

ГЕОБОТАНИКА

УДК 581.526.425/426.2:581.555

СИНТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ БЕРЁЗОВЫХ И ОСИНОВЫХ ЛЕСОВ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ НА АВТОМОРФНЫХ ПОЧВАХ

© О. В. Морозова¹, Н. Г. Беляева², А. Е. Гнеденко³,
П. Ю. Жмылёв⁴, Е. Г. Суслова⁵, Т. В. Черненкова⁶

O. V. Morozova¹, N. G. Beliaeva², A. E. Gnedenko³,
P. Yu. Zhmylev⁴, E. G. Suslova⁵, T. V. Chernenkova⁶

Syntaxonomical diversity of birch and aspen forests on automorphous soils in the Moscow Region

^{1, 2, 3, 6} Институт географии РАН

119017, Россия, г. Москва, Старомонетный пер., д. 29. Тел.: +7 (495) 959-00-16.

^{4, 5} ФГБОУ ВО «Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова,

⁴ биологический факультет, ⁵ географический факультет

119991, Москва, ГСП-1, Ленинские горы, д. 1, ⁴ стр. 12, ⁵ стр. 1.

E-mail: ¹ olvasmor@mail.ru, ² nadejda.believa2012@yandex.ru, ³ agnedenko.a.e@mail.ru,

⁴ zhmylev@gmail.com, ⁵ lena_susl@mail.ru, ⁶ chernenkova50@mail.ru

Аннотация. Исторически берёзовые и осиновые леса занимают значимые позиции в формировании лесного покрова Московской области, представляя собой различные восстановительные стадии на месте коренных или условно-коренных сообществ, однако имеется существенный пробел в исследовании их структуры и определении места в типологических схемах. В представленной работе проанализированы 250 описаний мелколиственных лесов, собранных на территории Московской области; классификация выполнена на основе флористических принципов. Размещение синтаксонов в системе единиц проведено на основании ранее разработанной схемы лесов региона и уточнено с помощью метода непрямой ординации – неметрического многомерного шкалирования. Производные и условно-коренные сообщества лесов Московской области обладают высоким сходством по различным параметрам состава и структуры: у них схожий набор диагностических видов, хотя и более обеднённый в производных сообществах, незначительные различия в видовом богатстве, ярусной структуре и соотношении жизненных форм. Это послужило основанием для установления берёзовой и осиновой фаций (*Betula sp.* и *Populus tremula*) в составе ассоциаций *Rhodobryo rosei–Piceetum abietis* (неморальнотравных ельников) и *Mercurialio perennis–Quercetum roboris* (широколиственно-хвойных и широколиственных лесов). Наибольшее соответствие выявлено между производными и условно-коренными лесами асс. *Mercurialio–Quercetum*, что может быть связано с большим восстановительным потенциалом широколиственных лесных сообществ в результате быстрых темпов сукцессии, однотипном видовом составе из-за большого сходства экологических режимов. Высокая доля липы, клёна и ели в подросте производных сообществ позволяет предположить дальнейший тренд на восстановление лесов для обеих ассоциаций. В целом, выявленная близость условно-коренных и производных сообществ по структуре, составу и приуроченности к экологическим условиям указывает на однотипность их местообитаний, а также на удовлетворительное состояние производных лесов Московской области и возможность замены их условно-коренными «своего» типа.

Ключевые слова: берёзовые леса, осиновые леса, производные сообщества, *Carpino–Fagetia sylvaticae*, метод Браун-Бланке, видовое разнообразие, жизненные формы, Московская область.

Abstract. Historically, birch and aspen forests play an important role in the formation of the forest cover of the Moscow Region, representing various restoration stages in the place of native or quasi native communities. However, there is a significant gap in the study of their structure and determining their place in the typological schemes. In this work, we analyzed 250 relevés of small-leaved forests collected on the territory of the Moscow Region, the classification of which was made on the basis of floristic principles. Placement of syntaxa in the system of units was carried out on the basis of the classification scheme of the forests of the region, and the classification results were refined using then method of indirect ordination - non-metric multidimensional scaling. The secondary and quasi native forest communities of the

Moscow Region have a high similarity in various parameters of composition and structure: a similar composition of diagnostic species, although it is more depleted in secondary communities, slight differences in species richness, layer structure and ratio of life forms. As a result of this birch and aspen facies (*Betula sp.* and *Populus tremula*) were established in the associations of *Rhodobryo rosei–Piceetum abietis* (nemoral herb spruce forests) and *Mercurialo perennis–Quercetum roboris* (broad-leaved–coniferous and broad-leaved forests). The greatest correspondence was found between the secondary and quasi native forests of the ass. *Mercurialo–Quercetum*, which may be due to the high restoration potential of broad-leaved forest communities as a result of rapid succession rates, the same type of species composition, due to the great similarity of ecological regimes. The high proportion of lime, maple, and spruce in the undergrowth of secondary communities suggests a further trend towards reforestation for both associations. In general, the revealed proximity of quasi native and secondary communities in terms of structure, composition, and confinement to environmental conditions indicates the uniformity of their habitats, as well as, the satisfactory condition of secondary forests of the Moscow Region and the possibility of replacing them with quasi native «own» types.

Keywords: birch forests, aspen forests, secondary communities, *Carpino–Fagetea sylvaticae*, Braun-Blanquet approach, species diversity, life forms, Moscow Region.

DOI: 10.22281/2686-9713-2022-2-30-56

Введение

На территории Московской области, большая часть которой относится к зоне широколиственно-хвойных лесов, основными лесообразующими видами считаются ель европейская, липа мелколистная или дуб черешчатый (Kurnaeв, 1968, 1973; Razumovskii, 2011). Однако в разные временные периоды интенсивный антропогенный пресс менял соотношение преобладающих древесных видов и образованных ими сообществ.

Еще в XI–XII вв. хвойно-широколиственные и широколиственные леса Европейской России начали массово сводить под пашни, а к началу XVI в. «уровень распашки приблизился к максимально возможному» (Bobrovskii, 2010 : 228). Особенности ведения сельского хозяйства приводили к господству молодых мелколиственных лесов, формировавшихся на месте сведённых: поддерживать плодородие на постоянных полях не получалось из-за нехватки удобрений, поэтому истощённые поля забрасывали и взамен распахивали «отдохнувшие» земли (молодые лесные массивы). Заброшенные же поля вновь зарастали лесом. Переложное земледелие в регионе существовало вплоть до второй половины XIX в. (Abaturov, 2000; Milov, 2006). В результате подобного ведения хозяйства леса региона прошли через неоднократные рубки, поэтому основными лесообразующими видами в Московской области длительное время были берёза и осина (Rakhilin, 1997). Это подтверждается и нашими данными анализа архивных документов. Если для всей территории Московской области к XVII–XVIII вв. леса занимали 45–50% (Tsvetkov, 1957), то в отдельных её частях лесистость была значительно ниже. На территории модельного участка Наро-Фоминского района на юго-западе области в конце XVIII в. по данным Генерального межевания (Ekonomicheskie..., архивный документ) леса составляли только 27%. Среди этих массивов 39% были дровяные леса, 10% – строевые сосновые и еловые леса в сочетании с дровяными, а для 51%, к сожалению, нет данных о породном составе. По архивным данным (Ekonomicheskie..., архивный документ) дровяные леса чаще всего состояли из берёзы и осины, крайне редко встречаются упоминания о дровяных еловых и дубовых лесах, соответственно это были вторичные леса, а строевые – сосновые и еловые – считались коренными (Kozlov et al., 2013).

После отмены крепостного права леса стали вырубать еще интенсивнее. Земли помещиков на разных условиях уходили в распоряжение крестьян, а также купцов и промышленников. Хозяева массово вырубали леса либо на продажу, либо с целью распашки земель, поскольку способы земледелия оставались старыми, и урожайность была крайне низка (Pushkarev, 1956). В результате в начале XX в. лесистость Московской области составляла всего 26% (Tsvetkov, 1957). Изменение способов ведения сельского хозяйства, создание культур еловых и сосновых лесов в XX в. и естественное возобновление лесов на заброшенных пашнях увеличили лесистость региона до 48% к настоящему времени (Lesnoi..., 2018; Kotlov, Chernenkova, 2020).

В последние десятилетия доля сельскохозяйственных земель в регионе сократилась, и наблюдается активное зарастание заброшенных сельскохозяйственных угодий (Potapov et al., 2015), в результате чего в составе лесов возрастает участие мелколиственных сообществ. В настоящее время в Московской области среди представленных формаций леса из берёзы преобладают и по данным дистанционного зондирования составляют 30,1%, а из осины – 5,1% всех лесов региона, хвойных и елово-мелколиственных лесов – 25,5% и 18,1% соответственно (Kotlov, Chernenkova, 2020).

Согласно преобладающей точке зрения на природу берёзовых и осиновых лесов территории Русской равнины, они представляют собой различные восстановительные стадии на месте коренных или условно-коренных сообществ (Abaturov et al., 1982). Возможно, поэтому они практически не описаны или лишь кратко упомянуты в основных сводках по лесам Подмосковья (Lesа Vostochnogo..., 1979; Lesа Zapadnogo..., 1982; Lesа Iuzhnogo..., 1985; Rechan et al., 1993; Rysin, 2012). С типологической точки зрения они исследованы мало (Kiseleva, 1965; Rysin, 2012) и относительно подробно – только в последнее время (Suslova, 2019; Chernenkova et al., 2020). Различные варианты берёзовых и осиновых лесов нашли отражение на карте «Растительность Московской области» (Ogureeva, 1996). В качестве основного подхода при обосновании картографируемых подразделений выбрана эколого-динамическая классификация, согласно которой были выделены две основные группы: коренные (условно-коренные) и производные сообщества, которые, в свою очередь, подразделяются на различные группы по степени преобладания основных и мелколиственных пород. Всего выделены 129 длительнопроизводных групп ассоциаций, из которых почти треть (45 групп ассоциаций) с преобладанием берёзы.

Синтаксономическое разнообразие вторичных берёзовых и осиновых лесов Московской области на основе флористической классификации (метод Браун-Бланке) ранее не было выявлено и в данной работе представлено впервые.

Природные условия и растительность района исследования

Природные условия Московской области относительно подробно рассмотрены в более ранней публикации, где было начато описание лесных синтаксонов региона, установленных по флористическим критериям (Morozova et al., 2021). В соответствии с зональным делением (Kurbaev, 1973; Zaugolnova, Morozova, 2004) большая часть Московской области расположена в зоне смешанных или широколиственно-хвойных лесов, юг региона – в зоне широколиственных лесов, а очень небольшая по площади территория попадает в зону лесостепи (рис. 1). Ландшафтная структура области не однородна (Annenskaia et al., 1997), и в зависимости от типа ландшафта в лесном покрове могут быть представлены разные типы сообществ. Ниже представлено краткое описание лесной растительности в соответствии с классификацией по методу Браун-Бланке.

Большую часть лесного покрова территории составляют сообщества класса *Carpino–Fagetea sylvaticae* Jakucs ex Passarge 1968. В ландшафтах холмисто-моренной Смоленско-Московской возвышенности, занимающей значительную часть региона, распространены еловые леса с разной степенью участия сопутствующих пород и преобладанием неморальных видов в нижних по отношению к древостою ярусах. Такие неморальнотравные ельники относятся к асс. *Rhodobryo rosei–Piceetum abietis* Korotkov ex Morozova et al. 2017 подсоюза *Tilio cordatae–Piceenion abietis* Morozova 2016 союза *Quercro roboris–Tilion cordatae* Solomeshch et Laiviņš ex Bulokhov et Solomeshch in Bulokhov et Semenishchenkov 2015 (Morozova et al., 2017). На самом севере области могут встречаться сообщества типичной субассоциации, а на большей части её территории распространены леса субасс. *Rhodobryo–Piceetum caricetosum pilosae* Zaugolnova et Morozova in Morozova et al. 2017, для которых характерны небольшая доля бореальных видов, хорошо развитый подлесок из лещины, высокие константность, а местами и обилие *Carex pilosa*. На юге области расположена моренно-эрозионная равнина с широколиственными лесами в качестве зонального типа растительности. Широколиственные, а также широколиственно-хвойные леса с равным соотношением ели и широколиственных пород в древостое входят

в асс. *Mercurialo perennis–Quercetum roboris*¹ Bulokhov et Solomeshch in Bulokhov et Semenishchenkov 2015 (Zaugolnova, Morozova, 2004; Morozova, Tikhonova, 2012). В совокупности широколиственные леса составляют около 7,3% всех лесов Московской области (Kotlov, Chernenkova, 2020). Помимо моренно-эрозионных ландшафтов юга области они встречаются и в других её частях на крутых склонах моренных холмов, например, в пределах Клинско-Дмитровской гряды (часть Смоленско-Московской возвышенности), а также на надпойменных террасах рек (Chernenkova et al., 2020). Упомянутые выше ассоциации представляют собой зональные типы сообществ региона: неморальнотравные ельники – в зоне широколиственно-хвойных лесов, широколиственные с елью – на севере широколиственнолесной.

Лесов с преобладанием бореальных видов класса *Vaccinio–Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939 в Московской области в процентном отношении меньше (Chernenkova et al., 2015, 2019). По предварительным данным, еловые сообщества с бореальными видами и небольшим участием неморальных в травяном покрове относятся к асс. *Quercu roboris–Piceetum abietis* (W. Mat. 1952) W. Mat. et M. Pol. 1955 (Morozova, Tikhonova, 2012). Они занимают небольшие по площади участки и, как правило, распространены на пологих склонах моренных останцов или слабо выраженных всхолмлений на флювиогляциальных равнинах, а также в пределах Верхневолжской и Мещерской низменностей на севере и востоке региона (Chernenkova et al., 2020). Данный тип сообществ формируется также на месте еловых культур в ландшафтах с пологим и выровненным рельефом.

Леса с сосной составляют 18,5% от лесопокрытой площади (Kotlov, Chernenkova, 2020). Они подразделяются на сосняки бореального типа с покровом из зелёных мхов, заболоченные сфагновые сосняки и сосняки с участием неморальных видов. Два первых типа сообществ относятся к классу *Vaccinio–Piceetea*, но к разным союзам. Сосняки зеленомошные входят в союз *Dicrano–Pinion sylvestris* (Libbert 1933) W. Matuszkiewicz 1962 и распространены в основном на Верхневолжской низменности. Заболоченные олиготрофные низины и окраины олиготрофных болот заняты сфагновыми сосняками союза *Vaccinio uliginosi–Pinion sylvestris* Passarge 1968. Сосняки с участием неморальных видов представляют собой восстановительную стадию асс. *Rhodobryo–Piceetum* и формируются обычно в посадках сосны на местообитаниях неморальнотравных ельников. К этому же синтаксону, вероятно, следует отнести и сложные боры на надпойменных террасах р. Москвы, хотя здесь возможна и другая точка зрения: данный тип сообществ – это асс. *Corylo avellanae–Pinetum sylvestris* Bulokhov et Solomeshch 2003. В основном этот синтаксон распространен южнее, но по долинам рек его сообщества, вероятно, могут быть встречены за пределами своего основного ареала.

Пойменные участки малых рек, обводнённые западины заняты черноольшаниками, которые отнесены к двум синтаксонам (Morozova et al., 2021): неморальнотравным с крапивой асс. *Urtico dioicae–Alnetum glutinosae* Bulokhov et Solomeshch 2003 (класс *Alno glutinosae–Populetea albae* P. Fukarek et Fabijanic 1968) и заболоченным асс. *Carici elongatae–Alnetum glutinosae* Tx. 1931 (класс *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946). Черноольховые сообщества распространены в основном на севере и востоке региона в пределах Верхневолжской и Мещерской низменностей.

На месте вырубленных условно-коренных лесов и при различных нарушениях их древостоя формируются сообщества из берёзы, реже осины или ольхи серой. Для Московской области сосновые, сероольховые, берёзовые заболоченные, берёзовые и осиновые леса на автоморфных почвах с точки зрения классификации по методу Браун-Бланке еще не описаны, две последние группы представлены в данной работе.

¹ В более ранних работах, описывающих общее синтаксономическое разнообразие лесов Московской области, данная ассоциация представлена как *Quercu roboris–Tilietum cordatae* Laiviņš 1986 (Morozova, Tikhonova, 2012). Однако, во-первых, данное наименование считается невалидным (Art. 5; Semenishchenkov, 2016); во-вторых, сопоставление широколиственных лесов этого синтаксона из разных частей ареала (северной и южной) не проводилось. В нашем исследовании мы рассматриваем эти леса как один синтаксон, а приоритет за названием *Mercurialo perennis–Quercetum roboris* Bulokhov et Solomeshch in Bulokhov et Semenishchenkov 2015.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили 250 описаний мелколиственных лесов (рис. 1), выполненных в основном на территории Московской области (их них 15 – в Калужской области близ самых границ с Московской). Площадь описаний – 400–625 м². Участие видов оценено в процентах покрытия; в моховом ярусе учитывались только наземные мхи. Общее число выявленных в описаниях видов — 358.

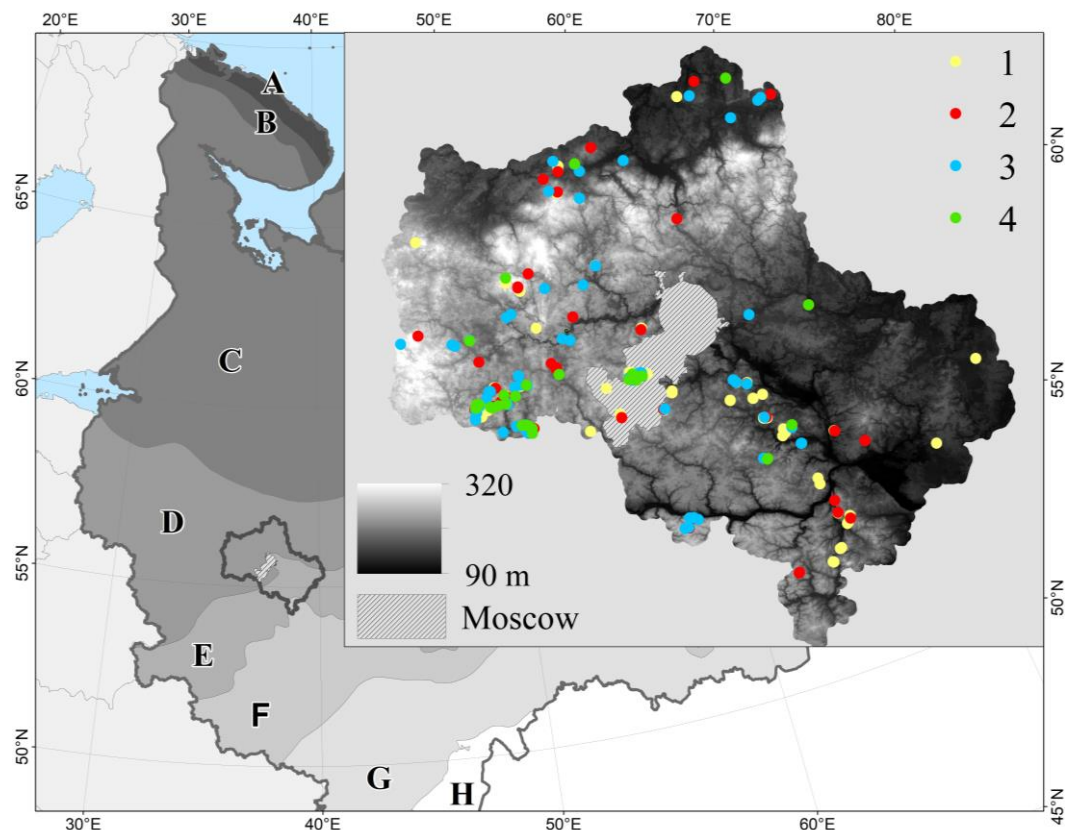


Рис. 1. Географическое положение Московской области и точек описаний мелколиственных лесов.

Зональное лесорастительное деление (Курнаев, 1973): А – тундра, В – лесотундра; С – хвойные леса (тайга); D – смешанные леса; Е – лиственные леса; F – лесостепь; G – степь; H – полупустыня. Описания: 1–2 – производные сообщества асс. *Mercurialo-Quercetum* (1 – березняки, 2 – осинники), 3–4 – производные сообщества асс. *Rhodobryo-Piceetum* (3 – березняки, 4 – осинники).

Fig. 1. Geographical position of the Moscow Region and points of relevés of small-leaved forests.

Zonal forest division (Kurnaev, 1973): A – tundra, B – forest tundra; C – coniferous forests (taiga); D – mixed forests; E – deciduous forests; F – forest-steppe; G – steppe; H – semi-desert. Relevés: 1–2 – secondary communities of ass. *Mercurialo-Quercetum* (1 – birch forests, 2 – aspen forests), 3–4 – secondary communities of ass. *Rhodobryo-Piceetum* (3 – birch forests, 4 – aspen forests).

Классификация выполнена на основе флористических принципов (Braun-Blanquet, 1964; Westhoff, Maarel, 1973); единицы мелколиственных лесов сравнивались с лесными синтаксонами региона, установленными ранее (Korotkov, Morozova, 1988; Zaugolnova, Morozova, 2004; Morozova, Tikhonova, 2012, Morozova et al., 2017). Названия синтаксонов приведены в соответствии с «Международным кодексом фитосоциологической номенклатуры» (Theurillat et al., 2021), ссылки на соответствующую статью Кодекса – Art. (номер статьи). Формирование баз данных, автоматическая и ручная обработка списков видов проведены

в пакетах TURBOVEG (Hennekens, 1996) и Juice 7.0 (Tichý, 2002), дифференциация сообществ – методом TWINSpan (Hill, 1979).

Результаты классификации уточнены с помощью метода непрямой ординации – неметрического многомерного шкалирования (NMDS). NMDS-ординация осуществлена в среде программирования R (R Core Team, 2021) с использованием трансформированных (корень квадратный) данных и двойной Висконсинской стандартизации по индексу Брея-Кертиса (Oksanen et al., 2020). Чтобы исключить влияние доминантов древостоя, NMDS-ординация проведена для кустарникового, травяно-кустарничкового и мохового ярусов. Оси ординации интерпретированы на основе экологических шкал Элленберга (Ellenberg et al., 1991); вклад экологических факторов в дифференциацию синтаксонов оценен по взвешенным по покрытию средним значениям для описаний в программе Juice 7.1.

Диагностические виды синтаксонов выделены с использованием индекса верности Φ в пакете Juice 7.1 (Chytrý et al., 2002; Tichý, 2002). Сравнение проведено для всей выборки мелколиственных лесов, дополненной описаниями сообществ условно-коренных ассоциаций региона: выборка широколиственных лесов составила 139 описаний, неморальнотравных ельников – 160; общий размер выборки при расчётах – 549 описаний. Виды со значением $\Phi \geq 19\%$ и константностью в конкретном синтаксоне $\geq 20\%$ рассматривались как диагностические.

Выделение фитосоциологических групп (ФСГ) видов проведено с учётом их диагностической значимости в качестве видов высших синтаксонов для разных классов растительности (Ермаков, 2012; Mucina et al., 2016); доли видов каждого класса рассчитаны на основании относительного покрытия видов.

Сходство ценофлор выделенных синтаксонов оценено с помощью коэффициента Жаккара (J), расчёты осуществлены в программе Past 3.0.

Для анализа распределения жизненных форм сосудистых растений в сообществах использована модифицированная система И. Г. Серебрякова (Zhmylev et al., 2017).

Латинские названия сосудистых растений приведены по С. К. Черепанову (Cherepanov, 1995) с некоторыми уточнениями по П. Ф. Маевскому (Maevskii, 2014), мохообразных – по М. С. Игнатову с соавторами (Ignatov et al., 2006; Ignatov, Milyutina, 2007), Н. А. Константиновой с соавторами (Konstantinova et al., 1992).

При анализе состава сообществ виды берёз (*Betula pendula*, *B. pubescens*) мы объединяем до рода (*Betula* sp.), хотя по экологическим предпочтениям они отличаются: берёза пушистая может произрастать на местообитаниях с обильным увлажнением, в то время как берёза повислая предпочитает хороший дренаж (Vetchinnikova, 2004). Однако молекулярно-генетические исследования показали (Maslov et al., 2019), что оба вида могут встречаться в различных условиях увлажнения. На практике *Betula pendula* и *B. pubescens* по морфологическим признакам трудно различимы, поскольку обладают высоким полиморфизмом, помимо этого в природе широко распространены гибриды этих видов (Perala, Alm, 1990), так что их определение часто субъективно.

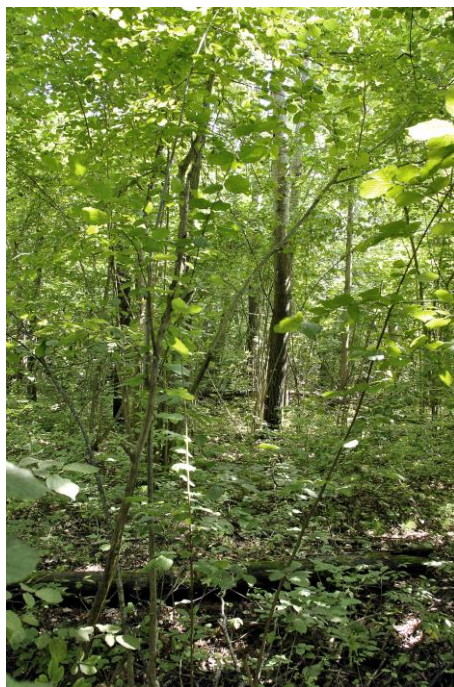
Результаты

Синтаксономия производных берёзовых и осиновых лесов

В Московской области березняки и осинники на автоморфных почвах сформировались на месте рубок условно-коренных сообществ региона, которые в системе флористической классификации относятся к двум ассоциациям класса широколиственных лесов *Carpino-Fagetum sylvaticae*. Первая – асс. *Rhodobrya rosei-Piceetum abietis* – объединяет широко распространенные в регионе неморальнотравные ельники, вторая – асс. *Mercurialia perennis-Quercetum roboris* – включает широколиственно-хвойные и широколиственные леса. Производные сообщества каждой из ассоциаций условно-коренных лесов представлены двумя фациями: с берёзой (*Betula* sp.) и осинкой (*Populus tremula*) (Приложение, табл. 1, 2; рис. 2 а, б, 3 а, б).



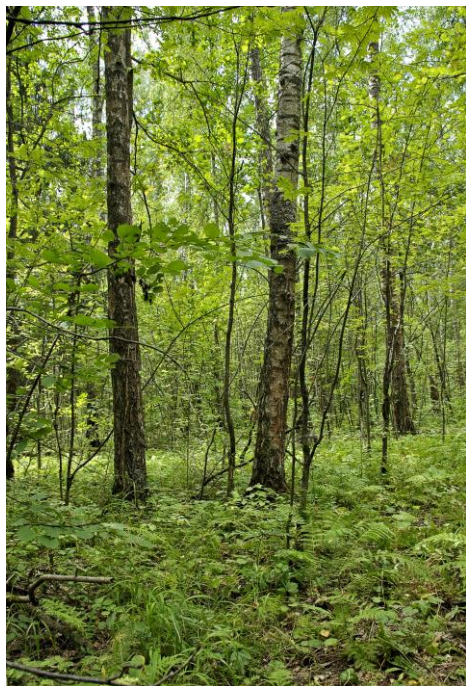
a



б

Рис. 2. Производные леса асс. *Mercurialo-Quercetum*, фации: а) берёзовая, б) осиновая. Фото: О. В. Морозова.

Fig. 2. Secondary forests of ass. *Mercurialo-Quercetum*: a) birch facies, b) aspen facies. Foto: O. V. Morozova.



a



б

Рис. 3. Производные леса асс. *Rhodobryo-Piceetum*, фации: а) берёзовая, б) осиновая. Фото: О. В. Морозова.

Fig. 3. Secondary forests of ass. *Rhodobryo-Piceetum*: a) birch facies, b) aspen facies. Foto: O. V. Morozova.

Неморальнотравные ельники большей части Московской области входят в субасс. *Rhodobryo rosei–Piceetum abietis caricetosum pilosae*, только на самом севере области встречаются сообщества субассоциации **typicum**. Однако берёзовые леса рассматриваемого региона, сукцессионно связанные с обеими субассоциациями неморальнотравных ельников, по составу не различаются. Поэтому мы объединяем все производные березняки на месте неморальнотравных ельников Московской области в одну группу как фацию наиболее широко распространённой субасс. *Rhodobryo–Piceetum caricetosum pilosae*. Аналогичное решение принято в отношении осинников.

Продромус берёзовых и осиновых лесов на автоморфных почвах

Класс *Carpino–Fagetea sylvaticae* Jakucs ex Passarge 1968

Порядок *Carpinetalia betuli* P. Fukarek 1968

Союз *Quercu roboris–Tilion cordatae* Solomeshch et Laiviņš ex Bulokhov et Solomeshch in Bulokhov et Semenishchenkov 2015

Подсоюз *Tilio cordatae–Piceenion abietis* Morozova 2016

Акк. *Rhodobryo rosei–Piceetum abietis* Korotkov ex Morozova et al. 2017

Субасс. *caricetosum pilosae* Zaugolnova et Morozova in Morozova et al. 2017

Фация *Betula* sp.

Фация *Populus tremula*

Подсоюз *Quercu robori–Tilienion cordatae* Morozova 2016

Акк. *Mercurialo perennis–Quercetum roboris* Bulokhov et Solomeshch in Bulokhov et Semenishchenkov 2015

Фация *Betula* sp.

Фация *Populus tremula*

Состав, структура и разнообразие производных берёзовых и осиновых лесов

Видовой состав. Диагностические виды (д. в.) синтаксонов выделены при сопоставлении всего массива исследуемых сообществ, включая широколиственные и широколиственно-хвойные леса региона, неморальнотравные ельники и еловые леса с примесью широколиственных пород, производные берёзовые и осиновые леса (табл. 1). Для оценки диагностической значимости видов использован индекс верности Φ не только вследствие его широкого применения в подобных исследованиях, но и потому, что на него мало влияет размер выборки (Chytrý et al., 2002). Д. в. условно-коренных ассоциаций изначально определены по литературным данным (Bulokhov, Solomeshch, 2003; Morozova et al., 2017), а затем уточнены по индексу Φ для исследованной выборки.

Таблица 1

Синоптическая таблица производных и условно-коренных лесов Московской области

Table 1

Synoptic table of secondary and quasi native forests of the Moscow Region

Синтаксоны	Ярус	1	2	3	4	5	6	Синтаксоны	Ярус	1	2	3	4	5	6
Число описаний		74	50	139	97	29	160	<i>Euonymus verrucosus</i> (CF)	B	II	II	III ¹⁹	I	I	II
Диагностические виды (д. в.) акк. <i>Mercurialo–Quercetum</i>								<i>Tilia cordata</i> (CF)	C	II	II	III ²⁰	I	I	I
<i>Asarum europaeum</i> (CF)	C	V ²²	V ²²	V ¹⁹	II	II	III	<i>Mercurialis perennis</i> (CF)	C	I	II	III ⁴³	I	.	I
<i>Galeobdolon luteum</i> (CF)	C	IV	V ²²	V ²¹	III	II	III	<i>Polygonatum multiflorum</i> (CF)	C	I	I	II ²²	.	.	I
<i>Pulmonaria obscura</i> (CF)	C	V ²⁹	V ²⁸	IV ²²	II	I	II	Д. в. акк. <i>Rhodobryo–Piceetum</i>							
<i>Carex pilosa</i> (CF)	C	V ³⁵	III	IV ²⁷	I	I	II	<i>Picea abies</i> (VP)	A1	II	II	II	III	III	V ⁴⁹
<i>Quercus robur</i> (CF)	A1	III	II	IV ³⁶	I	II	II	<i>Oxalis acetosella</i> (VP)	C	II	II	I	III	II	V ⁴⁵
<i>Acer platanoides</i> (CF)	B	III	III	IV ³⁰	I	II	II	<i>Luzula pilosa</i>	C	II	II	I	IV ²⁴	II	IV ²⁹
<i>Tilia cordata</i> (CF)	B	III	III	IV ²⁵	I	II	II	<i>Cirriphyllum piliferum</i>	D	II	I	I	II	I	IV ³⁵
<i>Lathyrus vernus</i> (CF)	C	IV ²⁶	III ¹⁹	IV ²⁷	I	I	I	<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	C	I	II	I	II	I	IV ⁴⁸
<i>Tilia cordata</i> (CF)	A1	II	I	IV ⁵⁶	I	.	I	<i>Mycelis muralis</i> (CF)	C	I	I	I	I	I	III ⁵⁰
								<i>Sciuro-hypnum curtum</i>	D	I	I	I	I	I	III ²⁸

Синтаксоны	Ярус	1	2	3	4	5	6	Синтаксоны	Ярус	1	2	3	4	5	6
<i>Plagiochila porelloides</i>	D	I	I	I	I	I	III ⁴³	<i>Neottia nidus-avis</i>	C	I	I	I	I	I	I
<i>Plagiomnium affine</i>	D	I	I	I	I	I	II ³⁴	<i>Sanicula europaea</i>	C	I	I	I	I	.	I
<i>Stellaria nemorum (CF)</i>	C	I	I	I	I	I	II ²⁶	<i>Lonicera xylosteum</i>	C	.	.	I	.	.	I
<i>Circaea alpina</i>	C	I	I	I	I	I	II ⁴¹	<i>Ulmus glabra</i>	C	I	I	I	.	.	I
<i>Sciuro-hypnum starkei</i>	D	I	I	I	I	I	II ³⁶	<i>Ulmus glabra</i>	A1	I	I	I	.	.	.
<i>Dryopteris expansa</i>	C	I	I	I	I	I	II ²¹	<i>Fraxinus excelsior</i>	B	I	I	I	I	.	I
Д. в. фаций производных лесов								<i>Galium intermedium</i>	C	I	I	I	.	.	.
<i>Betula sp.</i>	A1	V ²²	IV	III	V ²²	V	IV	<i>Brachypodium pinnatum</i>	C	I	I	I	I	.	I
<i>Stellaria holostea (CF)</i>	C	V ²⁴	IV	IV	III	II	III	<i>Ulmus glabra</i>	A2	I	I	I	.	I	I
<i>Tilia cordata (CF)</i>	A2	II	III ²⁴	I	I	I	I	<i>Corydalis bulbosa</i>	C	I	I	I	.	.	.
<i>Fragaria vesca</i>	C	II	II	I	V ³²	V ³⁰	IV	<i>Fraxinus excelsior</i>	A1	I	I	I	.	.	.
<i>Deschampsia cespitosa</i>	C	II	II	I	IV ²²	IV ²⁷	III	<i>Ulmus laevis</i>	B	.	I	I	.	.	I
<i>Angelicla sylvestris</i>	C	I	I	I	III ²²	III ²¹	II	<i>Ulmus laevis</i>	A1	I	I	I	.	.	.
<i>Veronica chamaedrys</i>	C	I	I	I	III ³¹	III ²⁴	II	<i>Fraxinus excelsior</i>	C	I	I	I	.	.	I
<i>Populus tremula</i>	A1	IV	V ³²	II	III	V ³²	III	<i>Viola riviniana</i>	C	I	I	.	I	.	I
<i>Lysimachia nummularia</i>	C	II	I	I	III ²⁹	II	II	<i>Primula veris</i>	C	I	.	I	I	I	.
<i>Potentilla erecta</i>	C	.	.	.	II ³⁵	I	I	<i>Anemone nemorosa</i>	C	I	.	I	I	.	.
<i>Prunella vulgaris</i>	C	I	.	I	II ²⁵	II	I	<i>Fraxinus excelsior</i>	A2	I	I	I	I	.	.
<i>Viola canina</i>	C	I	.	I	II ²⁰	I	I	Д. в. класса Vaccinio-Piceetea (VP)							
<i>Lysimachia vulgaris</i>	C	II	I	I	III	IV ²⁶	II	<i>Picea abies</i>	B	III	IV	II	IV	IV	V
<i>Filipendula ulmaria</i>	C	I	I	I	II	III ³⁸	I	<i>Picea abies</i>	A2	III	III	I	III	III	IV
<i>Geum rivale</i>	C	II	II	I	II	III ²¹	II	<i>Maianthemum bifolium</i>	C	II	II	I	III	II	IV
Д. в. класса Carpino-Fagetea sylvaticae (CF)								<i>Picea abies</i>	C	II	II	I	III	III	III
<i>Corylus avellana</i>	B	V	V	IV	IV	IV	V	<i>Pleurozium schreberi</i>	D	I	I	I	II	I	II
<i>Lonicera xylosteum</i>	B	IV	V	IV	III	III	V	<i>Pinus sylvestris</i>	A1	I	I	I	II	I	II
<i>Ranunculus cassubicus</i>	C	V	IV	V	III	III	IV	<i>Hylocomium splendens</i>	D	I	I	I	I	I	II
<i>Dryopteris filix-mas</i>	C	IV	IV	III	III	III	IV	<i>Pyrola rotundifolia</i>	C	I	.	I	II	I	II
<i>Athyrium filix-femina</i>	C	III	III	III	IV	V	IV	<i>Dicranum scoparium</i>	D	I	I	I	I	I	II
<i>Paris quadrifolia</i>	C	III	III	II	III	III	V	<i>Vaccinium myrtillus</i>	C	I	I	I	I	I	I
<i>Aegopodium podagraria</i>	C	IV	IV	V	II	II	II	<i>Orthilia secunda</i>	C	I	I	I	II	.	II
<i>Convallaria majalis</i>	C	III	III	II	IV	IV	IV	<i>Trientalis europaea</i>	C	I	I	I	I	I	II
<i>Acer platanoides</i>	C	III	II	III	I	I	II	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	C	I	I	.	I	.	I
<i>Quercus robur</i>	C	II	II	III	II	III	III	<i>Dicranum polysetum</i>	D	.	.	I	I	.	I
<i>Equisetum sylvaticum</i>	C	II	II	II	II	III	III	<i>Linnaea borealis</i>	C	.	.	.	I	.	I
<i>Milium effusum</i>	C	II	II	II	II	I	II	<i>Ptilium crista-castrensis</i>	D	.	.	.	.	.	I
<i>Viola mirabilis</i>	C	III	III	III	I	I	II	<i>Lycopodium annotinum</i>	C	.	.	.	.	.	I
<i>Corylus avellana</i>	C	II	I	I	I	I	III	Прочие виды							
<i>Carex digitata</i>	C	I	I	I	I	I	III	<i>Dryopteris carthusiana</i>	C	IV	IV	III	IV	IV	V
<i>Melica nutans</i>	C	I	I	I	II	I	II	<i>Ajuga reptans</i>	C	IV	IV	III	V	IV	V
<i>Quercus robur</i>	B	II	I	I	II	II	II	<i>Sorbus aucuparia</i>	B	III	III	II	IV	IV	V
<i>Festuca gigantea</i>	C	II	I	I	I	II	I	<i>Atrichum undulatum</i>	D	III	III	II	III	IV	III
<i>Carex sylvatica</i>	C	I	II	I	I	II	I	<i>Rubus saxatilis</i>	C	III	III	II	IV	IV	IV
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	C	I	I	I	II	II	I	<i>Frangula alnus</i>	B	I	I	I	IV	III	III
<i>Quercus robur</i>	A2	II	I	I	I	I	I	<i>Sorbus aucuparia</i>	C	II	II	I	III	III	IV
<i>Daphne mezereum</i>	B	I	I	I	I	I	II	<i>Viburnum opulus</i>	B	III	III	II	III	IV	III
<i>Galium odoratum</i>	C	I	II	II	I	.	I	<i>Populus tremula</i>	C	II	II	II	II	IV	III
<i>Acer platanoides</i>	A2	II	II	I	I	.	I	<i>Rubus idaeus</i>	C	I	I	I	II	II	IV
<i>Moehringia trinervia</i>	C	.	I	I	I	I	II	<i>Geum urbanum</i>	C	II	II	II	II	III	II
<i>Acer platanoides</i>	A1	I	I	II	.	I	I	<i>Urtica dioica</i>	C	I	II	I	II	III	III
<i>Anemone ranunculoides</i>	C	I	I	II	I	.	.	<i>Padus avium</i>	B	II	II	II	II	III	II
<i>Campanula latifolia</i>	C	I	I	I	I	I	I	<i>Eurhynchium angustirete</i>	D	I	I	I	II	I	III
<i>Ulmus glabra</i>	B	I	I	I	I	I	I	<i>Solidago virgaurea</i>	C	I	I	I	II	II	III
<i>Campanula trachelium</i>	C	I	I	I	I	I	I	<i>Rhytidadelphus triquetrus</i>	D	I	I	I	II	II	III
<i>Epilobium montanum</i>	C	I	I	I	I	I	I	<i>Betula sp.</i>	A2	II	I	I	II	III	II

Примечание. В таблицу включены диагностические виды синтаксонов производных и условно-коренных лесов (выделены заливкой серым цветом), диагностические виды классов **Carpino-Fagetea** и **Vaccinio-Piceetea**, остальные виды – только с константностью $\geq$ III хотя бы в одном из синтаксонов. Для видов указана константность и значение индекса верности Φ . Синтаксоны: 1–3 – асс. **Mercurialo-Quercetum** (1 – фация **Betula sp.**, 2 – фация **Populus tremula**); 4–6 – асс. **Rhodobryo-Piceetum** (4 – фация **Betula sp.**, 5 – фация **Populus tremula**). A1 – древостой, первый подъярус, A2 – древостой, второй подъярус, B – кустарниковый ярус, C – травяно-кустарничковый ярус, D – ярус наземных мхов.

Как следует из табл. 1, производные сообщества обеднены д. в. условно-коренных ассоциаций: константность д. в. соответствующей ассоциации в них меньше, а также в целом меньше общее число д. в., отвечающих выбранным значениям индекса Φ . Из тринадцати д. в. асс. *Mercurialo-Quercetum* только четыре имеют относительно высокий Φ коэффициент в ценофлорах берёзовых и осиновых фаций (табл. 1). Фации *Betula sp.* и *Populus tremula* асс. *Rhodobryo-Piceetum* еще более обеднены д. в. «своей» ассоциации: лишь *Luzula pilosa* имеет высокую диагностическую значимость в берёзовой фации *Rhodobryo-Piceetum*. Отчасти такое небольшое соответствие этих сообществ по д. в. связано с тем, что среди д. в. ассоциации неморальнотравных ельников 6 видов мхов, которые практически отсутствуют в мелколиственных лесах.

Производные сообщества одной ассоциации имеют схожий набор д. в., что подтверждает корректность проведённой классификации. Для фаций березняков и осинников ассоциации широколиственных лесов различия в наборе д. в. очень небольшие и в основном ограничиваются доминирующими видами древесного яруса. Фации производных лесов, связанные с неморальнотравными ельниками, имеют большие различия в составе д. в. между собой по сравнению с фациями широколиственных лесов. Среди общих д. в. для них *Angelica sylvestris*, *Deschampsia cespitosa*, *Fragaria vesca*, *Veronica chamaedrys*. Берёзовая фация асс. *Rhodobryo-Piceetum* отличается относительно светолюбивыми по шкале Элленберга видами (*Potentilla erecta*, *Prunella vulgaris*, *Viola canina*), а также *Lysimachia nummularia*, произрастающим при различной освещённости, но предпочитающим открытые луговые сообщества, осиновая – видами влажных местообитаний *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale* и *Lysimachia vulgaris*.

По результатам ординации сообщества двух ассоциаций (*Mercurialo-Quercetum* и *Rhodobryo-Piceetum*) достаточно хорошо разделены даже с учётом только нижних ярусов (рис. 4). Производные леса каждой из ассоциаций также различимы в осях ординации, хотя в разной степени и в зависимости от принадлежности к той или иной ассоциации. Фации *Betula sp.* и *Populus tremula* ассоциации широколиственных лесов *Mercurialo-Quercetum* (рис. 4, номера 1–2) занимают одно экологическое пространство и на рисунке ординации расположены близко к условно-коренным лесам, отражая большое сходство видового состава последних и производных лесов этого синтаксона. Сообщества фаций *Betula sp.* и *Populus tremula* (рис. 4, номера 4–5) неморальнотравных ельников более отличаются от коренных лесов «своей» ассоциации, что может быть связано как с сильной эдификаторной ролью ели, так и различиями в опаде в хвойных и мелколиственных сообществах ассоциации и его влиянием на растительность подчинённых ярусов.

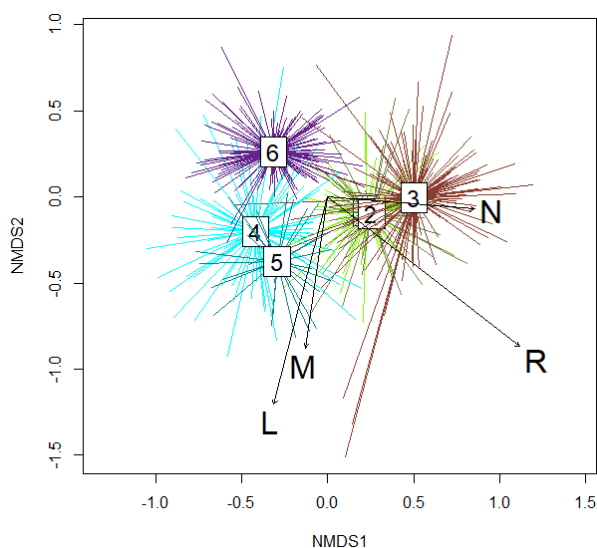


Рис. 4. NMDS-ординация сообществ производных и условно-коренных лесов Московской области.

Синтаксоны: 1–3 – асс. *Mercurialo-Quercetum* (1 – фация *Betula sp.*, 2 – фация *Populus tremula*); 4–6 – асс. *Rhodobryo-Piceetum* (4 – фация *Betula sp.*, 5 – фация *Populus tremula*). Экологические факторы: L – освещённость, M – влажность почв, R – кислотность почв, N – богатство почв минеральным азотом. Расчёты проведены для нижних по отношению к древостою ярусов.

Fig. 4. NMDS-ordination of secondary and quasi native forest communities of the Moscow Region.

Syntaxa: 1–3 – ass. *Mercurialo-Quercetum* (1 – *Betula sp.* facies, 2 – *Populus tremula* facies); 4–6 – ass. *Rhodobryo-Piceetum* (4 – *Betula sp.* facies, 5 – *Populus tremula* facies). Environmental factors: L – light, M – soil moisture, R – soil acidity, N – nitrogen richness of soils. The calculations were carried out for the lower layers in relation to the forest stand.

По оценкам с помощью экологических шкал местообитания производных сообществ обеих ассоциаций характеризуются более высокой влажностью почв и освещённостью по сравнению с условно-коренными (рис. 4); особенно этим отличаются мелколиственные фации синтаксона неморальнотравных ельников. Богатство почв минеральным азотом закономерно увеличивается от лесов ассоциации *Rhodobryo–Piceetum* к широколиственным лесам асс. *Mercurialo–Quercetum*, а наибольшая кислотность характерна для сообществ асс. *Rhodobryo–Piceetum*.

Неоднократно отмечалось, что для условно-коренных сообществ неморальнотравных ельников и широколиственных лесов характерна полидоминантность (Kurnaev, 1968; Vasilovich, Bibikova, 2004; Zaugolnova, Morozova, 2004; Morozova et al., 2017). Однако непосредственные оценки для видов, как правило, редки. И в целом критерии доминирования видов нечётки. Наиболее часто для выделения доминантов используют обилие или покрытие, но разброс их пороговых значений велик и может зависеть от типа анализируемых сообществ (Zaugolnova, Morozova, 2006). Необходимо согласиться также с тем, что виды с соответствующими значениями покрытия не должны быть представлены в выборке единично. Например, при описании синтаксономических единиц Чехии М. Chytrý и Л. Tichý (Chytrý, Tichý, 2003) считают доминантами виды с покрытием $\geq 50\%$ в более чем 3% описаний конкретного синтаксона. Нами для обоснования доминантов приняты следующие критерии: покрытие вида должно быть $\geq 35\%$ в не менее чем 5% описаний синтаксона.

Очевидной смены доминантов в травяном ярусе анализируемых производных лесов по сравнению с условно-коренными не отмечено, полидоминантность свойственна и производным сообществам анализируемых синтаксонов при достижении ими стадии «спелости». В целом в описанных синтаксонах ярко выраженных доминантов немного, среди травянистых растений лишь 8 видов удовлетворяют указанным выше критериям. Практически все они – неморальные и относятся к классу *Carpino–Fagetea sylvaticae*. Нет ни одного вида, который мог бы считаться доминирующим в сообществах всех синтаксонов, в 5 из 6 синтаксонов отмечены два таких вида: *Aegopodium podagraria* доминирует во всех типах сообществ кроме берёзовой фации асс. *Mercurialo–Quercetum*, *Galeobdolon luteum* – кроме вторичных осинового лесов асс. *Rhodobryo–Piceetum*. В широколиственной асс. *Mercurialo–Quercetum* и во вторичных, и в условно-коренных сообществах доминирует *Carex pilosa*, этот же вид среди доминантов неморальнотравных условно-коренных лесов. *Pulmonaria obscura* и *Mercurialis perennis* – доминанты в условно-коренных широколиственных лесах и в осинового фации этого синтаксона. В *Rhodobryo–Piceetum* в сообществах всех синтаксонах доминирует *Athyrium filix-femina*; условно-коренные леса этой ассоциации отличаются преобладанием *Oxalis acetosella*, а берёзовая фация – *Stellaria holostea*. Среди мхов только один вид – *Eurhynchium angustirete* – удовлетворяет принятым критериям доминирования, и его можно отнести к доминантам мохового покрова в неморальнотравных ельниках.

Структура. По ярусной структуре вторичные и условно-коренные леса различаются мало (табл. 2, 3). В древостое условно-коренных лесов обеих рассматриваемых ассоциаций выделены два подъяруса, аналогичная структура характерна и для производных лесов (табл. 3).

Покрытие ярусов каждой из ассоциаций схоже между производными и условно-коренными лесами, значимые различия проявляются лишь в ярусах древостоя и наземных мхов. Покрытие деревьев первого подъяруса древостоя выше в условно-коренных лесах обеих ассоциаций по сравнению с производными (табл. 2), а второй подъярус более обилен в берёзовых и осинового фациях широколиственных лесов; для синтаксонов неморальнотравных ельников достоверных различий покрытия древостоя в этом подъярусе нет. Наземных моховой покров слабо развит в сообществах всех синтаксонах кроме условно-коренных лесов асс. *Rhodobryo–Piceetum*, где его покрытие в среднем составляет около 39%.

Таблица 2

Среднее покрытие (%) ярусов производных и условно-коренных лесов Московской области. Полу жирным шрифтом обозначены статистически достоверно отличающиеся значения (критерий Крускал-Уоллиса, $p < 0,05$)

Table 2

Layers average cover (%) of secondary and quasi native forests of the Moscow Region.
Bold type indicates statistically significantly different values (Kruskal-Wallis test, $p < 0,05$)

Синтаксон	1	2	3	4	5	6
Число описаний	74	50	139	97	29	160
Ярус A1	55,2±2,3	60,2±2,7	69,4±1,6	52,0±1,9	54,8±3,4	64,4±1,9
Ярус A2	36,0±2,6	30,8±3,1	23,3±2,6	26,9±2,3	23,1±3,9	21,7±2,6
Ярус B	43,7±2,6	45,8±3,3	45,4±2,0	36,8±2,1	39,4±3,7	36,6±2,1
Ярус C	68,1±1,9	67,7±3,1	72,1±1,9	60,9±2,0	61,6±4,2	66,8±1,6
Ярус D	8,1±1,1	8,2±0,9	8,6±1,0	12,9±1,0	12,8±2,8	39,4±2,6

Примечание. Ярусы и подъярусы: A1 – первый подъярус древостоя, A2 – второй подъярус древостоя, B – кустарниковый, C – травяно-кустарничковый, D – ярус наземных мхов. Синтаксоны: 1–3 – асс. *Mercurialo-Quercetum* (1 – фация *Betula sp.*, 2 – фация *Populus tremula*); 4–6 – асс. *Rhodobryo-Piceetum* (4 – фация *Betula sp.*, 5 – фация *Populus tremula*).

Таблица 3

Структура древостоя производных и условно-коренных лесов Московской области

Table 3

Tree layer structure of secondary and quasi native forests of the Moscow Region

Синтаксон	Ярус	1	2	3	4	5	6
Число описаний		74	50	139	97	29	160
<i>Acer platanoides</i>	A1	8/11,7	4/5,0	25/20,4	–	7/2,0	3/1,3
<i>Alnus glutinosa</i>	A1	3/4,5	2/1,0	–	–	3/8,0	1/3,0
<i>Alnus incana</i>	A1	3/7,0	6/9,0	2/3,3	4/10,3	10/2,0	1/1,0
<i>Betula sp.</i>	A1	100/36,9	68/10,5	49/9,2	100/39,8	90/13,9	74/10,0
<i>Fraxinus excelsior</i>	A1	1/7,0	4/11,5	7/8,8	–	–	–
<i>Larix sibirica</i>	A1	–	–	1/15,0	–	–	–
<i>Picea abies</i>	A1	36/5,1	26/9,5	22/13,5	41/6,6	45/9,1	100/46,1
<i>Pinus sylvestris</i>	A1	7/3,0	4/2,0	6/6,9	25/5,2	7/1,0	25/7,5
<i>Populus tremula</i>	A1	65/12,0	100/42,8	38/10,2	56/7,6	100/36,2	43/6,6
<i>Quercus robur</i>	A1	53/8,5	36/9,1	78/26,7	19/4,3	31/8,2	21/6,0
<i>Salix caprea</i>	A1	1/2,0	–	–	5/15,6	–	–
<i>Sorbus aucuparia</i>	A1	–	–	–	1/8,0	3/2,0	–
<i>Tilia cordata</i>	A1	22/13,6	16/11,4	71/43,5	5/5,2	–	7/2,4
<i>Ulmus glabra</i>	A1	3/8,0	2/8,0	13/10,8	–	–	–
<i>Ulmus laevis</i>	A1	1/10,0	2/2,0	7/13,3	–	–	–
<i>Acer platanoides</i>	A2	30/11,0	24/9,1	15/13,3	6/2,5	–	8/3,3
<i>Alnus glutinosa</i>	A2	–	2/5,0	–	–	–	1/1,0
<i>Alnus incana</i>	A2	5/10,8	6/1,5	1/12,5	5/4,8	14/3,0	3/2,3
<i>Betula sp.</i>	A2	24/10,5	18/6,9	6/4,7	36/8,1	41/12,8	26/4,8
<i>Fraxinus excelsior</i>	A2	1/1,0	4/6,0	1/5,0	1/3,0	–	–
<i>Malus sylvestris</i>	A2	1/1,0	–	–	3/1,3	–	–
<i>Padus avium</i>	A2	3/8,5	–	2/3,7	5/1,0	7/21,5	–
<i>Picea abies</i>	A2	47/15,3	46/15,1	11/13,4	55/22,2	55/15,6	68/19,1
<i>Pinus sylvestris</i>	A2	–	–	–	2/16,5	3/+	1/7,5
<i>Populus tremula</i>	A2	9/9,6	8/8,5	2/8,7	8/7,6	7/7,5	11/6,6
<i>Quercus robur</i>	A2	23/9,0	16/7,3	6/9,8	16/4,4	17/3,6	15/4,0
<i>Salix caprea</i>	A2	4/3,0	4/4,0	1/1,5	10/3,0	3/3,0	1/5,5
<i>Sorbus aucuparia</i>	A2	8/4,2	2/+	10/4,1	13/4,5	7/2,0	3/2,0
<i>Tilia cordata</i>	A2	35/20,7	46/12,3	17/12,0	15/5,9	17/5,2	9/12,3
<i>Ulmus glabra</i>	A2	3/16,0	10/6,0	4/10,8	–	3/+	1/3,0
<i>Ulmus laevis</i>	A2	–	–	1/9,0	–	–	1/4,0

Примечание. Подъярусы древостоя: A1 – первый, A2 – второй. Синтаксоны: 1–3 – асс. *Mercurialo-Quercetum* (1 – фация *Betula sp.*, 2 – фация *Populus tremula*); 4–6 – асс. *Rhodobryo-Piceetum* (4 – фация *Betula sp.*, 5 – фация *Populus tremula*). Первая цифра в столбце (до косой черты) – константность (%), вторая – среднее покрытие (для тех описаний, где вид встречен), + – покрытие менее 1%. Виды с единичной константностью и покрытием (номер синтаксона – вид – ярус): 2 – *Acer campestre* – A2; 6 – *Larix sibirica* – A2; 1 – *Padus avium* – A1.

По соотношению возобновления древесных видов можно судить о динамическом развитии сообществ или, по крайней мере, о направлении последующих смен. В подросте берёзовых лесов асс. *Mercurialo–Quercetum* преобладают широколиственные виды деревьев, в первую очередь липа (29%) (рис. 5), несколько меньше доля клёна остролистного (24%) и ели (24%). В осиновых лесах той же ассоциации доля ели больше (39%), а липы и клёна меньше (16% и 20% соответственно). Скорее всего, в дальнейшем можно предположить смену таких производных сообществ широколиственными или широколиственными с елью лесами. В условно-коренных лесах асс. *Mercurialo–Quercetum* по сравнению с производными участие ели небольшое (12%), липа составляет примерно столько же, сколько и в производных сообществах (26%), а доля клёна заметно выше и составляет 33%. Считается, что клён в последние десятилетия увеличивает свое участие в лесах центра Русской равнины в результате смягчения зимних температур (Maslov, 2012). Дуб во всех сообществах ассоциации широколиственных лесов имеет гораздо более низкое проективное покрытие (6–11%) по сравнению с липой и клёном. Развитие подроста дуба во многом зависит от светового режима (Rysin, Rysina, 1990). В условиях плохой освещённости, а также в результате действия других факторов молодой подрост дуба замедляет свое развитие: верхушечная почка отмирает, дальнейшее развитие возможно (и происходит) за счёт боковых побегов следующего порядка – формируется кустовидная «торчковидная» форма, рост которой замедлен и которая может сохраняться в таком виде длительное время. Подтверждением этому может служить тот факт, что доля подроста дуба выше в сообществах производных лесов асс. *Rhodobryo–Piceetum*, которые имеют наибольшие значения освещённости, измеренные с помощью экологических шкал (рис. 4).

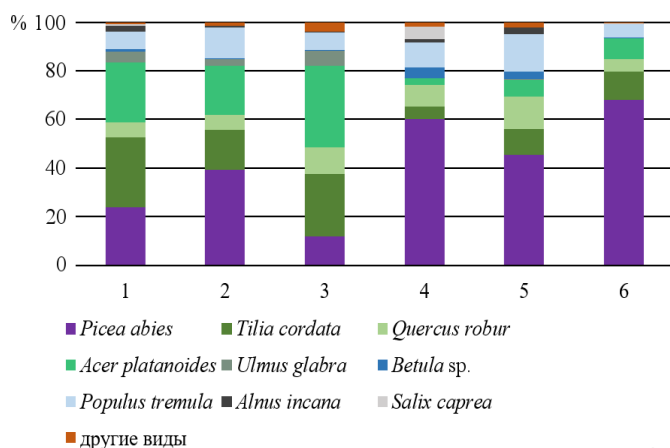


Рис. 5. Состав подроста основных видов деревьев (ярусы В и С) производных и условно-коренных лесных сообществ Московской области. Синтаксоны: 1–3 – асс. *Mercurialo–Quercetum* (1 – фация *Betula sp.*, 2 – фация *Populus tremula*); 4–6 – асс. *Rhodobryo–Piceetum* (4 – фация *Betula sp.*, 5 – фация *Populus tremula*). Доля видов рассчитана с учётом покрытия.

Fig. 5. The composition of the tree undergrowth (layers B and C) of secondary and quasi native forest communities in the Moscow Region.

Syntaxa: 1–3 – ass. *Mercurialo–Quercetum* (1 – *Betula sp.* facies,

2 – *Populus tremula* facies); 4–6 – ass. *Rhodobryo–Piceetum* (4 – *Betula sp.* facies, 5 – *Populus tremula* facies). The proportion of species was calculated taking into account species cover.

В производных лесах асс. *Rhodobryo–Piceetum* ель возобновляется активнее других видов: 60% и 46% всего подроста в берёзовой и осиновой фациях соответственно. В условно-коренных лесах неморальнотравных ельников доля ели еще больше – 68%. Во всех лесах асс. *Rhodobryo–Piceetum* (как в производных, так и в условно-коренных) широколиственные виды деревьев составляют гораздо меньшую часть подроста (липа – 5–11%, клён – 3–8%), чем в лесах асс. *Mercurialo–Quercetum*. Такие небольшие доли этих видов связаны с угнетающим влиянием елового древостоя на подрост клёна и липы вследствие сильного затенения и корневой конкуренции за влагу и элементы питания (Vakhromeeva, 1974; Rysin, 1983), особенно этот процесс отчётливо выявлен в березняках (Rysin, 1983). Вероятно, что производные леса асс. *Rhodobryo–Piceetum* сменятся в дальнейшем на еловые с примесью широколиственных видов деревьев.

Разнообразие. В ряде работ отмечено, что в ходе сукцессий лесных сообществ после смыкания древесного полога видовое богатство приближается к богатству коренных лесов (Mirkin et al., 2015; Shirokikh et al., 2018). Для лесных сообществ Московской области видовое богатство производных и условно-коренных лесов оценено как среднее число видов в описании (Миркин и др., 1989); оценка достоверности различий синтаксонов по видовому богатству проведена с помощью критерия Крускала-Уоллиса. Видовое богатство сосудистых растений асс. *Rhodobryo–Piceetum* (включая условно-коренные и производные сообщества) выше, чем асс. *Mercurialo–Quercetum*, и составляет 35 и 29 видов соответственно ($p < 0,05$). Внутри ассоциаций распределение этой величины в синтаксонах производных и условно-коренных сообществ неодинаково и варьирует для разных синтаксонов, а общие различия в целом незначительны (табл. 4). В асс. *Rhodobryo–Piceetum* видовое богатство в условно-коренных лесах выше, чем в сообществах осиновой фации, а в асс. *Mercurialo–Quercetum* оно наименьшее по отношению к производным леса. Включение наземных мхов еще больше усиливает эту разницу: если в асс. *Rhodobryo–Piceetum* видовое богатство в условно-коренных лесах выше, чем в производных типах, то синтаксоны асс. *Mercurialo–Quercetum* по видовому богатству не различаются.

Таблица 4

Видовое богатство синтаксонов производных и условно-коренных лесов Московской области. Полуужирным шрифтом выделены достоверно различающиеся значения (по критерию Крускала-Уоллиса, $p < 0,05$)

Table 4

Species richness of syntaxa of secondary and quasi native forests of the Moscow Region. Significantly different values are marked in bold type (according to the Kruskal-Wallis test, $p < 0,05$)

Синтаксон		Число видов в ценофлоре	Видовое богатство (сосудистые растения)	Видовое богатство (сосудистые и мохообразные)
Асс. <i>Mercurialo–Quercetum</i>	фация <i>Betula sp.</i>	206	29,62 ±6,68	32,69±7,97
	фация <i>Populus tremula</i>	197	29,26±7,68	32,54±8,59
	условно-коренные сообщества	268	27,8 ±6,51	30,2±7,08
Асс. <i>Rhodobryo–Piceetum</i>	фация <i>Betula sp.</i>	290	35,71±9,01	39,43 ±9,20
	фация <i>Populus tremula</i>	197	32,69 ±7,59	36,69 ±8,60
	условно-коренные сообщества	277	37,12 ±10,00	44,18 ±11,78

Помимо видового богатства важным компонентом структуры сообществ является их характеристика с точки зрения групп видов, выполняющих сходные функции, так называемое функциональное разнообразие (Vasilevich, 2016). Оценку этого аспекта разнообразия при описании производных и условно-коренных лесов Московской области мы провели по жизненным формам как одной из наиболее часто используемых категорий.

Число жизненных форм выше в совокупной выборке сообществ ассоциации неморально-нотравных ельников по сравнению с широколиственными лесами, хотя и не значительно: 43 класса жизненных форм и 40 соответственно. В ряду от производных лесов к условно-коренным разнообразие жизненных форм повышается для синтаксона широколиственных лесов (по 31 в берёзовой и осиновой фациях, 36 в широколиственных лесах), а в асс. *Rhodobryo–Piceetum* почти не меняется (41 в берёзовой фации, 38 в осиновой и 42 в неморально-нотравных ельниках). Известно, что разнообразие жизненных форм в сообществах зависит от совокупности внешних факторов, то есть гетерогенности среды (Yurtsev, 1976; Rabotnov, 1992; Bulokhov, Semenishchenkov, 2009; Gattsuk, 2010; Zhmylev et al., 2017; Maslov et al., 2019), и на первый взгляд отмеченные соотношения противоречат данному утверждению, поскольку производные леса априори считаются более гетерогенными в результате нарушения их местообитаний. Однако выявленное разнообразие жизненных форм вполне укладываются в ряд теоретических обоснований. Во-первых, повышенное разнообразие неморально-нотравных ельников согласуется с концепцией экотонного эффекта, так как эти

леса представляют собой зональный тип сообществ широколиственно-хвойной зоны – экотона между бореальными и широколиственными лесами. Во-вторых, неоднородность экологических условий сообществ может быть связана с особенностями развития древесного полога условно-коренных синтаксонов. И неморальнотравным ельникам, и полидоминантным широколиственно-еловым лесам свойственна вывальная мозаика, в них хорошо представлен валёж, и, благодаря этим двум факторам, создаются условия для поселения видов разной экологии (Evstigneev, Korotkov, 2013). Вероятно, также именно неоднородность древесного полога, а иногда и полидоминантность, обуславливают повышение разнообразия жизненных форм в условно-коренных лесах по сравнению с производными. В-третьих, не исключён также эффект выборки, хотя этот факт можно отнести только к асс. *Rhodobryo-Piceetum*: условно-коренные леса неморальнотравных ельников представлены большим числом описаний, чем их производные. Разница между выборками вторичных и условно-коренных сообществ для синтаксона широколиственных лесов не столь существенна.

Таблица 5

Спектры жизненных форм синтаксонов широколиственных лесов и неморальнотравных ельников Московской области

Table 5

Life forms spectra of syntaxa of broad-leaved forests and nemoral-herb spruce forests of the Moscow Region

Синтаксон	1	2	3	4	5	6
Число описаний	74	50	139	97	29	160
Число видов растений (с наземными мхами)	207	197	268	290	197	277
Число видов сосудистых растений	166	157	213	238	159	219
Число жизненных форм	31	31	36	41	38	42
Группы жизненных форм						
Группа не определена	2/1,20	–	–	3/1,26	1/0,63	8/3,65
Малолетники*	6/3,61	10/6,37	14/6,57	21/8,82	12/7,55	22/10,05
Полудревесные	–	–	1/0,47	1/0,42	1/0,63	1/0,46
Деревья	16/9,64	18/11,47	19/8,92	16/6,72	14/8,81	19/8,68
Кустарники	16/9,64	16/10,19	24/11,27	18/7,56	17/10,69	20/9,13
Кустарнички	3/1,81	3/1,91	3/1,41	4/1,68	1/0,63	6/2,74
Травянистые многолетники:						
луковичные+клубневые	6/3,61	3/1,91	7/3,29	3/1,26	1/0,63	1/0,46
корнеотпрысковые	4/2,41	4/2,55	4/1,88	7/2,94	3/1,89	5/2,28
стержнекорневые	14/8,43	15/9,55	22/10,33	24/10,08	15/9,43	24/10,96
столонообразующие	5/3,01	5/3,18	6/2,82	7/2,94	5/3,14	7/3,20
длиннокорневищные	43/25,90	39/24,84	49/23,00	60/25,21	38/23,90	50/22,83
короткокорневищные	42/25,30	34/21,66	59/27,70	53/22,27	34/21,38	46/21,00
дерновинные	18/10,84	19/12,10	22/10,33	34/14,29	23/14,47	26/11,87
вегетативные однолетники	5/3,01	4/2,55	6/2,82	10/4,20	9/5,66	8/3,65

Примечание. Для жизненных форм приведено число видов и после косой черты доля (%) от общего числа видов сосудистых растений конкретного синтаксона. Синтаксоны: 1–3 – асс. *Mercurialo-Quercetum* (1 – фация *Betula sp.*, 2 – фация *Populus tremula*); 4–6 – асс. *Rhodobryo-Piceetum* (4 – фация *Betula sp.*, 5 – фация *Populus tremula*).

* – к группе малолетних видов отнесены однолетники и двулетники.

По соотношению групп жизненных форм в синтаксонах (табл. 5) можно отметить следующие тенденции.

1) Судя по доминирующим в спектрах группам жизненных форм все рассмотренные сообщества сходны (табл. 5). Первые два места занимают характерные для лесов умеренного климата длинокорневищные и короткокорневищные травянистые многолетники (Bulokhov, Solomeshch, 2003). Преобладают длинокорневищные кроме условно-коренных лесов асс. *Mercurialo-Quercetum*, где соотношение указанных выше двух групп обратное. Последнее скорее всего связано с значительным числом описаний дубняков в выборке широколиственных лесов, в спектрах которых короткокорневищные на первом месте.

2) Доля малолетних видов в целом выше в условно-коренных сообществах по сравнению с производными. На первый взгляд, это явно противоречит устоявшемуся мнению, что вторичные леса более гетерогенны в силу явной нарушенности среды обитания. Однако именно в условно-коренных сообществах в большей степени проявляется естественная нарушенность как одна из черт их структурной организации.

3) Дерновинных видов (включая рыхлодерновинные) в целом больше в ценофлорах асс. *Rhodobryo–Piceetum*, а внутри этого синтаксона – в производных лесах.

4) В биоморфологических спектрах проявляются черты характерные для широколиственных и еловых лесов. Доля видов с луковичными и клубневыми биоморфами закономерно выше в широколиственных лесах, а доля кустарничков, среди которых бореальные виды, – в неморальнотравных ельниках (табл. 5).

Обсуждение

Состав и структура производных берёзовых и осиновых лесов. Между вторичными и условно-коренными сообществами лесов Московской области отмечено значительное сходство по различным параметрам состава и структуры: по набору видов, доминантам, видовому богатству, ярусной структуре сообществ, соотношению жизненных форм, а также по экологии на основе балльной оценки видов соответствию экологическим шкалам. Большая близость по этим показателям указывает на однотипность местообитаний и экологических режимов условно-коренных и производных сообществ, а также в целом на удовлетворительное состояние производных лесов Московской области и возможность замены их условно-коренными «своего» типа. Наибольшее соответствие выявлено между производными и условно-коренными лесами синтаксона широколиственных лесов *Mercurialo–Quercetum*.

Причин последнему может быть несколько. Одна из них – это разные скорости восстановления. Мы не располагаем материалами по точному времени восстановления для разных условно-коренных сообществ нашего региона, но по литературным данным в широколиственных лесах восстановление состава и структуры происходит быстрее, чем в хвойно-широколиственных или смешанных гемибореальных лесах. В широколиственных лесах южноуральского региона отмечено, что видовой состав может восстанавливаться за 30–40 лет (Shirokikh et al., 2018), а восстановление сообществ хвойно-широколиственного типа происходит за более длительный срок – 60–80 лет (Shirokikh et al., 2012). При исследовании осиновых лесов Московской области К. В. Киселёва (Kiseleva, 1965) указывает, что в 40-летнем осиннике состав травяно-кустарничкового яруса уже полностью соответствует составу аналогичного яруса в дубраве, и в целом характер травяного покрова в этих сообществах почти не меняется в пределах всего наблюдаемого ряда, начиная с самых ранних сукцессионных стадий, то есть в течение 5–60 лет. На высокий потенциал восстановления широколиственных лесов обратили внимание В. Б. Мартыненко и соавторы (Martynenko et al., 2016). По материалам из южноуральского региона при восстановлении широколиственного леса после рубок напочвенный покров соответствует условно-коренным лесам уже в возрасте 8–16 лет на стадии разрастания лещины, и скорость восстановления такова, что к 10–12 годам невозможно различить изначально сильный или слабый характер нарушения сообществ.

Другая причина заключается в более однотипном по отношению к экологическим факторам наборе видов, свойственном широколиственным лесам. В основном это мезофиты, а по отношению к освещённости – сциофиты. Световой режим – один из основных факторов, определяющих существование и развитие растений под верхним пологом древостоя (Evstigneev, Korotkova, 2019). Помимо освещённости, сквозистость крон влияет также на количество осадков и температурный режим (Lebedeva et al., 2008). В результате состав нижних ярусов во многом обусловлен этими показателями. В широколиственных сообществах помимо затенения подпологового пространства древесными видами, низкая освещённость связана с хорошо развитым подлеском из лещины. Среднее покрытие *Corylus avellana* в этих синтаксонах составляет 30,3–32,2%, и оно выше, чем в синтаксонах асс. *Rhodobryo–*

Piceetum, где равно 14,0% в берёзовой фации неморальнотравных ельников, 25,0% – в осино-вой, 22,2% – в условно-коренных лесах этой ассоциации. В условно-коренных лесах асс. *Rhodobryo–Piceetum* значительное затенение создает также хорошо развитый полог из ели. Изменения константности и обилия растений, отличающихся по требованиям к освещённости, заметны на диаграмме ординации (рис. 4). В результате мы наблюдаем большие отличия в составе условно-коренных и производных лесов неморальнотравных ельников по сравнению с аналогичным сопоставлением для сообществ широколиственных лесов.

Разница в видовом составе между берёзовыми и осиновыми лесами, относящимися к одной ассоциации, варьирует в зависимости от конкретного синтаксона (рис. 4). Для ценофлор фаций *Betula sp.* и *Populus tremula* широколиственных лесов она очень небольшая и заключается в доминировании соответствующей породы в древостое, а также большей константности осоки волосистой в березняках (табл. 1). Коэффициент сходства Жаккара между ценофлорами этих двух фаций равен 0,67, и он выше, чем между ними и условно-коренными лесами этой же ассоциации (0,61 в обоих случаях). Если учитывать виды с константностью III и выше, то сходство этих двух фаций очень велико: $J = 0,90$. Соответственно основные различия заключаются как в варьировании особенностей местообитаний отдельных сообществ, составляющих выборку (то есть в размере выборки), так и в значительном наборе видов нарушенных местообитаний, частота встреч которых в сообществах, как правило, не высока. Вторичные березняки и осинники, производные от неморальнотравных ельников, более различаются между собой ($J = 0,56$), а при сравнении с ценофлорой еловых лесов сходство березняков выше ($J = 0,60$), чем осинников ($J = 0,54$). В осях ординации осиновая фация асс. *Rhodobryo–Piceetum* «сдвинута» в область с более высоким почвенной влажностью. Однако полученные результаты трудно объяснить экологическими особенностями обоих видов, и мнения об экологическом предпочтении берёзы и осины несколько противоречивы. Большое сходство между берёзовыми и осиновыми лесами ассоциации широколиственных лесов *Mercurialo–Quercetum* выявлено для Южного Нечерноземья России (Bulokhov, Solomeshch, 2003). На единообразие видового состава производных осиновых и берёзовых лесов со схожим набором доминантов в нижних ярусах указывал также В. И. Василевич (Vasilevich, 2000), что косвенно может служить подтверждением сходства занимаемых этими лесами местообитаний. При описании осинников Ленинградской области М. А. Макарова (Makarova, 2020) отмечает, что, хотя осина может произрастать в широком диапазоне почвенных условий, различающихся по увлажнённости и богатству, она предпочитает богатые влажные почвы, а именно – почвы с высоким содержанием органического вещества и проточным увлажнением. Судя по полученным в нашем исследовании результатам, сходство и различия сообществ берёзовых и осиновых фаций зависят от условий местообитания: в более «благоприятных» условиях (в данном случае в местообитаниях широколиственных лесов) различия стираются, а в менее «благоприятных» они выражены сильнее.

Синтаксономия производных мелколиственных лесов. На синтаксономическое положение производных лесных сообществ из берёзы и осины в иерархии флористической классификации существуют разные точки зрения.

Одна из точек зрения заключается в обосновании отдельных ассоциаций березняков или осинников. Осинники в качестве единицы этого ранга описаны среди лесов Валдайской возвышенности и отнесены к асс. *Rubo saxatilis–Populetum tremulae* Korotkov 1986¹ (Korotkov, Morozova, 1986; Korotkov, 1991). По видовому составу их отличия от ассоциации неморально-травных ельников, господствующей в этом регионе, существенны, но в основном связаны с отсутствием или меньшей константностью в осинниках диагностических видов еловых лесов. Хотя не только флористические различия могут быть значимы при выделения данных сообществ как отдельной ассоциации, но также длительность и «устойчивость» существования осинников. По мнению К. В. Киселёвой (Kiseleva, 1965), в ряде случаев осинники могут

¹ Данный синтаксон выделен невалидно в результате неэффективной публикации (Art. 1).

представлять собой субклимаксные сообщества в отсутствии диаспор и соответственно возобновления широколиственных видов деревьев. В этом случае выделение синтаксона берёзовых или осиновых лесов в качестве самостоятельной ассоциации вполне обосновано.

Согласно второй точке зрения, производные леса иногда описывают в ранге «сообществ», которые могут быть отнесены к синтаксону более высокой иерархической категории в зависимости от взглядов авторов на генезис растительности и преобладания соответствующего синтаксона в регионе (Exner, Willner, 2004; Semenishchenkov, Kuzmenko, 2011; Semenishchenkov et al., in press). Предпочтение такого взгляда основано в первую очередь на анализе видового состава сообществ. Отмечено, что для производных сообществ может быть характерна сильная антропогенная нарушенность, в результате чего они обеднены как видами основного синтаксона, так и видами синтаксонов более высокого ранга. Несомненно, такой подход привлекателен, однако в этом случае для сукцессионных стадий, которыми представлены производные леса, теряется связь с основной ассоциацией. Это может оказаться неприемлемым как при решении некоторых задач, например, при картографировании с использованием синтаксонов флористической классификации, так и при описании разнообразия лесов в полосе контакта разных растительных зон. Пример последнего случая как раз представляет собой Московская область, расположенная в двух лесных зонах, и на территории которой произрастают сообщества двух ассоциаций одного класса широколиственных лесов *Carpino-Fagetum sylvaticae*.

По третьей и наиболее распространенной точке зрения такие леса, представляя собой восстановительные сукцессионные стадии коренных или условно-коренных сообществ, относятся к тому же синтаксону, на месте которого они образовались (Korotkov, 1991; Shirikikh et al., 2012; Martynenko et al., 2016; Semenishchenkov, 2016), а ранг соответствующей единицы варьирует – это могут быть фации, варианты, субассоциации.

Выбор ранга синтаксона, соподчиненного ассоциации, для производных лесных сообществ также не прост. В качестве субассоциаций условно-коренных лесов вторичные березняки и осинники описаны для Южного Урала (Shirikikh et al., 2012). Южноуральские мелколиственные леса флористически очень близки к коренным сообществам, тем не менее, они отличаются и доминированием берёзы или осины в древостое, и целой комбинацией диагностических видов нижних ярусов. В последнюю входят не только виды нарушенных местообитаний, что в целом свойственно производным лесам, но и высокотравные виды гемибореальных лесов. Скорее всего, относительно существенные флористические различия между вторичными и коренными лесами данного региона могут быть связаны с экотонным эффектом, обусловленным географическим положением территории, а также с большим варьированием локальных условий местообитаний и соответственно видового состава сообществ. Авторы также отмечают, что видовой состав во вторичных лесах восстанавливается и практически идентичен таковому в условно-коренных сообществах через 60–80 лет. Хотя обособление производных лесов в качестве субассоциации связано не только с их дифференциацией, но и с длительностью их существования.

В ранге варианта вторичные леса могут быть рассмотрены для разных по времени восстановления динамических стадий (Martynenko et al., 2016; Likhanova et al., 2021). Однако по мнению Ю. А. Семенишченкова (Semenishchenkov, 2016 : 24), «отнесение к отдельным вариантам динамических смен растительности не вполне оправдано, так как в этом случае устанавливаемые варианты представляют динамически разнородные единицы ...». Для обозначения динамического статуса сообществ, образовавшихся на месте коренных лесов, он предлагает использовать фации, установленные по доминирующему виду в древостое: *Betula pendula*, *Populus tremula*, *Alnus incana* (Semenishchenkov, 2016). Описанные единицы характеризуются не только преобладанием перечисленных выше видов деревьев, но и смесью некоторых доминантов в нижних ярусах.

В целом необходимо отметить, что выбор синтаксономической единицы для сообществ разных сукцессионных стадий не всегда однозначен, и при описании сукцессионного ряда

в одном регионе могут быть использованы синтаксоны разного ранга (Martynenko et al., 2016). В нашем исследовании для характеристики вторичных лесов мы используем фации, основываясь на большом сходстве установленных единиц с ассоциациями условно-коренных лесов по видовому составу, структуре и разнообразию при смене доминантов древесного яруса, а также фитосоциологическим спектрам и общим тренде в развитии этих сообществ.

Фитосоциологические спектры анализируемых синтаксонов также указывают на их близость. Принадлежность ассоциаций условно-коренных лесов и их производных к классу широколиственных лесов *Carpino-Fagetea* несомненна: в спектрах всех групп сообществ преобладают виды этого класса (рис. 6). Однако по доли видов *Carpino-Fagetea* обе ассоциации – широколиственных лесов и неморальнотравных ельников – хорошо различаются. Если в асс. *Mercurialo-Quercetum* их доля составляет 81–83%, то в *Rhodobryo-Piceetum* – 49–56%. В целом по соотношению фитосоциологических групп (ФЦГ) в спектре вторичные мелколиственные леса схожи с условно-коренными «своей» ассоциации; особенно близки спектры синтаксонов асс. *Mercurialo-Quercetum*.

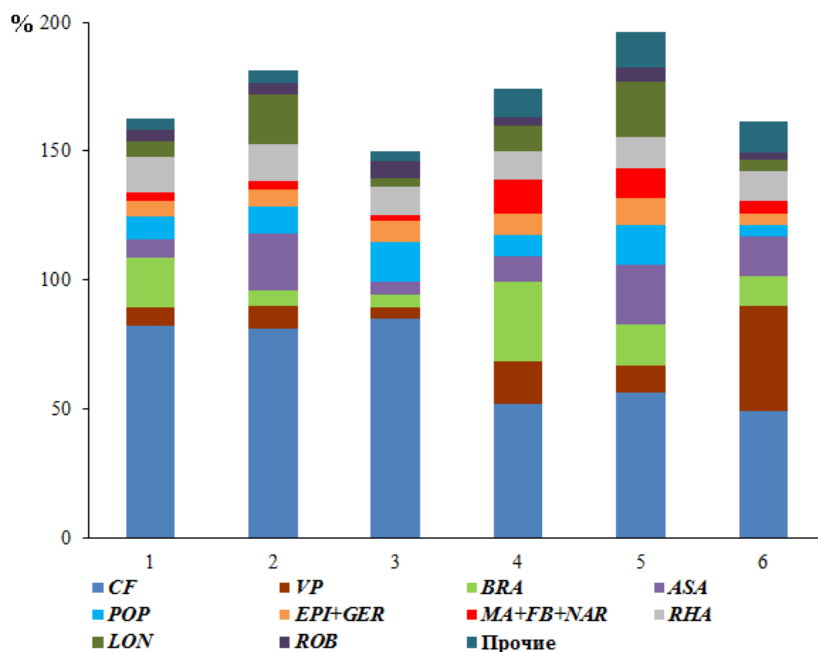


Рис. 6. Фитосоциологические спектры производных и условно-коренных синтаксонов Московской области. Синтаксоны: 1–3 – асс. *Mercurialo-Quercetum* (1 – фация *Betula sp.*, 2 – фация *Populus tremula*); 4–6 – асс. *Rhodobryo-Piceetum* (4 – фация *Betula sp.*, 5 – фация *Populus tremula*). Приведены только классы с наибольшим «весом». Классы растительности лесные: CF – *Carpino-Fagetea sylvaticae*, VP – *Vaccinio-Piceetea*, BRA – *Brachypodio-Betuletea*, ASA – *Asaro-Abietetea*, POP – *Alno-Populetea*; кустарниковые: RHA – *Crataego-Prunetea*, LON – *Lonicero-Rubetea*, ROB – *Robinietea*; опушечные: EPI – *Epilobietea angustifolii*, GER – *Trifolio-Geranietea*; луговые и лугово-степные: MA – *Molinio-Arrhenatheretea*, FB – *Festuco-Brometea*, NAR – *Nardetea strictae*. Виды, имеющие диагностическую значимость в разных классах, учтены в каждом из соответствующих классов, все расчёты проведены с учётом относительного покрытия видов. Наименования классов даны по Mucina et al., 2016.

Fig. 6. Phytosociological spectra of secondary and quasi native syntaxa of the Moscow Region. Syntaxa: 1–3 – ass. *Mercurialo-Quercetum* (1 – *Betula sp.* facies, 2 – *Populus tremula* facies); 4–6 – ass. *Rhodobryo-Piceetum* (4 – *Betula sp.* facies, 5 – *Populus tremula* facies). Only the classes with the highest «weight» are given. Forest vegetation classes: CF – *Carpino-Fagetea sylvaticae*, VP – *Vaccinio-Piceetea*, BRA – *Brachypodio-Betuletea*, ASA – *Asaro-Abietetea*, POP – *Alno-Populetea*; shrubs: RHA – *Crataego-Prunetea*, LON – *Lonicero-Rubetea*, ROB – *Robinietea*; forest margins: EPI – *Epilobietea angustifolii*, GER – *Trifolio-Geranietea*; meadow and meadow-steppe: MA – *Molinio-Arrhenatheretea*, FB – *Festuco-Brometea*, NAR – *Nardetea strictae*. Species with diagnostic significance in different classes are taken into account in each of the respective classes, all calculations are carried out taking into account the relative coverage of species. Class names are given according to Mucina et al., 2016.

Считается, что производные леса обогащены видами «дополнительных» для лесных сообществ классами, в первую очередь луговыми и опушечными, что указывает на экологическую гетерогенность их ценофлор (Shirokikh et al., 2012; Semenishchenkov, 2020). Однако данный тезис скорее всего можно отнести к молодым сообществам начальной или промежуточной стадии восстановительной сукцессии, в которых экологические условия, в частности световой режим, сильно отличаются от условий более поздних стадий. Изученный массив производных лесов Московской области представляет собой «спелые» или близкие к этому состоянию сообщества, средний возраст по предварительным оценкам составляет 50–60 лет. В сообществах асс. *Mercurialo–Quercetum* луговые виды представлены слабо, как в условно-коренном типе, так и в производных (рис. 6). Невелика доля таких видов и в неморальнотравных ельниках. Отмеченный факт можно объяснить особенностями светового режима, а именно – сильным затенением нижних ярусов не только видами древесного яруса, но и благодаря густому подлеску из лещины. В неморальнотравных ельниках покрытие лещины ниже, но на условия освещённости влияет также еловый полог и затенение за счёт елового подроста, покрытие которого в среднем составляет около 10%. Берёзовая и осиновая фации асс. *Rhodobryo–Piceetum* имеют наибольшую долю луговых видов, в них также выше доля опушечных видов (рис. 6). Для синтаксонов широколиственных лесов небольшая доля луговых видов в условно-коренных сообществах и их производных, а также общее сходство их фитоценологических спектров отмечены и другими исследователями, например, при изучении сукцессионных процессов в лесах Южного Урала (Shirokikh et al., 2012).

Заключение

Московская область расположена в двух лесных природных зонах, зональные сообщества представлены неморальнотравными ельниками асс. *Rhodobryo–Piceetum* (зона широколиственно-хвойных лесов) и широколиственными лесами асс. *Mercurialo–Quercetum* (зона широколиственных лесов), пространственное распределение которых зависит от ландшафтной структуры региона. Лесной покров области сильно трансформирован в результате длительного антропогенного воздействия, что сказывается как на лесистости территории, так и на распределении преобладающих типов сообществ, их составе и структуре. На месте условно-коренных лесов после рубок и при различных нарушениях древостоя в основном формируются леса из берёзы и осины; в настоящее время они составляют более трети всех лесов региона.

Производные берёзовые и осиновые леса Московской области большей частью представлены спелыми березняками и осинниками, флористический состав которых соответствует условно-коренным лесам. Между производными и условно-коренными лесами региона отмечено значительное сходство по различным параметрам состава и структуры: по набору видов, доминантам, видовому богатству, ярусной структуре сообществ, соотношению жизненных форм, фитоценологических групп видов, а также по экологии на основе балльной оценки видов соответствию экологическим шкалам. Это послужило основанием для размещения их в иерархии синтаксономических единиц в качестве фаций ассоциаций неморальнотравных ельников и широколиственных лесов.

Наибольшее соответствие выявлено между производными и условно-коренными лесами синтаксона широколиственных лесов *Mercurialo–Quercetum*. Этот факт может быть связан с большим восстановительным потенциалом данного типа лесных сообществ в результате быстрых темпов сукцессии, однотипном видовом составе, обусловленном большим сходством экологических режимов и, в первую очередь, подпологовой освещённостью на разных стадиях сукцессионных смен.

В производных сообществах отмечено возобновление основных видов деревьев условно-коренных лесов, хотя их «выход» в первый ярус может быть затруднён и связан с различной требовательностью древесных видов на разных стадиях их онтогенеза к условиям освещения (Evstigneev, 2018). Например, смена берёзовых лесов елово-широколиственными часто происходит не за одно поколение из-за относительно высокой сомкнутости берёзового полога и, в результате, плохой жизненности елового подроста (Abaturov et al., 1982).

Работа выполнена в рамках Госзадания ИГ РАН FMGE-2019-0007 (AAAA-A19-119021990093-8) «Оценка физико-географических, гидрологических и биотических изменений окружающей среды и их последствий для создания основ устойчивого природопользования».

Список литературы

- [Abaturon] *Абатуров А. В.* 2000. Из истории лесов Подмоскovie // Динамика хвойных лесов Подмоскovie. М.: Наука. С. 22–32.
- [Abaturon et al.] *Абатуров Ю. Д., Зворыкина К. В., Ильющенко А. Ф.* 1982. Типы берёзовых лесов центральной части южной тайги. М.: Наука. 156 с.
- [Annenskaia et al.] *Анненская Г. Н., Жучкова В. К., Калинина В. Р., Мамай И. И., Низовцев В. А., Хрусталёва М. А., Цесельчук Ю. Н.* 1997. Ландшафты Московской области и их современное состояние. Смоленск: СГУ. 296 с.
- [Bobrovskii] *Бобровский М. В.* 2010. Лесные почвы Европейской России: биотические и антропогенные факторы формирования. М.: Тов. науч. изд. КМК. 359 с.
- Braun-Blanquet J.* 1964. Pflanzensoziologie. 3. Aufl. Wien; N.-Y. 865 S.
- [Bulokhov, Semenishchenkov] *Булохов А. Д., Семенущенков Ю. А.* 2009. Практикум по классификации и ординации растительности: Уч. пособие. Брянск: РИО БГУ. 120 с.
- [Bulokhov, Solomeshch] *Булохов А. Д., Соломещ А. И.* 2003. Эколого-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья России. Брянск: Изд. БГУ. 359 с.
- [Cherapanov] *Черепанов С. К.* 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья '95. 992 с.
- [Chernenkova et al.] *Черненкова Т. В., Суслова Е. Г., Морозова О. В., Беляева Н. Г., Котлов И. П.* 2020. Биоразнообразие лесов Московского региона // Экосистемы: экология и динамика. Т. 4. №. 3. С. 60–144. <https://doi.org/10.24411/1993-3916-2021-10134>
- Chytrý M., Tichý L.* 2003. Diagnostic, constant and dominant species of vegetation classes and alliances of the Czech Republic: a statistical revision // Folia Fac. Sci. Nat. Univ. Masaryk. Brun., Biol. V. 108. P. 1–231.
- Chytrý M., Tichý L., Holt J., Botta-Dukát Z.* 2002. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures // Journ. Veg. Sci. V. 13. P. 79–90.
- Ellenberg, H., Weber H. E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulßen D.* 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta geobotanica. Bd. 18. Göttingen. 248 S.
- [Ekonomicheskie...] Экономические примечания Вере́йского уезда Московской губернии. РГАДА. Фонд 1355. Оп. 1. Ед. хр. 13/748.
- [Ermakov] *Ермаков Н. Б.* 2012. Продо́мус высших единиц растительности России // Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: Гилем. С. 377–483.
- Evstigneev O. I.* 2018. Ontogenetic scales of relation of trees to light (on the example of Eastern European forests) // Russian journal of ecosystem ecology. V. 3(3). P. 1–18. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-3-3>
- [Evstigneev, Korotkov] *Евстигнеев О. И., Коротков В. Н.* 2013. Сукцессии сосновых лесов за́ндровой местности в Неруссо-Деснянском по́лесье // Бюл. Брянского отделения РБО. № 1(1). С. 31–41.
- Evstigneev O. I., Korotkova N. V.* 2019. Features of undergrowth development in eastern European forests // Russian Journ. of Ecosystem Ecol. Vol. 4 (2). P. 1–23. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2019-2-3>
- Exner A., Willner W.* 2004. New syntaxa of shrub and pioneer forest communities in Austria // Hacquetia. V. 3/1. P. 27–47.
- [Gattsuk] *Гатсу́к Л. Е.* 2010. Опыт применения спектров жизненных форм к характеристике сообществ // Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера: Мат. Всерос. науч. конф. Киров. С. 55–66.
- Hennekens S. M.* 1996. TURBO(VEG). Software package for input, processing and presentation of phytosociological data. User's guide. Lancaster. 59 p.
- Hill M. O.* 1979. TWINSpan: a FORTRAN program for arranging multivariate data in ordered two-way table classification of the individuals and attributes. Ithaca, N.-Y. 48 p.
- Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A., Abolina A., Akatova T. V., Baisheva E. Z., Bardunov L. V., Baryakina E. A., Belkina O. A., Bezgodov A. G., Boychuk M. A., Cherdantseva V. Ya., Czernyadjeva I. V., Doroshina G. Ya., Dyachenko A. P., Fedosov V. E., Goldberg I. L., Ivanova E. I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S. G., Kharzinov Z. Kh., Kurbatova L. E., Maksimov A. I., Mamatkulov U. K., Manakyan V. A., Maslovsky O. M., Napreenko M. G., Otnyukova T. N., Partyka L. Ya., Pisarenko O. Yu., Popova N. N., Rykovsky G. F., Tubanova D. Ya., Zheleznova G. V., Zolotov V. I.* 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. V. 15. P. 1–130.
- Ignatov M., Milyutina I.* 2007. On *Sciuro-hypnum oedipodium* and *S. curtum* (Brachytheciaceae, Bryophyta) // Arctoa. V. 16. P. 47–61. <https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
- [Kiseleva] *Киселёва К. В.* 1965. Осинники Кли́нско-Дмитровской гряды и их динамика // Бот. журн. Т. 50. № 4. С. 567–571.
- [Konstantinova et al.] *Константинова Н. А., Потемкин А. Д., Шляков Р. Н.* 1992. Список печёночников и антоцеротов территории бывшего СССР // Arctoa. Т. 1. № 1–2. С. 87–127. <https://doi.org/10.15298/arctoa.01.02>
- [Korotkov] *Коротков К. О.* 1991. Леса Валдая. М.: Наука. 160 с.
- [Korotkov, Morozova] *Коротков К. О., Морозова О. В.* 1986. Класс *Quercus-Fagetea*. Леса Валдайского лесничества // Классификация растительности СССР (с использованием флористических критериев) / Под ред. Б. М. Миркина. М.: Изд. МГУ. С. 121–133.

- [Korotkov, Morozova] *Коротков К. О., Морозова О. В.* 1988. *Коротков К. О., Морозова О. В.* 1988. Некоторые лесные сообщества союза *Carpinion betuli* в Подмоскowie. М. 33 с. Деп. в ВИНТИ 04.05.88, № 3395–B88.
- Kotlov I., Chernenkova T. 2020. Modeling of Forest Communities' Spatial Structure at the Regional Level through Remote Sensing and Field Sampling: Constraints and Solutions // *Forests*. V. 11(10). P. 1088. <https://doi.org/10.3390/f11101088>
- [Kozlov et al.] *Козлов Д. Н., Глухов А. И., Голубинский А. А., Хитров Д. А.* 2013. Роль природно-позиционных условий в дифференциации землепользования Европейской России конца XVIII в. – методика цифрового анализа материалов Генерального межевания // *Русь, Россия. Средневековье и Новое время*. 2013. № 3. С. 26–33.
- [Kurmaev] *Курнаев С. Ф.* 1968. Основные типы леса средней части Русской равнины. М. 355 с.
- [Kurmaev] *Курнаев С. Ф.* 1973. Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука. 220 с.
- [Lebedeva et al.] *Лебедева В. Х., Тиходева М. Ю., Ипатов В. С.* 2008. Влияние деревьев на напочвенный покров в осиннике черничном // *Бот. журн.* Т. 93. № 7. С. 996–1010.
- [Lesa Vostochnogo...] *Леса Восточного Подмоскowie.* 1979 / Ред. Л. П. Рысин. М.: Наука. 183 с.
- [Lesa Zapadnogo...] *Леса Западного Подмоскowie.* 1982 / Ред. Л. П. Рысин. М.: Наука. 234 с.
- [Lesa Juzhnogo...] *Леса Южного Подмоскowie.* 1985 / Ред. Л. П. Рысин. М.: Наука. 281 с.
- [Lesnoi plan...] *Лесной план Московской области.* 2018. Федеральное агентство лесного хозяйства, Федеральное государственное бюджетное учреждение «Рослесинфорг», Филиал ФГБУ «РОСЛЕСИНФОРГ» «МОСЛЕС-ПРОЕКТ». М. Кн.1. 83 с.
- [Likhanova] *Лиханова И. А., Перминова Е. М., Шушпанникова Г. С., Железнова Г. В., Пыстина Т. Н., Холопов Ю. В.* 2021. Динамика растительности после сплошнолесосечных рубок ельников черничных (среднетаёжная подзона европейского северо-востока России) // *Растительность России*. № 40. С. 108–135. <https://doi.org/10.31111/vegus/2021.40.108>
- [Maevskii] *Маевский П. Ф.* 2014. Флора средней полосы европейской части России. 11-е испр. и доп. изд-е. М. 635 с.
- [Makarova] *Макарова М. А.* 2020. Осиновые (*Populus tremula*) леса Северо-Западного Приладожья // *Бот. журн.* Т. 105. № 10. С. 957–980.
- [Martynenko et al.] *Мартыненко В. Б., Широких П. С., Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Башиева Э. З., Мулдашев А. А.* 2016. Синтаксономический анализ влияния инициальной стадии на вторичную автогенную сукцессию широколиственного леса // *Журн. общ. биол.* Т. 77. № 4. С. 303–313.
- [Maslov] *Маслов А. А.* 2012. Флуктуации и сукцессии в лесных сообществах на фоне изменения климата // *Изв. СамНЦ РАН*. Т. 14. № 1–5. С. 1316–1319.
- [Maslov et al.] *Маслов Ф. А., Курченко Е. И., Ермакова И. М., Сугоркина Н. С., Петросян В. Г.* 2019. Особенности динамики жизненных форм травянистых растений луговых сообществ национального парка «Угра» при разных условиях антропогенного воздействия на основе данных многолетнего мониторинга // *Социально-экологические технологии*. Т. 9. № 2. С. 201–227.
- [Milov] *Милов Л. В.* 2006. Великолукский пахарь и особенности Российского исторического процесса. М.: РОССПЭН. 568 с.
- [Mirkin et al.] *Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Мартыненко В. Б., Широких П. С.* 2015. Вклад синтаксономии на основе подхода Браун-Бланке в изучение сукцессий растительных сообществ // *Экология*. № 4. С. 243–248.
- [Morozova et al.] *Морозова О. В., Беляева Н. Г., Гнеденко А. Е., Суслowa Е. Г., Черненкова Т. В.* 2021. Синтаксономия и экология черноольшаников Московской области // *Растительность России*. Т. 42. С. 42–62.
- [Morozova et al.] *Морозова О. В., Семенников Ю. А., Тихонова Е. В., Беляева Н. Г., Колжевникова М. В., Черненкова Т. В.* 2017. Неморальнотравные ельники Европейской России // *Растительность России*. 2017. Т. 31. С. 33–55.
- [Morozova, Tikhonova] *Морозова О. В., Тихонова Е. В.* 2012. Дифференциация лесных сообществ юго-западной части Московской области // *Изв. СамНЦ РАН*. Т. 14. № 1 (4). С. 1073–1077.
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavi-lán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F. J. A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J. H. J., Lysenko T., Didukh Y. P., Pignatti S., Rodwell J. S., Capelo J., Weber H. E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S. M., Tichý L. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // *Appl. Veg. Sci.* 19 (Suppl. 1). P. 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
- [Ogureeva] *Огуреева Г. Н.* (ред). 1996. Карта растительности Московской области. Масштаб 1:200000.
- Oksanen J., Blanchet F. G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlinn D., Minchin P. R., O'Hara R. B., Simpson G. L., Solymos P., Stevens M. H. H., Szoecs E., Wagner H. Package 'Vegan'. Community Ecology Package. URL: <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf>. Date of access: 25.12.2020.
- Perala D. A., Alm A. A. 1990. Reproductive ecology of birch: a review // *Forest Ecology and Management*. V. 32. № 1. P. 1–38. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(90\)90104-J](https://doi.org/10.1016/0378-1127(90)90104-J)
- Potapov P. V., Turubanova S. A., Tyukavina A., Krylov A. M., McCarty J. L., Radeloff V. C., Hansen M. C. 2015. Eastern Europe's forest cover dynamics from 1985 to 2012 quantified from the full Landsat archive // *Remote Sensing of Environment*. 159. P. 28–43.
- [Pushkarev] *Пушкарёв С. Г.* 1956. Россия в XIX веке (1801–1914). Нью-Йорк: Изд. им. А. П. Чехова. 482 с.
- R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>
- [Rabotnov] *Работнов Т. А.* 1992. Фитоценология. М.: Изд. МГУ. 349 с.

- [Rakhilin] Рахилин В. К. 1997. Леса Московского региона в XVIII веке // История изучения, использования и охраны природных ресурсов Москвы и Московского региона. М.: Янус-К. С. 120–124.
- [Razumovskii] Разумовский С. М. 2011. Труды по экологии и биогеографии (полное собрание сочинений). М.: Тов. науч. изд. КМК. 722 с.
- [Rechani et al.] Речан С. П., Мальшева Т. В., Абатуров А. В., Меланколин П. Н. 1993. Леса Северного Подмосквия. М. 316 с.
- [Rysin] Рысин Л. П. 1983. Липа сердцевидная // Биологическая флора Московской области / Под ред. проф. Т. А. Работнова. Вып. 7. М.: Издательство МГУ. С. 128–152.
- [Rysin] Рысин Л. П. 2012. Леса Подмосквия. М. 256 с.
- [Rysin, Rysina] Рысин Л. П., Рысина Г. П. 1990. Дуб обыкновенный // Биологическая флора Московской области / Под ред. проф. В. Н. Павлова, Т. А. Работнова, В. Н. Тихомирова. М.: Издательство МГУ. С. 102–130.
- [Semenishchenkov] Семенешенков Ю. А. 2016. Эколого-флористическая классификация как основа ботанико-географического районирования и охраны лесной растительности бассейна Верхнего Днепра (в пределах Российской Федерации): Дис. ... докт. биол. наук. Уфа. 558 с.
- [Semenishchenkov] Семенешенков Ю. А. 2020. Экологические эффекты в формировании флористического состава и их отражение в синтаксономии пойменных дубрав бассейна Верхнего Днепра // Растительность России. Т. 39. С. 26–46. <https://doi.org/10.31111/vegus/2020.39.26>
- [Semenishchenkov, Kuzmenko] Семенешенков Ю. А., Кузьменко А. А. 2011. Лесная растительность моренных и водно-ледниковых равнин северо-запада Брянской области. Брянск: ГУП «Брянск. обл. полигр. объединение». 112 с.
- [Semenishchenkov et al.] Семенешенков Ю. А., Булохов А. Д., Полуянов А. В., Волкова Е. М. В печ. Синтаксономический обзор мезофитных широколиственных лесов союза *Aceri campestris–Quercion roboris* Bulokhov et Solomeshch in Bulokhov et Semenishchenkov 2015 юго-запада России // Растительность России. В печати.
- Shirokikh P. S., Martynenko V. B., Baisheva E. Z. 2018. Changes to Species Diversity of Vegetation Communities during Restorative Successions in Different Types of Forests // The fourth International Scientific Conference on Ecology and Geography of Plants and Plant Communities, KnE Life Sciences. P. 204–210. <https://doi.org/10.18502/kls.v4i7.3240>
- [Shirokikh et al.] Широких П. С., Мартыненко В. Б., Кунафин А. М., Миркин Б. М. 2012. Особенности флористического состава некоторых типов вторичных лесов Южно-Уральского региона // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 117. Вып. 2. С. 43–55.
- [Suslova] Суслова Е. Г. 2019. Леса Московской области // Экосистемы: экология и динамика. Т. 5. № 1. С. 119–190. <https://doi.org/10.24411/2542-2006-2019-10029>
- Theurillat J.-P., Willner W., Fernández-González F., Bültmann H., Čarni A., Gigante D., Mucina L., Weber H. 2021. International code of phytosociological nomenclature. 4th ed. // Appl. Veg. Sci. V. 24(1). P. 1–62. <https://doi.org/10.1111/avsc.12491>
- [Tsvetkov] Цветков М. А. 1957. Изменение лесистости Европейской России с конца XVII столетия по 1914 год. М.: Изд-во АН СССР. 213 с.
- Tichý L. 2002. JUICE, software for vegetation classification // Journ. Veg. Sci. V. 13. P. 451–453. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x>
- [Vakhromeeva] Вахромеева М. Г. 1974. Клён остролистый // Биологическая флора Московской области / Под ред. проф. Т. А. Работнова. Вып. 1. М.: Изд. МГУ. С. 106–119.
- [Vasilevich] Василевич В. И. 2000. Мелколиственные леса Северо-Запада Европейской России: циклы растительных ассоциаций // Бот. журн. Т. 85. № 2. С. 46–53.
- [Vasilevich] Василевич В. И. 2016. Функциональное разнообразие растительных сообществ // Бот. журн. Т. 101. № 7. С. 776–795.
- [Vasilevich, Bibikova] Василевич В. И., Бибикова Т. В. 2004. Ельники кисличные Европейской России // Бот. журн. Т. 89. № 10. С. 1573–1587.
- [Vetchinnikova] Ветчинникова Л. В. 2004. Берёза: вопросы изменчивости (морфо-физиологические и биохимические аспекты). М.: Наука. 183 с.
- Westhoff V., van der Maarel E. 1973. The Braun-Blanquet approach // Handb. Veg. Sci. V. 5. P. 617–726.
- [Yurtsev] Юрцев Б. А. 1976. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Проблемы экологической морфологии растений. Тр. МОИП. Т. 42. М. С. 9–44.
- [Zaugolnova, Morozova] Заугольнова Л. Б., Морозова О. В. 2004. Распространение и классификация неморально-бореальных лесов // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 2. М.: Наука. С. 13–62.
- [Zaugolnova, Morozova] Заугольнова Л. Б., Морозова О. В. 2006. Типология и классификация лесов Европейской России: методические подходы и возможности их реализации // Лесоведение. 2006. № 1. С. 1–15.
- [Zhmylev et al.] Жмылёв П. Ю., Алексеев Ю. Е., Морозова О. В. 2017. Биоморфологическое разнообразие растений Московской области. Дубна: Гос. Университет «Дубна». 325 с.

References

- Abaturov A. V. 2000. Iz istorii lesov Podmoskov'ia [From the history of the forests of the Moscow Region] // Dinamika khvoynykh lesov Podmoskovia. Moscow: Nauka. P. 22–32. (In Russian)
- Abaturov Yu. D., Zvorykina K. V., Il'ushenko A. F. 1982. Tipy berezovykh lesov tsentralnoi chasti iuzhnoi taigi [Types of birch forests in the central part of the southern taiga]. Moscow: Nauka. 156 p. (In Russian)
- Annenskaia G. N., Zhuchkova V. K., Kalinina V. R., Mamai I. I., Nizovtsev V. A., Khrustaleva M. A., Tseselchuk Yu. N. 1997. Landshafty Moskovskoi oblasti i ikh sovremennoe sostoianie [Landscapes of the Moscow Region and their current state]. Smolensk: SGU. 296 p. (In Russian)

- Bobrovskii M. V. 2010. Lesnye pochvy Evropeiskoi Rossii: bioticheskie i antropogennye factory formirovaniia [Forest soils of European Russia: biotic and anthropogenic factors of formation]. Moscow: Tov. nauch. izd. KMK. 359 p. (In Russian)
- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie. 3. Aufl. Wien; N.-Y. 865 S.
- Bulokhov A. D., Semenishchenkov Yu. A. 2009. Praktikum po klassifikatsii i ordinatsii rastitel'nosti: Uch. posobie [Workshop on Vegetation Classification and Ordination: Study Guide]. Bryansk: RIO BGU. 120 p. (In Russian)
- Bulokhov A. D., Solomeshch A. I. 2003. Ekologo-floristicheskaiia klassifikatsiia lesov luzhnogo Nechernozem'ia Rossii [Ecological-floristic classification of forests of the Southern Nechernozemye of Russia]. Bryansk: Izd. BGU. 359 p. (In Russian)
- Cherepanov S. K. 1995. Sosudistye rasteniia Rossii i sopredel'nykh gosudarstv [Vascular plants of Russia and neighboring states]. Saint-Petersburg: Mir i sem'ia '95. 992 p. (In Russian)
- Chernenkova T. V., Suslova E. G., Morozova O. V., Beliaeva N. G., Kotlov I. P. 2020. Bioraznootbrazie lesov Moskovskogo regiona [Biodiversity of forests in the Moscow region] // Ekosistemy: ekologiia i dinamika. T. 4. № 3. P. 60–144. <https://doi.org/10.24411/1993-3916-2021-10134> (In Russian)
- Chytrý M., Tichý L. 2003. Diagnostic, constant and dominant species of vegetation classes and alliances of the Czech Republic: a statistical revision // Folia Fac. Sci. Nat. Univ. Masaryk. Brun., Biol. V. 108. P. 1–231.
- Chytrý M., Tichý L., Holt J., Botta-Dukát Z. 2002. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures // Journ. Veg. Sci. V. 13. P. 79–90.
- Ellenberg, H., Weber H. E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulßen D. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta geobotanica. Bd. 18. Göttingen. 248 S.
- Ekonomicheskie primechaniia Vereiskogo uезда Moskovskoi gubernii [Economic notes of the Vereisky district of the Moscow Province]. RGADA. Fund 1355. Op. 1. Ed. khr.13/748. (In Russian)
- Ermakov N. B. 2012. Prodnromus vysshikh edinit rastitel'nosti Rossii [Prodnromus of higher units of vegetation of Russia] // B. M. Mirkin, L. G. Naumova. Sovremennoe sostoiianie osnovnykh kontseptsii nauki o rastitel'nosti. Ufa: Gilem. P. 377–483. (In Russian)
- Evstigneev O. I. 2018. Ontogenetic scales of relation of trees to light (on the example of Eastern European forests) // Russian Journ. of Ecosystem Ecol. V. 3(3). P. 1–18. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-3-3>
- Evstigneev O. I., Korotkov V. N. 2013. Suktsessii sosnovykh lesov zandrovoi mestnosti v Nerusso-Desnianskov Polesie [Successions of pine forests within outwash plains (sandurs) in Nerussa-Desna Polesye] // Biul. bryanskogo otdeleniia RBO. № 1 (1). P. 31–41. (In Russian)
- Evstigneev O. I., Korotkova N. V. 2019. Features of undergrowth development in eastern European forests // Russian Journ. of Ecosystem Ecol. V. 4 (2). P. 1–23. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2019-2-3>
- Exner A., Willner W. 2004. New syntaxa of shrub and pioneer forest communities in Austria // Hacquetia. V. 3/1. P. 27–47.
- Gattsuk L. E. 2010. Opyt primeneniia spektrov zhiznennykh form k kharakteristike soobshchestv [Experience in the application of spectra of life forms to the characteristics of communities] // Biomorfologicheskie chteniia k 150-letiiu so dnia rozhdeniia X. Raunkiera: Mat. Vseros. nauch. konf. Kirov. P. 55–66. (In Russian)
- Hennekens S. M. 1996. TURBO(VEG). Software package for input, processing and presentation of phytosociological data. User's guide. Lancaster. 59 p.
- Hill M. O. 1979. TWINSpan: a FORTRAN program for arranging multivariate data in ordered two-way table classification of the individuals and attributes. Ithaca, N.-Y. 48 p.
- Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A., Abolina A., Akatova T. V., Baisheva E. Z., Bardunov L. V., Baryakina E. A., Belkina O. A., Bezgodov A. G., Boychuk M. A., Cherdantseva V. Ya., Czernyadjeva I. V., Doroshina G. Ya., Dyachenko A. P., Fedosov V. E., Goldberg I. L., Ivanova E. I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S. G., Kharzinov Z. Kh., Kurbatova L. E., Maksimov A. I., Mamatkulov U. K., Manakyan V. A., Maslovsky O. M., Napreenko M. G., Otnyukova T. N., Partyka L. Ya., Pisarenko O. Yu., Popova N. N., Rykovsky G. F., Tubanova D. Ya., Zheleznova G. V., Zolotov V. I. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. V. 15. P. 1–130.
- Ignatov M., Milyutina I. 2007. On *Sciuro-hypnum oedipodium* and *S. curtum* (Brachytheciaceae, Bryophyta) // Arctoa. V. 16. P. 47–61. <https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
- Kiseleva K. V. 1965. Osinniki Klinsko-Dmitrovskoi griady i ikh dinamika [Aspen forests of the Klin-Dmitrovskaya ridge and their dynamics] // Bot. zhurn. T. 50. № 4. P. 567–571. (In Russian)
- Konstantinova N. A., Potemkin A. D., Shliakov R. N. 1992. Spisok pechenochnikov i antetserotovykh territorii byvshego SSSR [List of liverworts and anthocerotates of the territory of the former USSR] // Arctoa. T. 1. № 1–2. P. 87–127. <https://doi.org/10.15298/arctoa.01.02> (In Russian)
- Korotkov K. O. 1991. Lesa Valdaia [Forests of Valdai]. Moscow: Nauka. 160 p. (In Russian)
- Korotkov K. O., Morozova O. V. 1986. Klass *Quercus-Fagetea*. Lesa Valdaiskogo lesnichestva [Class *Quercus-Fagetea*. Forests of the Valdai forestry] // Klassifikatsiia rastitel'nosti SSSR (s ispol'zovaniem floristicheskikh kriteriev) / Pod red. B. M. Mirkina. Moscow: Izd. MGU. P. 121–133. (In Russian)
- Korotkov K. O., Morozova O. V. 1988. Nekotorye lesnye soobshchestva soiuzia *Carpinion betuli* v Podmoskov'e [Some forest communities of the alliance *Carpinion betuli* in the Moscow Region]. Moscow. 33 p. Dep. v VINITI 04.05.88, № 3395–B88. (In Russian)
- Kotlov I., Chernenkova T. 2020. Modeling of Forest Communities' Spatial Structure at the Regional Level through Remote Sensing and Field Sampling: Constraints and Solutions // Forests. V. 11(10). P. 1088. <https://doi.org/10.3390/f11101088>
- Kozlov D. N., Glukhov A. I., Golubinskii A. A., Khitrov D. A. 2013. Rol' prirodno-pozitsionnykh uslovii v differentsiatsii zemlepol'zovaniia Evropeiskoi Rossii kotsa XVIII v. – metodika tsifrovogo analiza materialov Generalnogo mezhvaniia [The role of natural-positional conditions in the differentiation of land use in European Russia at the end

- of the 18th century – methodology for digital analysis of materials of the General Survey] // *Rus', Rossiia. Srednevekov'e I Novoe vremia*. 2013. № 3. P. 26–33. (In Russian)
- Kurnaev S. F. 1968. Osnovnye tipy lesa srednei chasti Russkoi ravniny [The main types of forests in the middle part of the Russian Plain]. Moscow. 355 p. (In Russian)
- Kurnaev S. F. 1973. Lesorastitel'noe raionirovanie SSSR [Forest plantation zoning of the USSR]. Moscow: Nauka. 220 p. (In Russian)
- Lebedeva V. Kh., Tikhodeeva M. Yu., Ipatov V. S. 2008. Vliianie derev'ev na napochvennyi pokrov v osinnike chernichnom [Influence of trees on the ground cover in blueberry aspen] // *Bot. zhurn.* T. 93. № 7. P. 996–1010. (In Russian)
- Lesy Vostochnogo Podmoskov'ia [Forests of the eastern part of the Moscow Region]. 1979 / Red. L. P. Rysin. Moscow: Nauka. 183 p. (In Russian)
- Lesy Zapadnogo Podmoskov'ia [Forests of the western part of the Moscow Region]. 1982 / Red. L. P. Rysin. Moscow: Nauka. 234 p. (In Russian)
- Lesy Iuzhnogo Podmoskov'ia [Forests of the southern part of the Moscow Region]. 1985 / Red. L. P. Rysin. Moscow: Nauka. 281 p. (In Russian)
- Lesnoi plan Moskovskoi oblasti [Forest plan of the Moscow Region]. 2018. Federalnoe agenstvo lesnogo khoziaistva, Federalnoe gosudarstvennoe biudzhethnoe uchrezhdenie «Roslesinform», Filial FGBU «ROSLESINFORM» «MOS-LESPROEKT». Moscow. Kn.1. 83 p. (In Russian)
- Likhanova I. A., Perminova E. M., Shushpannikova G. S., Zheleznova G. V., Pystina T. N., Kholopov Yu. V. 2021. Dinamika rastitel'nosti posle sploshnososechnykh rubok elnikov chernichnykh (srednetaezhnaia podzona evropeiskogo severo-vostoka Rossii) [Dynamics of vegetation after clearcutting bilberry spruce forests (middle taiga subzone of the European North-East of Russia)] // *Rastitel'nost' Rossii*. № 40. P. 108–135. <https://doi.org/10.31111/vegus/2021.40.108> (In Russian)
- Maevskii P. F. 2014. Flora srednei polosy evropeiskoi chasti Rossii [Flora of the middle zone of the European part of Russia]. 11-e ispr. i dop. izd. Moscow. 635 p. (In Russian)
- Makarova M. A. 2020. Osinovye (*Populus tremula*) lesa Severo-Zapadnogo Priladozh'ia [Aspen forests (*Populus tremula*) of the North-Western Ladoga Region] // *Bot. zhurn.* T. 105. № 10. P. 957–980. (In Russian)
- Martynenko V. B., Shirokikh P. S., Mirkin B. M., Naumova L. G., Baisheva E. Z., Muldashev A. A. 2016. Sintaksonomicheskii analiz vliianiia initsialnoi stadii na vtorichnuu avtogennuu suksessiui shirokolistvennogo lesa [Syntaxonomic analysis of the influence of the initial stage on the secondary autogenous succession of a broad-leaved forest] // *Zhurn. Obsh. Boil.* T. 77. № 4. P. 303–313. (In Russian)
- Maslov A. A. 2012. Fluktuatsii i suksessii v lesnykh soobshchestvakh na fone izmeneniia klimata [Fluctuations and successions in forest communities on the background of climate change] // *Izv. SamNTs RAN.* T. 14. № 1–5. P. 1316–1319. (In Russian)
- Maslov F. A., Kurchenko E. I., Ermakova I. M., Sugorkina N. S., Petrosya V. G. 2019. Osobennosti dinamiki zhiznennykh form travianistykh rastenii lugovykh soobshchestv natsionalnogo parka «Ugra» pri raznykh usloviakh antropogen-nogo vozdeistviia na osnove dannykh mnogoletnego monitoringa [Features of the dynamics of life forms of herbaceous plants in the meadow communities of the National Park «Ugra» under different conditions of anthropogenic impact based on long-term monitoring data] // *Sotsialno-ekologicheskoe tekhnologii*. T. 9. № 2. P. 201–227. (In Russian)
- Milov L. V. 2006. Velikorusskii pakhar' i osobennosti Rossiiskogo istoricheskogo protsessa [Great Russian plowman and features of the Russian historical process]. Moscow: ROSSPEN. 568 p. (In Russian)
- Mirkin B. M., Naumova L. G., Martynenko V. B., Shirokikh P. S. 2015. Vklad sintaksonomii na osnove podkhoda Braun-Blanke v izuchenie suksessii rastitel'nykh soobshchestv [The contribution of syntaxonomy based on the Braun-Blanquet approach to the study of plant community successions] // *Ekologiya*. № 4. P. 243–248. (In Russian)
- Morozova O. V., Beliaeva N. G., Gnedenko A. E., Suslova E. G., Chernenkova T. V. 2021. Sintaksonomii i ekologiya chernol'shanikov Moskovskoi oblasti [Syntaxonomy and ecology of the Moscow Region black alder communities] // *Rastitel'nost' Rossii*. T. 42. P. 42–62. (In Russian)
- Morozova O. V., Semenishchenkov Yu. A., Tikhonova E. V., Beliaeva N. G., Kozhevnikova M. V., Chernenkova T. V. 2017. Nemoral'notravnye elniki Evropeiskoi Rossii [Nemoral herb spruce forests of the European Russia] // *Rastitel'nost' Rossii*. 2017. T. 31. P. 33–55. (In Russian)
- Morozova O. V., Tikhonova E. V. 2012. Differentsiatsiia lesnykh soobshchestv iugo-zapadnoi chasti Moskovskoi oblasti [Differentiation of forest communities in the southwestern part of the Moscow Region] // *Izv. SamNTs RAN.* T. 14. № 1 (4). P. 1073–1077. (In Russian)
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavi-lán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Jakushenko D., Pallas J., Daniëls F. J. A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J. H. J., Lysenko T., Didukh Y. P., Pignatti S., Rodwell J. S., Capelo J., Weber H. E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S. M., Tichý L. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical flor-istic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // *Appl. Veg. Sci.* 19 (Suppl. 1). P. 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
- Ogureeva G. N. (ed.). 1996. Karta rastitel'nosti Moskovskoi oblasti [Vegetation map of the Moscow region]. Scale 1 : 200000. (In Russian)
- Oksanen J., Blanchet F. G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlinn D., Minchin P. R., O'Hara R. B., Simp-son G. L., Solymos P., Stevens M. H. H., Szoecs E., Wagner H. Package 'Vegan'. Community Ecology Package. URL: <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf>. Date of access: 25.12.2020.
- Perala D. A., Alm A. A. 1990. Reproductive ecology of birch: a review // *Forest Ecology and Management*. V. 32. № 1. P. 1–38. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(90\)90104-J](https://doi.org/10.1016/0378-1127(90)90104-J)

- Potapov P. V., Turubanova S. A., Tyukavina A., Krylov A. M., McCarty J. L., Radeloff V. C., Hansen M. C. 2015. Eastern Europe's forest cover dynamics from 1985 to 2012 quantified from the full Landsat archive // *Remote Sensing of Environment*. 159. P. 28–43.
- Pushkarev S. G. 1956. Rossiia v XIX veke (1801–1914) [Russia in the 19th century (1801–1914)]. New-York: Izd. im. A. P. Chekhova. 482 p. (In Russian)
- R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org>. Date of access: 25.12.2020.
- Rabotnov T. A. 1992. Fitotsenologiya [Phytocoenology]. Moscow: Izd. MGU. 349 p. (In Russian)
- Rakhilin V. K. 1997. Lesa Moskovskogo regiona v XVIII veke [Forests of the Moscow region in the 18th century] // *Istoriia izucheniia, ispol'zovaniia i okhrany prirodnykh resursov Moskvy i Moskovskogo regiona* [The history of the study, use and protection of natural resources of Moscow and the Moscow Region]. Moscow: Ianus-K. P. 120–124. (In Russian)
- Razumovskii S. M. 2011. Trudy po ekologii i biogeografii (polnoe sobranie sochinenii). [Proceedings on ecology and biogeography (complete set of works)]. Moscow: Tov. nauch. izd. KMK. 722 p. (In Russian)
- Rechana S. P., Malysheva T. V., Abaturov A. V., Melankholin P. N. 1993. Lesa Severnogo Podmoskov'ia [Forests of the Northern part of the Moscow Region]. Moscow. 316 p. (In Russian)
- Rysin L. P. 1983. Lipa serdtsevidnaia [Lime] // *Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti* / Pod red. prof. T. A. Rabotnova. Vyp. 7. Moscow: Izd. MGU. P. 128–152. (In Russian)
- Rysin L. P. 2012. Lesa Podmoskov'ia [Forests of the Moscow Region]. Moscow. 256 p. (In Russian)
- Rysin L. P., Rysina G. P. 1990. Dub obyknovennyi [Common oak] // *Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti* / Pod red. prof. V. N. Pavlova, T. A. Rabotnova, V. N. Tikhomirova. Moscow: Izd. MGU. P. 102–130. (In Russian)
- Semenishchenkov Yu. A. 2016. Ekologo-floristicheskaya klassifikatsiya kak osnova botaniko-geograficheskogo raionirovaniia i okhrany lesnoi rastitel'nosti basseina Verkhnego Dnepra (v predelakh Rossiskoi Federatsii) [Ecological and floristic classification as the basis for botanical and geographical zoning and protection of forest vegetation in the Upper Dnieper basin (within the Russian Federation)]: Diss. ... dokt. biol. nauk. Ufa. 558 p. (In Russian)
- Semenishchenkov Yu. A. 2020. Ekologicheskie efekty formirovaniia floristicheskogo sostava i ikh otrazhenie v sintaksonomii poimennykh dubrav basseina Vekhnego Dnepra [Ecological effects in the formation of floristic composition and their reflection in the syntaxonomy of floodplain oak forests of the Upper Dnieper basin] // *Rastitel'nost' Rossii*. T. 39. P. 26–46. <https://doi.org/10.31111/vegus/2020.39.26> (In Russian)
- Semenishchenkov Yu. A., Kuzmenko A. A. 2011. Lesnaya rastitel'nost' morennykh i vodno-lednikovyykh ravnin severo-zapada Bryanskoi oblasti [Forest vegetation of moraine and water-glacial plains of the north-west of the Bryansk region]. Bryansk: GUP «Bryansk. obl. poligr. ob'edinenie». 112 p. (In Russian)
- Semenishchenkov Yu. A., Bulokhov A. D., Poluyanov A. V., Volkova E. M. In press. Sintaksonomicheskii obzor mezofitnykh shirokolistvennykh lesov soiuza *Aceri campestris-Quercion roboris* Bulokhov et Solomeshch in Bulokhov et Semenishchenkov 2015 iugo-zapada Rossii [Syntaxonomical survey of mesophytic broad-leaved forests of the alliance *Aceri campestris-Quercion roboris* Bulokhov et Solomeshch in Bulokhov et Semenishchenkov 2015 on the South-West of Russia] // *Rastitel'nost' Rossii*. (In Russian)
- Shirokikh P. S., Martynenko V. B., Baishva E. Z. 2018. Changes to Species Diversity of Vegetation Communities during Restorative Successions in Different Types of Forests // *The fourth International Scientific Conference on Ecology and Geography of Plants and Plant Communities, KnE Life Sciences*. P. 204–210. <https://doi.org/10.18502/ks.v4i7.3240> (In Russian)
- Shirokikh P. S., Martynenko V. B., Kunafin A. M., Mirkin B. M. 2012. Osobennosti floristicheskogo sostava nekotorykh tipov vtorichnykh lesov Iuzhno-Ural'skogo regiona [Features of the floristic composition of some types of secondary forests of the South Ural region] // *Biul. MOIP*. T. 117. Vyp. 2. P. 43–55. (In Russian)
- Suslova E. G. 2019. Lesa Moskovskoi oblasti [Forests of the Moscow Region] // *Ekosistemy: ekologiya i dinamika*. T. 5. № 1. P. 119–190. <https://doi.org/10.24411/2542-2006-2019-10029> (In Russian)
- Theurillat J.-P., Willner W., Fernández-González F., Bültmann H., Čarni A., Gigante D., Mucina L., Weber H. 2021. International code of phytosociological nomenclature. 4th ed. // *Appl. Veg. Sci.* V. 24(1). P. 1–62. <https://doi.org/10.1111/avsc.12491>
- Tsvetkov M. A. 1957. Izmenenie lesistosti Evropeiskoi Rossii s kontsa XVII stoletia po 1914 god [Changes in the forest cover of European Russia from the end of the 17th century to 1914]. Moscow: Izd. AN SSSR. 213 p. (In Russian)
- Tichý L. 2002. JUICE, software for vegetation classification // *Journ. Veg. Sci.* V. 13. P. 451–453. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x>
- Vakhromeeva M. G. 1974. Klen ostrolistnyi [Norway maple] // *Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti* / Pod red. prof. T. A. Rabotnova. Vyp. 1. Moscow: Izd. MGU. P. 106–119. (In Russian)
- Vasilevich V. I. 2000. Melkolistvennye lesa Severo-Zapada Evropeiskoi Rossii: tsikly rastitel'nykh assotsiatsii [Small-leaved forests of the North-West of European Russia: cycles of plant associations] // *Bot. zhurn.* T. 85. № 2. P. 46–53. (In Russian)
- Vasilevich V. I. 2016. Funktsionalnoe raznoobrazie rastitel'nykh soobshchestv [Functional diversity of plant communities] // *Bot. zhurn.* T. 101. № 7. P. 776–795. (In Russian)
- Vasilevich V. I., Bibikova T. V. 2004. Elniki kislichnye Evropeiskoi Rossii [Oxalis spruce forests of European Russia] // *Bot. zhurn.* T. 89. № 10. P. 1573–1587. (In Russian)
- Vetchinnikova L. V. 2004. Bereza: voprosy izmenchivosti (mrfo-fiziologicheskie i biokhimicheskie aspekty) [Birch: issues of variability (morpho-physiological and biochemical aspects)]. Moscow: Nauka. 183 p. (In Russian)
- Westhoff V., van der Maarel E. 1973. The Braun-Blanquet approach // *Handb. Veg. Sci.* V. 5. S. 617–726.

Yurtsev B. A. 1976. Zhiznennye formy: odin iz uzlovykh obekтов botaniki [Life forms: one of the key objects of botany] // Problemy ekologicheskoi morfologii rastenii. Tr. MOIP. T. 42. Moscow. P. 9–44. (*In Russian*)

Zaugolnova L. B., Morozova O. V. 2004. Rasprostranenie i klassifikatsiia nemoralno-borealnykh lesov [Distribution and classification of nemoral-boreal forests] // Vostochnoevropeiskie lesa: istoriia v golotsene i sovremennost'. Kn. 2. Moscow: Nauka. P. 13–62. (*In Russian*)

Zaugolnova L. B., Morozova O. V. 2006. Tipologiya i klassifikatsiia lesov Evropeiskoi Rossii: metodicheskie podkhody i vozmozhnosti ikh realizatsii [Typology and classification of forests in European Russia: methodological approaches and possibilities for their implementation] // Lesovedenie. № 1. P. 1–15. (*In Russian*)

Zhmylev P. Yu., Alekseev Yu. E., Morozova O. V. 2017. Biomorfologicheskoe raznoobrazie rastenii Moskovskoi oblasti [Biomorphological diversity of plants in the Moscow Region]. Dubna: State University «Dubna». 325 p. (*In Russian*)

Сведения об авторах

Морозова Ольга Васильевна

к. г. н., ведущий научный сотрудник лаб. биогеографии
ФГБУН Институт географии РАН, Москва
E-mail: olvasmor@mail.ru

Morozova Olga Vasilievna

Ph. D. in Geographical Sciences, Leading Scientific Researcher
of the Lab. of Biogeography
Institute of Geography RAS, Moscow
E-mail: olvasmor@mail.ru

Белыева Надежда Георгиевна

к. б. н., научный сотрудник лаб. биогеографии,
ФГБУН Институт географии РАН, Москва
E-mail: nadejda.believa2012@yandex.ru

Believa Nadezhda Georgievna

Ph. D. in Biological Sciences, Scientific Researcher
of the Lab. of Biogeography
Institute of Geography RAS, Moscow
E-mail: nadejda.believa2012@yandex.ru

Гнеденко Ангелина Евгеньевна

инженер-исследователь лаб. биогеографии
ФГБУН Институт географии РАН, Москва
E-mail: agnedenko.a.e@mail.ru

Gnedenko Angelina Evgenievna

Research Engineer of the Lab. of Biogeography
Institute of Geography RAS, Moscow
E-mail: agnedenko.a.e@mail.ru

Жмылев Павел Юрьевич

д. б. н., доцент, биологический факультет
ФГБОУ ВО «Московский государственный университет
имени М. В. Ломоносова», Москва
E-mail: zhmylev@gmail.com

Zhmylev Pavel Yurievich

Sc. D. in Biological Sciences, Ass. Professor, Faculty of Biology,
Lomonosov Moscow State University, Moscow
E-mail: zhmylev@gmail.com

Суслова Елена Германовна

к. г. н., доцент, географический факультет
ФГБОУ ВО «Московский государственный университет
имени М. В. Ломоносова», Москва
E-mail: lena_susl@mail.ru

Suslova Elena Germanovna

Ph. D. in Geographical Sciences, Ass. Professor, Faculty of Geography,
Lomonosov Moscow State University, Moscow
E-mail: lena_susl@mail.ru

Черненко Татьяна Владимировна

д. б. н., в. н. с. лаб. биогеографии
ФГБУН Институт географии РАН, Москва
E-mail: chernenkova50@mail.ru

Chernenkova Tatiana Vladimirovna

Sc. D. in Biological Sciences, Leading Scientific Researcher
of the Lab. of Biogeography,
Institute of Geography RAS, Moscow
E-mail: chernenkova50@mail.ru