 1993.

¹⁵Здесь и далее названия пойм приведены согласно классификации В.В. Липатовой (1980).

режиму увлажнения занимают промежуточное положение между пойменными черноольховыми лесами и дубняками на крутых склонах (Дылис и др., 1981; Леса..., 1985).

2. Ильмовые леса

U. glabra является постоянным компонентом многих широколиственных лесов (Клеопов, 1990; European ..., 2007; Onyushchenko, 2009). Однако сообщества с его доминированием в древостое встречаются на Европейской равнине чрезвычайно редко. Во многих странах Западной Европы они, вероятно, отсутствуют или представлены небольшими фрагментами. Для территории России их обзор был проведен А.А. Ниценко (1967), который предполагал, что в атлантический период голоцена ильмовники были распространены гораздо шире.

В настоящее время, судя по доступной нам литературе, вероятно, можно выделить две области «сосредоточения» таких лесов (Цинзерлинг, 1934; Ниценко, 1967; Василевич, Бибилова, 2002; Paal, 2009; и др.). Во-первых, это восток европейской части России (главным образом, Башкирия), где ильм образует смешанные с дубом, липой и кленом водораздельные леса. И, во-вторых, северо-запад, где в долинах рек (крутые склоны, овраги) и около родников известняковых обнажений Балтийско-Ладожского уступа встречаются чистые и смешанные с ольхой или, реже, с другими широколиственными породами (ясень, клен, липа) насаждения *U. glabra*. По мнению Ниценко А.А. (1967), ильмовники представляют собой давно сложившийся вариант широколиственных лесов, который отличается многоярусным сложением травяного покрова: ярус неморальных видов (*Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Asperula odorata*, *Galeobdolon luteum* и др.) дополнен высокими травами с нитрофильным оттенком (например, *Campanula latifolia*, *Aconitum excelsum*, *Urtica dioica* и др.). Почти всегда в таких лесах есть подлесок из лещины, бересклета и/или черемухи и смородины (Ниценко, 1967).

К сожалению, разнообразие ильмовников пока изучено очень слабо. Например, в глинтвых лесах Эстонии по индикаторным видам выделены сообщества *Ulmus glabra-Mercurialis perennis-Lunaria rediviva* и *Ulmus glabra-Brachytecium rutabulum-Thuidium philibertii*. Под пологом таких насаждений с примесью липы, клена, ясеня и/или ольхи покрытие мохового покрова составляет соответственно

23 и 43%, а среди трав заметно участие сныти или страусника с крапивой (Paal, 2009). На северо-западе России В.И. Василевич и Т.В. Бибилова (2002) выделили две ассоциации ильмовых лесов, правда, без разделения участия вяза и ильма в их древостое. Это ильмовник снытевый (*Aegopodio-Ulmetum*) и страусниковый (*Matteuccio-Ulmetum*). Первая из этих ассоциаций встречается на склонах крупных моренных холмов или речных долин в Ленинградской и Псковской областях и, вероятно, соответствует той общей характеристике «снытевых ильмовников», которую сформулировал А.А. Ниценко (1967). Вторая, напротив, представляет собой очень редкие сообщества в поймах отдельных рек Псковской (р. Плюсса) и Вологодской областей (р. Царева). Хотя участие сныти в них заметно, но неморальных видов в целом мало, а в травяном покрове преобладает *Matteuccia struthiopteris* или *Impatiens noli-tangere* и *Urtica dioica* (Василевич, Бибилова, 2002).

3. Смешанные насаждения ильма и вяза

Несмотря на то что некоторые авторы подчеркивают или намекают на экологическое сходство *U. glabra* и *U. laevis* (Шиманюк, 1974; Шеляг-Сосонко, 1980; Василевич, Бибилова, 2002), случаев их совместного произрастания зарегистрировано не так много (табл. 2, 3). При этом особого внимания заслуживают склоны речных долин и ложбины стока, где в силу особого режима увлажнения и естественного нарушения почвенного покрова, вероятно, создаются благоприятные условия для развития того и другого вида. Примечательно, что именно для таких местообитаний известны немногочисленные примеры смешанных насаждений из ильма и вяза. Правда, в одних случаях авторы подчеркивают, что в древостое обычно господствует *U. glabra* (Василевич, Бибилова, 2002), а в других (крутые склоны рек Печегды и Эдомы в Ярославской обл.) – такие сообщества сравнивают с вязовниками (Борисова, Богачев, 2011). В связи с этим возникают некоторые сомнения, тем более что *U. glabra* и *U. laevis* в типе приурочены к разным элементам рельефа, а определение этих видов по листьям зачастую сравнимо с искусством (см. раздел I).

III. Проблемы истории вязовников и ильмовников в голоцене

История ильмовых пород в голоцене известна нам благодаря ископаемым находкам – в основном, пыль-

¹⁶Об анатомических отличиях древесины вяза и ильма см.: Wheeler, Manchester (2007), Станко, Горбачева (2010).

цы и, реже, остатков древесины¹⁶. Под электронным микроскопом такую пыльцу можно определить до вида (Дзюба, 1993). Однако в практике пыльцевого анализа обычно выделяют сборную группу «*Ulmus* sp.», к которой относят все ильмовые породы Европы. В связи с этим на основании пыльцевых диаграмм проследить индивидуальные особенности истории распространения *U. glabra* и *U. laevis*, несмотря на все их эколого-биологические различия (см. раздел I, II), в настоящее время не представляется возможным. Поэтому для их обозначения мы использовали название «*Ulmus* sp.».

В самых общих чертах история всех широколиственных пород Европы в голоцене кажется одинаковой. Их расселение после потепления и отступления ледников началось в бореальном периоде (~10 000 лет назад) вслед за породами-пионерами – сосной и березой. Во время климатического оптимума голоцена, в атлантическом периоде (~8000–5000 лет назад) широколиственные породы расселились максимально далеко на север, образуя по всей Европе густые многоярусные широколиственные и хвойно-широколиственные леса на богатых серых и бурых лесных почвах. В дальнейшем изменение климата в сторону похолодания, процессы оподзоливания почв, экспансия бука в Западной Европе и ели в Восточной, а также все возрастающая хозяйственная деятельность человека привели к сокращению ареалов одних широколиственных пород и к почти полному исчезновению других (Roberts, 1998; История..., 2004). Однако на этом общем фоне история «*Ulmus* sp.» в голоцене имеет некоторые особенности. Хотя интерпретация ряда палеоботанических данных до сих пор остается неоднозначной, особого внимания заслуживают проблемы распространения ильмовых пород и явление «*Ulmus* decline».

1. Распространение ильмовых пород в голоцене

Поскольку данные пыльцевых исследований для Западной и Восточной Европы отличаются, то они рассмотрены отдельно.

1.1. Зарубежная Европа

«*Ulmus* sp.» были первыми широколиственными породами, которые в бореальном периоде голоцена (~10 000 BP¹⁷) начали распространяться (вместе с орешником) на север из рефугиумов Южной Евро-

пы и Средиземноморья¹⁸. Летучесть и плавучесть семян, большая семенная продуктивность, интенсивный рост и склонность, в частности ильма, занимать местообитания с неразвитыми карбонатными почвами (см. раздел I) обуславливали высокую скорость (500–600 м/год)¹⁹ их продвижения на север (Roberts, 1998; Birks, Willis, 2008). Около 6200 лет назад они достигли севера Европы, вытесняя благодаря своей теневыносливости березу и сосну и образуя густой древесный полог с орешником в подлеске. Считают, что среди них наиболее широко был распространен *U. glabra*, который являлся одним из основных доминантов европейских широколиственных лесов в среднем голоцене (Parker et al, 2002). Несколько позднее к ильмовым породам присоединился дуб, а еще позднее (7000–8000 BP) – липа и ясень. Максимальное распространение «*Ulmus* sp.», как и других широколиственных пород, в Западной Европе относится к позднеатлантическому периоду (5000–6000 BP). В Прибалтике быстрое распространение ильмовых пород с юга и юго-запада началось уже в пребореале (11000–10000 BP), а их максимум датируется 6500–4500 BP. При этом предполагают, что к 7000 BP *U. glabra* стал основной лесообразующей породой водораздельных широколиственных лесов наряду с липой и позднее дубом (Saarse, Veski, 2001; Kabailienė, 2006; и др.).

1.2. Европейская часть России

В лесостепную зону «*Ulmus* sp.» проникли с запада вместе с другими широколиственными породами, вероятно, только в конце бореального периода (около 8000 лет назад). Максимум их распространения относится к концу атлантического – началу суббореального периодов (4000–5000 лет назад), т.е. ко времени максимального развития в этой зоне широколиственных лесов (Благовещенская, 2009; Благовещенская, Чернышев, 2011).

В лесной зоне европейской части РФ история распространения «*Ulmus* sp.», как и других широколиственных пород, до сих пор остается вопросом, вызывающим дискуссии. Есть сведения о единичных находках пыльцы дуба и «*Ulmus* sp.» в отложениях раннего послеледниковья и даже ледникового времени (Нейштадт, 1957; Лисицына, 1959; Кожаринов, 1994; и др.). При этом распространение широколиственных пород и даже их «нижний максимум» в пребореале и в бореале наблюдается во многих диаграммах севера

¹⁷BP – калиброванная радиоуглеродная дата.

¹⁸ о сохранении ильмовых пород в рефугиумах Центральной и Восточной Европы см. Birks, Willis, 2008.

¹⁹ результаты генетических исследований современных популяций *U. laevis* свидетельствуют о том, что плоды распространяются на короткие расстояния (Nielsen, Kjaer, 2010).

Русской равнины (Герасимов, Марков, 1941). Предполагают, что во время последнего максимального оледенения «*Ulmus* sp.» могли сохраниться на севере Восточной Европы в нескольких рефугиумах, откуда начали быстро распространяться в разных направлениях сразу после отступления ледника (Нейштадт, 1957). Появившись раньше других широколиственных пород, «*Ulmus* sp.» достигли максимального распространения в конце атлантического периода (5000–6000 лет назад), когда они не только входили в состав смешанных хвойно-широколиственных лесов, но и, возможно, образовывали чистые насаждения (Ниценко, 1967). Во многих регионах, особенно на севере, в пыльцевых диаграммах климатического оптимума «*Ulmus* sp.» представлены лучше других широколиственных пород (Филимонова, 2005; Носова, 2008; Афанасьева, 2011; и др.), что объясняется, по-видимому, их меньшей экологической требовательностью по сравнению с дубом и липой.

2. Явление «*Ulmus decline*»

В отличие от других широколиственных пород, участие которых в растительном покрове Европейской равнины начало постепенно убывать с середины суббореала, сокращение, а в некоторых местах даже полное исчезновение «*Ulmus* sp.» произошло гораздо раньше и было выражено более резко. Это событие получило название «*Ulmus decline*» и обозначило границу между атлантическим и суббореальным периодами голоцена в диаграммах западноевропейских ботаников.

2.1. Зарубежная Европа

В пыльцевых диаграммах юго-восточной Европы «*Ulmus decline*» датируется примерно 6000 BP (Ralska-Jasiewiczowa, 2003 и др.), а на Британских островах, в Скандинавии, в некоторых регионах Франции, Австрии и Чехии, а также, хотя и в несколько ослабленной форме, в Дании, Германии и Прибалтике – 5000 BP. В течение многих десятилетий причины этого являются предметом оживленных дискуссий западноевропейских специалистов (Parker et al, 2002). В частности, совпадение «*Ulmus decline*» по времени с «неолитизацией» (переходом к производящему хозяйству), дает основание предполагать, что причина «*Ulmus decline*» кроется в хозяйственной деятельности человека. Другая возможная причина – это сходные с «голландской болезнью» эпифитотии, возбудители которых распространялись жуком-короедом (см. раздел I). Современные комплексные исследования подтверждают оба предпо-

ложения. Так, в ископаемой древесине современных и более ранних «*Ulmus decline*» найдены остатки жуков-короедов *Scolytus scolytus* и *S. multistriatus* (Clark, Edwards, 2004), а также споры грибов (Innes et al, 2006). В древесине сохранившихся в торфе стволов обнаружены защитные клеточные образования, свидетельствующие о заражении деревьев патогенными грибами (Rasmussen, Christensen, 1999). Однако есть данные о том, что в ископаемой древесине орешника, датируемой периодом, предшествовавшим «*Ulmus decline*» и совпавшим с наиболее интенсивным неолитическим освоением территории, наблюдается заметное сокращение ежегодного прироста из-за массовой заготовки ветвей на корм скоту (Rackham, 1988). Новейшие локальные и «тонко» датированные археологические и палинологические исследования свидетельствуют о тесной связи периодов наиболее интенсивного хозяйственного освоения территории (выпас, эрозия, вырубка леса) и сокращениями популяций *Ulmus* sp. (Peglar, 1993).

В настоящее время большинство исследователей считает, что исчезновение «*Ulmus* sp.» 5000 BP было обусловлено определенными факторами. Разразившаяся эпифитотия за весьма небольшой промежуток времени уничтожила в отдельных регионах Западной Европы до 75% популяций ильмовых пород (Peglar, 1993). Столь катастрофические последствия были обусловлены, вероятно, снижением устойчивости «*Ulmus* sp.» к патогенным грибам из-за массового использования их ветвей на корм скоту и вырубки лесов под пашни (Peglar, Birks, 1993). Кроме того, изменение климата в сторону большей континентальности на рубеже атлантического и суббореального периодов также могло иметь как прямые, так и косвенные негативные последствия. С одной стороны, повышение летних температур и увеличение безморозного периода могло обусловить стремительное распространение земледелия и скотоводства на севере Европы (Bonsall et al, 2002). С другой, зимние морозы и повторные заморозки весной, несомненно, пагубно влияли на интенсивность цветения и плодоношения ильмовых пород (см. раздел I) и, таким образом, препятствовали восстановлению их популяций после эпидемии (Parker et al, 2002).

В пыльцевых диаграммах Прибалтики и Белоруссии «*Ulmus decline*» выражен слабее, чем в западноевропейских странах и происходил не синхронно в разных районах (Зерницкая и др., 2001; Saarse, Veski, 2001; Poska et al, 2004; Kabailienė, 2006; и др.). Постепенное, а не резкое исчезновение «*Ulmus* sp.» обычно объясняют тем, что «лесной неолит», кото-

рый распространился здесь 5000–6000 ВР, меньше повлиял на природу из-за неразвитости земледелия и скотоводства. Согласно новейшим исследованиям, первые признаки производящего хозяйства в пыльцевых диаграммах Прибалтики и Белоруссии датируются уже 7900–6500 ВР (Poska et al, 2004; Зерницкая и др., 2001). Однако археологические и палеоботанические исследования пока не подтверждают его интенсивного развития, и соответственно массового сведения лесов в неолите. Вполне возможно, что исчезновение ильмовых пород наряду с липой и дубом, которое постепенно происходило здесь в течение всего суббореала и субатлантики, было обусловлено изменением климата и развитием хозяйства, а не эпифитотией (Niinemets, Saarse, 2007; Poska et al, 2004). Впрочем, для некоторых районов не исключают и последнее обстоятельство (Saarse, Veski, 2001).

Сравнительно резкое сокращение «*Ulmus* sp.» на рубеже атлантического и суббореального периодов прослеживается в ряде диаграмм для Белоруссии. При этом практически полное их исчезновение датируется концом суббореала–началом субатлантики (Зерницкая и др., 2001). В прибалтийских и белорусских пыльцевых диаграммах последнего тысячелетия участие пыльцы ильмовых пород не превышает 1% (Saarse, Veski, 2001 и др.). Исключение составляют некоторые узлокальные диаграммы, отражающие специфические местообитания, в которых «*Ulmus* sp.» сохранились до наших дней.

2.2. Европейская часть России

В пыльцевых диаграммах среднеголоценовый «*Ulmus decline*» выражен слабо. Некоторые его признаки фиксируются в лесостепных районах Приволжской возвышенности, где они четко связываются с началом развития производящего хозяйства. В целом сокращение и исчезновение «*Ulmus* sp.» на юге европейской равнины в конце суббореала совпадает с отступлением границы леса к северу, обусловленного как изменением климата, так и развитием земледелия и скотоводства (Смирнова, Турубанова, 2003). По мнению некоторых авторов, все современные вязовники и ильмовники Приволжской возвышенности имеют вторичное происхождение (Благовещенская, Чернышев, 2011).

На пыльцевых диаграммах лесной зоны Русской равнины также не обнаруживается резкого сокраще-

ния «*Ulmus* sp.», аналогичного «*Ulmus decline*» Западной Европы. В большинстве регионов ильмовые породы принимали заметное участие в составе широколиственных и смешанных лесов в течение всего суббореального и начала субатлантического периодов (Нейштадт, 1957; Хотинский, 1977). Сокращение их популяций происходило постепенно, вместе с общим сокращением площади широколиственных лесов и вытеснением широколиственных пород елью, что было обусловлено рядом причин. Среди них предполагают как естественные (переход к олигократической стадии голоцена, т.е. изменение климата в сторону похолодания в сочетании с оподзоливанием почв), так и антропогенные (подсечное земледелие, пожары, выпас и т.п.) (Смирнова, Турубанова, 2003). В отличие от Западной Европы в некоторых регионах России «*Ulmus* sp.» сохраняли свои позиции в наиболее благоприятных топоэдафических условиях вплоть до «малой ледниковой эпохи», около 700 лет назад (Филимонова, 2005; Афанасьева, 2010 и др.). Более того, в ряде диаграмм, отражающих растительность узлокального уровня, вяз и ильм сохранились вплоть до наших дней (Носова, 2008; и др.).

Заключение

Современные знания о вязовниках и ильмовниках Европейской равнины скорее напоминают нагромождение вопросов и проблем разного уровня, чем ясное понимание взаимосвязанных явлений. Между тем эти сообщества, по-видимому, следует воспринимать как отдельные формации, которые знаменуют собой первые стадии естественного развития соответственно пойменных и водораздельных широколиственных лесов. В настоящее время эти процессы завуалированы антропогенной трансформацией экосистем Европейской равнины. Однако вполне возможно, что именно их отголоски («неморализация») мы фиксируем в локальных спорово-пыльцевых диаграммах как внезапное появление «*Ulmus* sp.» в последние несколько столетий. В частности, на севере Московской обл. (окрестности г. Дубна) нами был обнаружен 80-летний вязовник, который спонтанно сформировался на песчаной насыпи, оставшейся от прокладки грунтовой дороги в прошлом. В этой связи кажется очевидной необходимость более пристального внимания систематиков, экологов и фитоценологов к изучению редких в настоящее время формаций *U. glabra* и *U. laevis*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аксенов Е.С., Аксенова Н.А. Декоративные растения. Т. 1. М., 1997. 560 с.
- Алексеев Ю.Е., Жмылев П.Ю., Карпухина Е.А. Деревья и кустарники. Энциклопедия природы России. М., 1997. 592 с.
- Афанасьева Н.Б. История лесной растительности национального парка Русский Север (южная часть Белозерско-Кирилловских гряд). Вологда, 2010. 172 с.
- Благовещенская Н.В. История растительности центральной части Приволжской возвышенности в голоцене. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ульяновск, 2009. 53 с.
- Благовещенская Н.В., Чернышев А.В. Олесообразующей роли древесных пород в Голоцене // АгроXXI. 2011. № 4–6. С. 41–43.
- Борисова М.А., Богачев В.В. Состояние и возобновление вязовников в долинах малых рек подзоны южной тайги // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы. Т. 1. Разнообразие типов растительных сообществ и вопросы их охраны, география и картография растительности, история и перспективы геоботанических исследований. СПб., 2011. С. 35–37.
- Булыгин Н.Е., Ярмишко В.Т. Дендрология. СПб., 2000. 528 с.
- Василевич В.И., Бибикова Т.В. Широколиственные леса Северо-Запада Европейской России. II. Типы липовых, кленовых, ясеневых и ильмовых лесов // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 2. С. 48–61.
- Восточноевропейские широколиственные леса. М., 1994. 364 с.
- Герасимов И.П., Марков К.К. Развитие ландшафтов СССР в ледниковый период // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Т. 1. Л., 1941. С. 7–27.
- Голуб В.Б., Кузьмина Е.Г. Синтаксономия вязовых лесов долины Нижней Волги. Тольятти, 1993. 12 с. Деп. ВИНТИ 07.06.93, N 1152-B93.
- Гроссет Г.Э. Пути и время миграции лесных крымско-кавказских видов на территорию Русской равнины и последующие изменения их ареалов в связи с эволюцией ландшафтов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1967. Т. 72. Вып. 5. С. 47–76.
- Грудзинская И.А. Сем. Ulmaceae Mirb. – Ильмовые // Ареалы деревьев и кустарников СССР. Т. 1. Л., 1977. С. 126–135.
- Деревья и кустарники СССР. Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции. Т. 2. Покрытосеменные. М.; Л., 1951. 610 с.
- Дзюба О.Ф. Результаты электронного микроскопического исследования пыльцы р. *Ulmus* L. из голоценовых отложений северо-запада России // Палинология и проблемы детальной стратиграфии. Саратов, 1993. С. 22–23.
- Дылис Н.В., Жукова В.М., Золотокрылин А.Н., Холопова Л.Б. Вязовники – новая лесная формация Подмосковья // Лесоведение. 1981. № 3. С. 12–21.
- Зерницкая В.П., Симакова Г.И., Павлова И.Д. Признаки хозяйственной деятельности человека в пыльцевых спектрах голоцена Белоруссии // ГАЗ. 2001. № 16. С. 5–19.
- Евстигнеев О.И. Популяционные стратегии видов деревьев // Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность. Т. 2. М., 2004. С. 176–205.
- История развития лесного пояса Восточной Европы с конца плейстоцена до современности // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Т. 2. М., 2004. С. 59–153.
- Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев, 1990. 352 с.
- Кожаринов А.В. Динамика растительного покрова Восточной Европы в позднеледниковье-голоцене. Дис. ... докт. биол. наук. М., 1994. 353 с.
- Кожевников Ю.П. Реликтовая вязовая роща на реке Волхов // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 11. С. 106–110.
- Курнаев С.Ф. Основные типы леса средней части Русской равнины. М., 1968. 353 с.
- Леса Южного Подмосковья. М., 1985. 279 с.
- Липатова В.В. Растительность пойм // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 346–372.
- Лисицина Г.А. Вопросы палеогеографии позднеледникового времени на территории Северо-Запада европейской части СССР // Ледниковый период на территории европейской части СССР и Сибири. М., 1959. С. 13–39.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. М., 2006. 600 с.
- Невидомов А.М. Проблема экологии пойменных лесов Волжского бассейна как важнейшая составная часть в решении общей экологической проблемы Волги // Лесной журн. 2003. № 5. С. 26–36.
- Нейштадт М.Т. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М., 1957. 404 с.
- Никитина Н.В. Эколого-биологическая характеристика пойменных лесов Оренбургского градопромышленного комплекса. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Оренбург, 2009. 23 с.
- Ниценко А.А. К познанию ильмовых лесов СССР // Лесоведение. 1967. № 1. С. 46–53.
- Носова М.Б. Центральноевропейский заповедник: естественно- и антропогенно-обусловленная динамика растительности в голоцене // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113. Вып. 2. С. 42–61.
- Погребняк П.С. Основы лесной типологии. Киев, 1955. 452 с.
- Прудников Е.А., Мокрицкий В.А., Вишневская И.Г. Грибные болезни в лесах Европейской России // Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность. Т. 1. М., 2004. С. 338–364.
- Рысин Л.П. Конспект лесной флоры средней полосы Русской равнины (сосудистые растения). М., 2009. 177 с.
- Рябинина З.Н., Никитина Н.В. Сукцессии пойменных лесов р. Урал в пределах Оренбургского градопромышленного комплекса // Вестник ОГУ. 2009. № 6. С. 319–321.
- Синадский Ю.В. Курс лекций по лесной фитопатологии. М., 1977. 214 с.
- Смирнова О.В., Турубанова С.А. Формирование и развитие восточно-европейских широколиственных лесов в голоцене // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108. Вып. 2. С. 32–37.
- Станко Я.Н., Горбачева Г.А. Древесные породы и основные пороки древесины. М., 2010. 155 с.

- Филимонова Л.В. Динамика растительности среднетаежной подзоны Карелии в позднеледниковье и голоцене (палеоэкологические аспекты). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2005. 24 с.
- Хотинский Н.А. Голоцен Северной Евразии. М., 1977. 200 с.
- Цинзерлинг Ю.Д. География растительного покрова Северо-Запада европейской части СССР // Тр. Геоморфологического ин-та. 1934. Вып. 4. 377 с.
- Шеляг-Сосонко Ю.Р. Широколиственные леса / Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 143–154.
- Шиманюк А.П. Дендрология. М., 1974. 264 с.
- Юркевич И.Д., Гельтман В.С., Ловчий Н.Ф. Типы и ассоциации черноольховых лесов. М., 1968. 373 с.
- Яницкая Т. Практическое руководство по выделению лесов высокой природоохранной ценности в России / Всемирный фонд природы (WWF). М., 2008. 136 с.
- Barbour J.R., Brinkman K.A. The woody plant seed manual. Agric. Handbook N 727. Washington, DC. U.S. Dep. Agr., Forest Serv. 2008. P. 1143–1149.
- Barreto L.S. The reconciliation of the r-K and C-S-R-models for life-history strategies // Silva Lusitana. 2008. Vol. 16. P. 97–103.
- Birks H.J.B., Willis K.J. Alpines, trees, and refugia in Europe // Pl. Ecol. Diver. 2008. Vol. 1. P. 147–160.
- Bonsall, C., Macklin, M.G., Anderson, D.E., Payton, R.W. Climate change and the adoption of agriculture in north-west Europe // Europ. J. Archaeol. 2002. Vol. 5. P. 7–21.
- Borlea G.F. Ecology of elms in Romania // Invest. Agrar. Sist. Recur. For. 2004. Vol. 13. P. 29–35.
- Brasier C.M., Buck K.W. Rapid evolutionary changes in a globally invading fungal pathogen (Dutch elm disease) // Biol. Invas. 2001. Vol. 3. P. 223–233.
- Brzeziecki B., Kienast F. Classifying the life-history strategies of trees on the basis of the Grimean model // Forest Ecol. Manag. 1994. Vol. 69. P. 167–187.
- Çiçek E., Tilki F. Effects of temperature, light and storage on seed germination of *Ulmus glabra* Huds. and *U. laevis* Pall // Pakistan J. Biol. Sci. 2006. Vol. 9(4). P. 697–699.
- Çiçek E., Tilki F. Seed germination of three *Ulmus* species from Turkey as influenced by temperature and light // J. Envir. Biol. 2007. Vol. 28. P. 423–425.
- Clark S.H.E., Edwards K.J. Elm bark beetle in Holocene peat deposits and the northwest European elm decline // J. Quat. Sci. 2004. Vol. 19. P. 525–528.
- Coleman M. Application of RAPDs to the critical taxonomy of the English endemic elm *Ulmus plotii* Druce // Bot. J. Linn. 2000. Vol. 133. P. 241–262.
- Collin E. Strategies and guidelines for the conservation of the genetic resources of *Ulmus* spp./ Noble hardwoods network. Rome, 2002. P. 50–65.
- Ellenberg H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Ulmer, Stuttgart., 1996. 1096 s.
- European forest types. Categories and types for sustainable forest management reporting and policy / EEA Technical report No 9. EEA, Copenhagen, 2007. 111 p.
- Fischer A., Fischer H. Restoration forests/ Restoration ecology: the new frontier. Blackwell Sci. Publ., Oxford, 2006. P. 124–140.
- Fralish J.S., Franklin S.B. Taxonomy and ecology of woody plants in North American forests (excluding Mexico). John Wiley and Sons, Inc., N.Y., 2002. 612 p.
- Ghelardini L., Santini A., Black-Samuelsson S., Myking T., Falusi M. Bud dormancy release in elm (*Ulmus* spp.) clones – a case study of photoperiod and temperature responses // Tree Physiol. 2010. Vol. 30. P. 264–274.
- Goodall-Copetake W.P., Hollingsworth M.L., Hollingsworth P.M., Jenkins G.I., Collin E. Molecular markers and ex situ conservation of the European elms (*Ulmus* spp.) // Biol. Conserv. 2005. Vol. 122. P. 537–546.
- Hans A.S. Compatibility and crossability in *Ulmus* // Silv. Genet. 1981. Vol. 30. P. 4–5.
- Hipp A.L., Gog L., Weber J.A., Giesler A.B. Evaluating the taxonomy of elms (*Ulmus*) using DNA sequence data/ Pl. Syst. Morton Arboret. 2008. (<http://systematics.mortonarb.org/lab/projects/ulmus.html>).
- Jeffers J.N.R. Leaf variation in the genus *Ulmus* // Forestry. 1999. Vol. 72. P. 183–190.
- Kabailienė M. Late Glacial and Holocene stratigraphy of Lithuania based on pollen and diatom data // Geol. (Vilnius). 2006. Vol. 54. P. 42–48.
- Kasprowicz M. Acidophilous oak forests of the Wielkopolska region (West Poland) against the background of Central Europe // Biodiv. Res. Conserv. 2010. Vol. 20. P. 1–138.
- Kriiska A. The beginning of farming in the Eastern Baltic // The East European Plain on the Eve of Agriculture. British Archaeological Reports, International series. Oxford, 2009.
- López-Almansa J.C. Review. Reproductive ecology of riparian elms // Invest. Agrar. Sist. Recur. For. 2004. Vol. 13. P. 17–27.
- Machon N., Lefranc M., Bilgeri I., Henry J.-P. Isoenzymes as an aid to clarify the taxonomy of French elms // Heredity. 1995. Vol. 74. P. 39–47.
- Mackenthun G.L. The role of *Ulmus laevis* in German floodplain landscapes // Invest. Agrar. Sist. Recur. For. 2004. Vol. 13 (1). P. 55–63.
- Mijnsbrugge K.V., Broeck A.V., Van Slycken J. A survey *Ulmus laevis* in Flanders (Northern Belgium) // Belg. J. Bot. 2005. V. 138. P. 199–204.
- Mittempergher L., La Porta N. Hybridization studies in the Eurasian species of elm (*Ulmus* spp.) // Silvae Genet. 1991. Vol. 40. P. 237–243.
- Myking T., Yakovlev I.A. Variation in leaf morphology and chloroplast DNA in *Ulmus glabra* in the northern suture zone: Effects of distinct glacial refugia // Scand. J. Forest Res. 2006. Vol. 21. P. 99–107.
- Nielsen L.R., Kjaer E.D. Fine-scale gene flow and genetic structure in a relic *Ulmus laevis* population at its northern range // Genet. Genom. 2010. Vol. 6. P. 643–649.
- Niinemets E., Saarse L. Mid- and late-Holocene land-use changes inferred from pollen records, in a south-eastern Estonian upland area // Rev. Palaeobot. Palyn. 2007. Vol. 146. P. 51–73.
- Onyshchenko V.A. Forests of order Fagetalia sylvaticae in Ukraine. Kyiv, 2009. 212 p.

- Paal J.* The forests of the North-Estonian Klint; the north-easternmost representatives of the EU Habitat Directive Tilio-Acerion forests of slopes, screes and ravines // *Ann. Bot. Fenn.* 2009. Vol. 46. P. 525–540.
- Parker A.G., Goudie A.S., Anderson D.E., Robinson M.A., Bon-sall C.* A review of the mid-Holocene elm decline in the British Isles // *Prog. Phys. Geogr.* 2002. Vol. 26. P. 1–45.
- Peglar S.* The mid-Holocene *Ulmus* decline at Diss Mere, Norfolk, UK: a year-by-year pollen stratigraphy from annual laminations // *Holocen.* 1993. Vol. 3. P. 1–13
- Peglar S.M., Birks H.J.B.* The mid-Holocene *Ulmus* fall at Diss Mere, South-East England – disease and human impact? // *Veget. Hist. Archaeobot.* 1993. Vol. 2. P. 61–68.
- Poska A., Saarse L., Veski S.* Reflections of pre- and early-agrarian human impact in the pollen diagrams of Estonia // *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.* 2004. Vol. 209. P. 37–50.
- Rackham O.* Trees and woodland in a crowded landscape of British Isles // *The Cultural Landscape – Past, Present and Future.* Cambridge, 1988. P. 53–77.
- Ralska-Jasiewiczowa M., Nalepka D., Goslar T.* Some problems of forest transformation at the transition to the oligocratic // *Veget. Hist. Archaeobot.* 2003. Vol. 12. P. 233–247.
- Rasmussen P., Christensen K.* The mid-Holocene *Ulmus* decline: a new way to evaluate the pathogen hypothesis. 1999. (<http://www.geus.dk/departments/enviro-hist-climate/posters/rasmussen97-uk.htm>.)
- Richens R.H.* Elm. Univ. Cambridge Press, Great Brit., 1983. 320 p.
- Roberts N.* The Holocene: an environmental history. Malden, 1998. 316 p.
- Saarse L., Veski S.* Spread of broad-leaved trees in Estonia // *Proc. Eston. Acad. Sci. Geol.* 2001. Vol. 50. P. 51–65.
- Simmons L.G., Innes J.B.* The ecology of an episode of pre-historic cereal cultivation on the North York Moors, England // *J. Archaeolog. Sci.* 1996. Vol. 23. P.613–618.
- Smith A.G.* The influence of Mesolithic and Neolithic man on British vegetation: a discussion // *Studies in the vegetational history in the British Isles: essays in honor of Harry Godwin.* Cambridge, 1970. P. 81–96.
- The elms: breeding, conservation and disease management. Boston, 2000. 384 p.
- The European Garden Flora: Vol. 2. Dicotyledons: Casuarinaceae to Cruciferae. Cambridge, 2011. 642 p.
- Tylkowski T.* Storing of Russian elm (*Ulmus laevis* Pall.) seed over many years // *Arbor. Kórnickie.* 1987. Vol. 32. P. 297–305.
- Vakkari P., Rusanen M., Kärkkäinen K.* High genetic differentiation in marginal populations of European white elm (*Ulmus laevis*) // *Silva Fenn.* 2009. Vol. 43. P. 185–196.
- Wheeler E.A., Manchester S.R.* Review of the wood anatomy of extant Ulmaceae as context for new reports of late Eocene *Ulmus* woods // *Bull. Geosci.* 2007. Vol. 82. P. 329–342.
- Whiteley R.* Quantitative and molecular genetic variation in *Ulmus laevis* Pall. Swed. Univ. Agricult. Sci., Uppsala, 2004. 33 p.
- Wiegrefe S.J., Sytsma K.J., Guries R.P.* Phylogeny of elms (*Ulmus*, Ulmaceae): Molecular evidence for a sectional classification // *Syst. Bot.* 1994. Vol. 19. P.590–612.

Поступила в редакцию 06.04.12

ULMUS LAEVIS AND U. GLABRA FORESTS OF THE EUROPEAN PLAIN: PROBLEMS OF THE PRESENT AND THE PAST

Alexseev Yu.E., Dzama E.D., Ershova E.G., Zhmylev P.Yu., Karpukhina E.A., Terebova A.S.

Forests of *Ulmus laevis* and *U. glabra* are very rare forest communities in Europe. The data on their species composition is limited and often inconsistent. As a result, there are some misconceptions in identification and perception of these forest communities. We discuss the published data on biology and ecology of *Ulmus laevis* and *U. glabra*, the diversity of forest types dominated by them and the history of their dispersal in the Holocene. We support the opinion that forests formed by *Ulmus laevis* and *U. glabra* should be regarded as two different formations. These formations play an important role in the natural dynamics of upland (*U. glabra*) and floodplain (*U. laevis*) forests.

Key words: elm, elm forests, ecology, biology, Holocene history, *Ulmus* decline, rare plant communities.

Сведения об авторах: *Алексеев Юрий Евгеньевич* – доцент кафедры геоботаники биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (zhmylev@gmail.com); *Дзана Екатерина Дмитриевна* – аспирант кафедры экологии и наук о Земле Международного университета природы, общества и человека «Дубна» (dzama.ed@gmail.com); *Ершова Екатерина Георгиевна* – мл. науч. сотр. кафедры геоботаники биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (eershova@rambler.ru); *Жмылев Павел Юрьевич* – доцент кафедры геоботаники биологического факультета МГУ, докт. биол. наук (zhmylev@gmail.com); *Карпукхина Елизавета Андреевна* – зав. кафедрой геоэкологии экологического факультета РУДН, канд. биол. наук (nemotim@mail.ru); *Теребова Анна Сергеевна* – аспирант кафедры экологии и наук о Земле Международного университета природы, общества и человека «Дубна» (anna_terebova@mail.ru).