

ИЗМЕНЕНИЯ ВИДОВОГО СОСТАВА И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ В СОСНЯКЕ СЛОЖНОМ ПОДЗОНЫ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ В УСЛОВИЯХ ЗАПОВЕДНОГО РЕЖИМА

Е.В. Зубкова*, М.В. Андреева, И.В. Припутина

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения Российской академии наук,
Федеральный исследовательский центр «Пушкинский научный центр биологических исследований Российской
академии наук» (ФИЦ ПНЦБИ РАН), Пушкино, Россия

* Эл. почта: zubkova@pbcras.ru

Статья поступила в редакцию 22.08.2020; принята к печати 01.12.2020

Проанализированы данные ежегодных геоботанических описаний сосняка сложного *Pineta sylvestris composita (nemoro-boroherbosa)*, начатые после 45 лет заповедного режима и проводившиеся в течение 25 лет на постоянной пробной площади в Приокско-Тerrasном заповеднике (54.89° N, 37.56° E). Изменение экологических условий местообитания в ходе сукцессионной динамики растительного сообщества оценивалось по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова, Г. Элленберга и Э. Ландольта. Характерный для исследуемого фитоценоза процесс смены пионерных видов древесного яруса (*Pinus sylvestris* L., *Betula pendula* Roth) на зональные эдификаторы хвойно-широколиственных лесов (*Picea abies* (L.) Karst., *Tilia cordata* Mill.) проявился в закономерном снижении общей освещенности под пологом древостоя, незначительном повышении влажности почвы. Выполненные оценки показывают рост богатства почвы, что объясняется изменениями в составе поверхностного опада в результате увеличения участия ели и липы в подросте. Вследствие действия комплекса факторов в травяно-кустарничковом ярусе увеличилось число стенобионтных видов, требовательных к богатству почвы, и одновременно с этим сохранили свое присутствие виды бедных местообитаний.

Ключевые слова: лесные фитоценозы, сукцессионная динамика, фитоиндикация, экологические шкалы.

CHANGES IN SPECIES COMPOSITION AND ECOLOGICAL CONDITIONS IN A COMPLEX PINE FOREST OF THE CONIFER-DECIDUOUS FOREST SUBZONE UNDER THE NATURE RESERVE REGIMEN

E.V. Zubkova*, M.V. Andreeva, I.V. Priputina

Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science of the Russian Academy of Sciences, Federal
Research Center "Pushchino Scientific Center for Biological Research" of the Russian Academy of Sciences",
Pushchino, Russia

E-mail: zubkova@pbcras.ru

The present analysis relates to data obtained in the course of annual geobotanical records about the complex pine forest system *Pineta sylvestris composita (nemoro-boroherbosa)*, which started following 45 years of forest reserve regimen observed there and continued for 25 years using a permanent test area in the Prioksko-Terrasnyi Reserve (54.89° N, 37.56° E). Changes in the ecological conditions in the course of successional shifts of plant communities were assessed using the ecological scales of D.N. Tsyganov, G. Ellenberg and E. Landolt. As it is typical of the phytocenosis under study, the process of replacement of the pioneer species of the arboreal tier (*Pinus sylvestris* L., *Betula pendula* Roth) by the zonal edificatory species of coniferous-deciduous forests (*Picea abies* (L.) Karst., *Tilia cordata* Mill.) was manifested in the naturally determined reduction in the total illumination under tree stand and in a minor increase in soil humidity. The study provides evidence of increased soil fertility, which may be explained with changes in the composition of the tree litterfall resulting from the increased share of fir trees and lindens in the undergrowth. A complex of factors is responsible for that the grassy and bushy tiers featured increases in the share of stenobiotic species, which are more fastidious with regard to soil fertility. With that, species characteristic for lean habitats were preserved.

Keywords: sylvan phytocenoses, successional dynamics, phytointication, ecological scales.

Введение

Сосняки сложные относятся к богатым по видовому составу и хорошо изученным типам леса [6, 13, 18, 22]. Динамика сосновых лесов подзоны хвойно-широколиственных лесов Европейской России всесторонне исследовалась в связи с сукцессионными и климатическими изменениями [14–16, 21, 22], а также влиянием рекреации и хозяйственной деятельности [2, 18, 20].

Важным источником информации для подобных исследований являются данные геоботанического мониторинга на постоянных пробных площадях (ПП). Примером таких работ служит заложенная в 1950–1980 годах сотрудниками Института лесоведения РАН в разных районах Московской области сеть ПП [16, 23, 24]. Геоботанические описания на ПП, как правило, проводятся с периодичностью в несколько лет [14, 15, 19, 30]. Особый интерес представляют данные длительного ежегодного мониторинга видового состава растительных сообществ, которые позволяют выявить не только общие тренды динамики фитоценозов, но и краткосрочные изменения в их функционировании.

В 1991 году на территории Приокско-Тerrasного государственного природного биосферного заповедника (ПТЗ) профессором В.Г. Онипченко были начаты ежегодные геоботанические исследования на пробных площадях (ПП) в разных типах фитоценозов, которые проводятся по настоящее время с участием студентов и аспирантов биологического факультета МГУ им. В.М. Ломоносова. Заповедник, расположенный на юге Московской области в подзоне хвойно-широколиственных лесов, был образован в 1945 году. До введения заповедного режима территория многократно использовалась в хозяйственной деятельности (рубки, выжигание леса под пашню, выпас и др.) [13, 17]. Современные лесные фитоценозы ПТЗ сформировались преимущественно в результате зарастания сосной (*Pinus sylvestris* L.) и березой (*Betula pendula* Roth.) участков после вырубki в 1930–1940 годах. В настоящее время в экосистемах проходят демулационные изменения растительности. Исследованиями разных лет показано увеличение площади, занятой подростом липы (*Tilia cordata* Mill.) и ели (*Picea abies* (L.) N. Karst.), что говорит о сукцессионных процессах, ведущих к смене пионерных видов на зональные эдификаторы хвойно-широколиственных лесов [18]. Связь растительности заповедника с абиотическими условиями местообитаний ранее обсуждалась Л.Б. Заугольной [6], а также в работах других исследователей [10, 18]. Изменения видового состава растений на ПП в черноольшанике в связи со средопреобразующей деятельностью бобра (*Castor fiber* Linnaeus), приведшей к появлению новых местообитаний и видов, даны в работе [1].

Данная работа посвящена анализу динамики видового состава растительности в сосняке сложном. Цель

исследования – оценка методами фитоиндикации изменений экологических условий, которые произошли в данном типе фитоценозов за 25 лет, через 45 лет после введения заповедного режима.

Объекты и методы исследования

Исследуемая ПП была заложена в 19-м квартале ПТЗ в сосняке сложном (*Pineta sylvestris composita (nemoro-boroherbosa)*) [7]; Ценофонд лесов Европейской России¹. Участок мониторинга, расположенный в условиях элювиальной ландшафтной позиции со слабо выраженным микрорельефом, представляет собой 5 площадок 10 × 10 м, последовательно граничащих друг с другом в направлении С-Ю. Согласно [10], почвенный покров данного участка соответствует дерново-подбурам, которые сформировались на аллювиальных отложениях легкого гранулометрического состава.

Ежегодно в июне проводили геоботанические описания по стандартной методике: определяли видовой состав, общее проективное покрытие ярусов древостоя, подроста и подлеска, травяного и мохового покрова; измеряли диаметр каждого дерева на высоте 1,3 м, пересчитывали число стволов подроста и подлеска по видам и классам высоты; участие каждого вида сосудистых растений определяли по шкале Браун-Бланке [27].

Методы анализа данных. Основное внимание уделено анализу данных видового состава растений травяно-кустарничкового яруса (ТКЯ), онтогенез которых длится от года до нескольких десятков лет, что позволяет использовать их как индикатор краткосрочных изменений условий местообитаний [26]. Помимо анализа изменений видового богатства и соотношения эколого-ценотических групп были выполнены оценки условий местообитания по факторам освещенности, влажности, кислотности и богатства почв с использованием диапазонных экологических шкал Цыганова [26] и точечных шкал Элленберга [28] и Ландольта [29] с учетом обилия. Нормированные оценки условий местообитания по шкалам Цыганова получены с использованием программы EcoScaleWin методом пересечения среднезвешенной середины интервала [4, 9].

Поскольку шкалы разных авторов отличаются диапазонами балловых значений, используемых для оценки условий произрастания видов, то для сравнения полученных результатов дополнительно были рассчитаны нормированные значения соответствующих показателей, которые приведены на рис. 1.

Кроме того, для прояснения сложной динамики показателя богатства почв выполнен анализ изменения числа видов-стенобионтов по фактору богатства почв азотом, как наиболее чувствительных индикаторов

¹ Ценофонд лесов Европейской России: http://cepl.rssi.ru/bio/flora/forestype3_pin_bn.html

изменения экологических условий [11, 12]. Эти оценки выполнены с использованием диапазонных шкал Цыганова. Ранее [8, 11] к стенобионтам по шкале богатства почв отнесены растения с шириной диапазона ≤ 5 баллов (размах шкалы – 11 баллов).

Результаты и обсуждение

Динамика древостоя и подроста

Ярус древостоя в пределах ПП сформирован сосной, березой, елью и липой. Формула основного яруса древостоя на начало наблюдений – 5С4Б1Лп, в конечный срок наблюдений – 6С3Б1Лп + Е. В подросте наиболее многочисленна липа порослевого происхождения.

Число стволов сосны оставалось постоянным во все годы наблюдений, составляя 220 шт. га⁻¹. Сумма площадей поперечного сечения стволов сосны за период 1991–2015 годов возросла с 27 до 36 м² га⁻¹. Численность березы сократилась с 400 до 160 шт. га⁻¹, но суммарная площадь их поперечного сечения (полнота) уменьшилась всего с 25 до 23 м² га⁻¹. У липы наблюдалось как отмирание тонкоствольных деревьев, так и переход из подроста в категорию древостоя, при росте полноты с 7 до 10 м² га⁻¹. Под пологом основного яруса древостоя развивается ель. Число стволов ели, относящихся к категории древостоя, возросло с 40 до 180 шт. га⁻¹ за счет перехода из подроста, но их диаметр – 6–10 см. Суммарная полнота для ели – менее 1 м² га⁻¹.

За годы наблюдений в подросте и подлеске было отмечено 12 видов: клен (*Acer platanoides* L.), лещина (*Corylus avellana* L.), волчегонник (*Daphne mezereum* L.), бересклет (*Euonymus verrucosa* Scop.), крушина (*Frangula alnus* Mill.), жимолость (*Lonicera xylosteum* L.), черемуха (*Padus avium* Mill.), дуб (*Quercus robur* L.), бузина (*Sambucus racemosa* L.), рябина (*Sorbus aucuparia* L.), ель, липа. Подрост сосны и березы отсутствует. Подрост липы, напротив, многочисленный (от 5 до 22 тыс. шт. га⁻¹ в разные годы), но большую часть стволов составляют побеги высотой до 1 м. Численность подроста ели снизилась с 860 до 380 шт. га⁻¹, но средневзвешенная высота выросла со 170 до 260 см. Подрост клена и дуба представлен единичными стволами. В подлеске преобладает лещина, достигающая пяти метров в высоту, число ее стволов варьирует год от года.

Динамика видов травяно-кустарничкового яруса

За все годы наблюдений на ПП было отмечено 55 видов. Число видов напочвенного покрова варьировало по годам от 23 до 33, из них 14 видов постоянно присутствовали в течение всего периода мониторинга, составляя от 42 до 61% видового состава.

Общее проективное покрытие ТКЯ относительно невелико и за годы наблюдений не превышало 35%,

покрытие большинства видов составляет менее 1%. Наибольшим участием обладают ландыш (*Convallaria majalis* L.), звездчатка (*Stellaria holostea*), вейник (*Calamagrostis arundinacea* L.), костяника (*Rubus saxatilis* L.).

Моховой покров на ПП выражен слабо (проективное покрытие менее 5%) и представлен преимущественно *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt. по валежу.

Анализ изменений условий местообитания

Обработка геоботанических описаний с использованием экологических шкал разных авторов показала схожий характер изменений для условий освещенности, влажности, богатства и кислотности почвы (рис. 1). Выявлено уменьшение освещенности ТКЯ за время наблюдений (рис. 1А) вследствие внедрения под полог основного яруса древостоя липы, ели и лещины, создающих по сравнению с сосной и березой большее затенение. Оценки условий увлажнения показывают незначительное повышение влажности почв (рис. 1С), что, по-видимому, также связано с изменением условий под пологом древостоя в результате затенения.

Изменение условий богатства почв имеет более сложную динамику, в которой можно выделить период некоторого снижения рассчитанных показателей, соответствующий 1991–1998 годам, и последовавший за этим относительный рост балловых значений (рис. 1В). Сложный характер динамики показателей оценки почвенного богатства на фоне монотонного изменения условий освещенности под пологом и влажности почв может быть связан с влиянием внешнего фактора, что требует дополнительного анализа.

Для условий кислотности почвы оценки по экологическим шкалам показывают слабовыраженное повышение балловых значений (рис. 1D), что соответствует снижению кислотности. Эта тенденция может объясняться наблюдающимся изменением качества хвойно-лиственного опада за счет увеличения доли листвы липы и лещины с более высоким содержанием катионов, чем в листьях березы и сосновой хвое [10].

Сравнительный анализ диапазонов толерантности видов, отмеченных на ПП в разные годы наблюдений, показывает их относительно слабую дифференциацию по фактору влажности почв (рис. 2А). Широкая зона перекрытия верхних и нижних границ их диапазонов толерантности свидетельствует о благоприятных условиях влажности почв исследуемого местообитания для всех видов, отмеченных во все сроки наблюдений. По требовательности видов к условиям освещенности перекрытие границ диапазонов составило один балл (график не приводится).

По фактору богатства почв азотом выявлено несовпадение границ толерантности с основным массивом ра-

стений для пяти видов богатых мест обитания: адокса (*Adoxa moschatellina* L.), сныть (*Aegopodium podagraria* L.), купырь (*Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm.), сердечник (*Cardamine impatiens* L.), ежевика (*Rubus caesius* L.), и видов, произрастающих преимущественно на бедных азотом почвах: ортилия (*Orthilia secunda* (L.) House), седмичник (*Trientalis europaea* L.), брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.), фиалки (*Viola collina* Bess., *Viola hirta* L.) (рис. 2В). Следует отметить, что сныть, адокса и ежевика, отсутствовавшие на ПП в начальные сроки наблюдений, появились только в 2000-х годах. По кислотности почв несовпадение границ толерантности с основным массивом растений показано для черники (*Vaccinium myrtillus* L.) (график не приводится).

Анализ динамики стенобионтов с разной требовательностью к богатству почв. На рис. 3 отражено распределение по годам наблюдений стенобионтов с разным предпочтением к богатству почвы: очень бедных мест обитания (баллы 1–5 соответствующей шкалы Цыганова); бедных мест обитания (баллы 3–7); требовательных к богатству почвы (баллы 5–9); наиболее требовательных к азотному питанию (баллы 7–10). Можно отметить, что при сохранении на ПП относительного постоянства присутствия растений бедных азотом местообитаний, число стенобионтов,

требовательных к богатству почвы к последним срокам наблюдений, увеличивается.

Мы предполагаем, что такое разнообразие видов напочвенного покрова по их требовательности к почвенному богатству может быть связано с неравномерным распределением в пространстве ПП подроста и деревьев ели и липы второго яруса, которые формируют хвойно-лиственной опад, отличающийся по своему качественному составу (С/Н и др.) от сосны и березы. Как следствие, создается мозаичность (пространственная неоднородность) кислотности и богатства почвы, что благоприятно для существования большего числа видов. По мнению [32], связь растений напочвенного покрова с качеством древесного листового опада более значима на бедных элементами питания почвах легкого гранулометрического состава, что соответствует почвам ПП.

Сохранению локальных условий обитания растений, малотребовательных к почвенным условиям, отчасти может способствовать и зоогенный фактор. На территории ПТЗ кабаны в поисках корневищ, грибов и насекомых периодически сдирают более плодородный верхний слой почвы до минерального горизонта полосами в 2–4 м² [5], таким образом создавая локусы бедных азотом участков почвы.

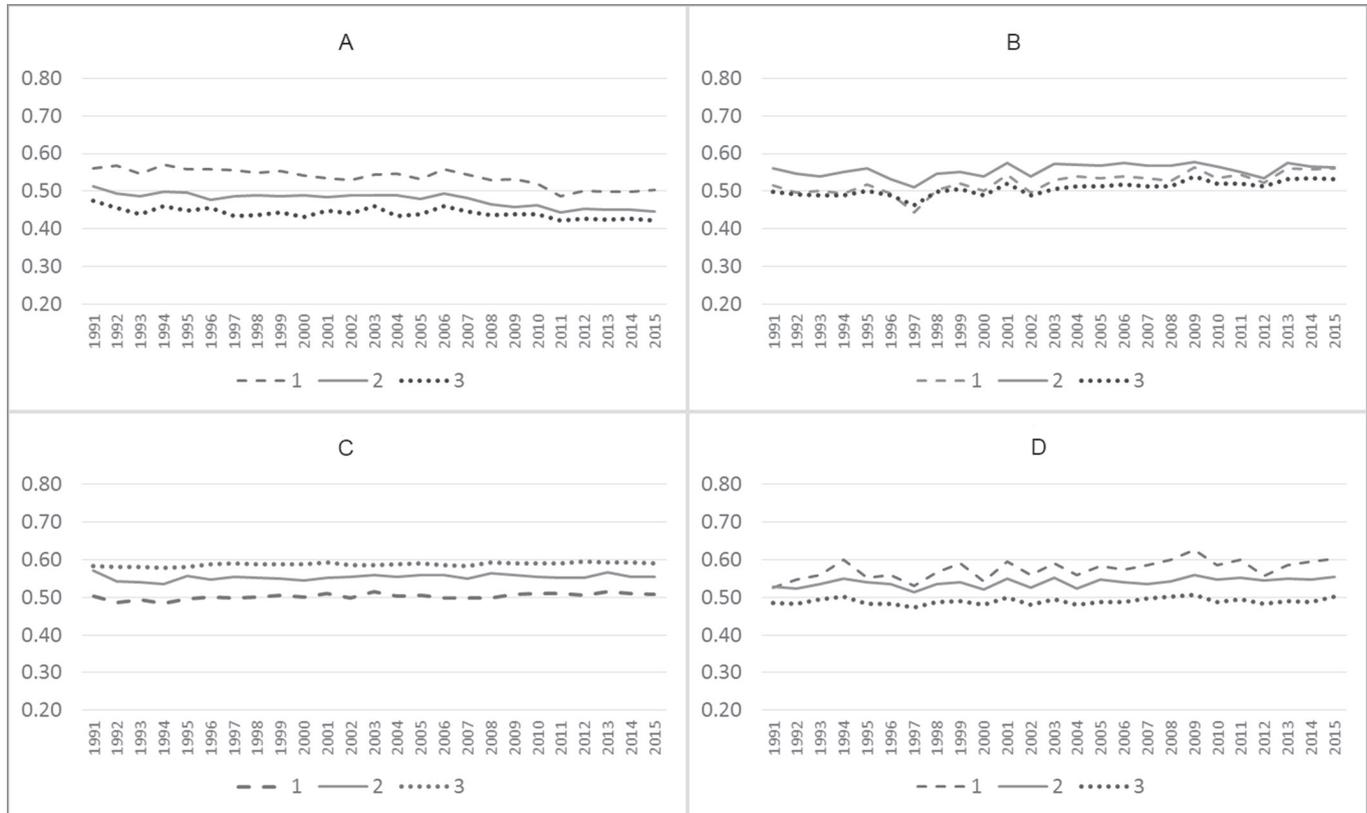


Рис. 1. Динамика условий освещенности (А), богатства почв (В), влажности (С) и кислотности почв (D): нормированные оценки по экологическим шкалам Элленберга (1), Ландольта (2), Цыганова (3); по оси абсцисс – сроки наблюдений, по оси ординат – балл нормированной оценки условий

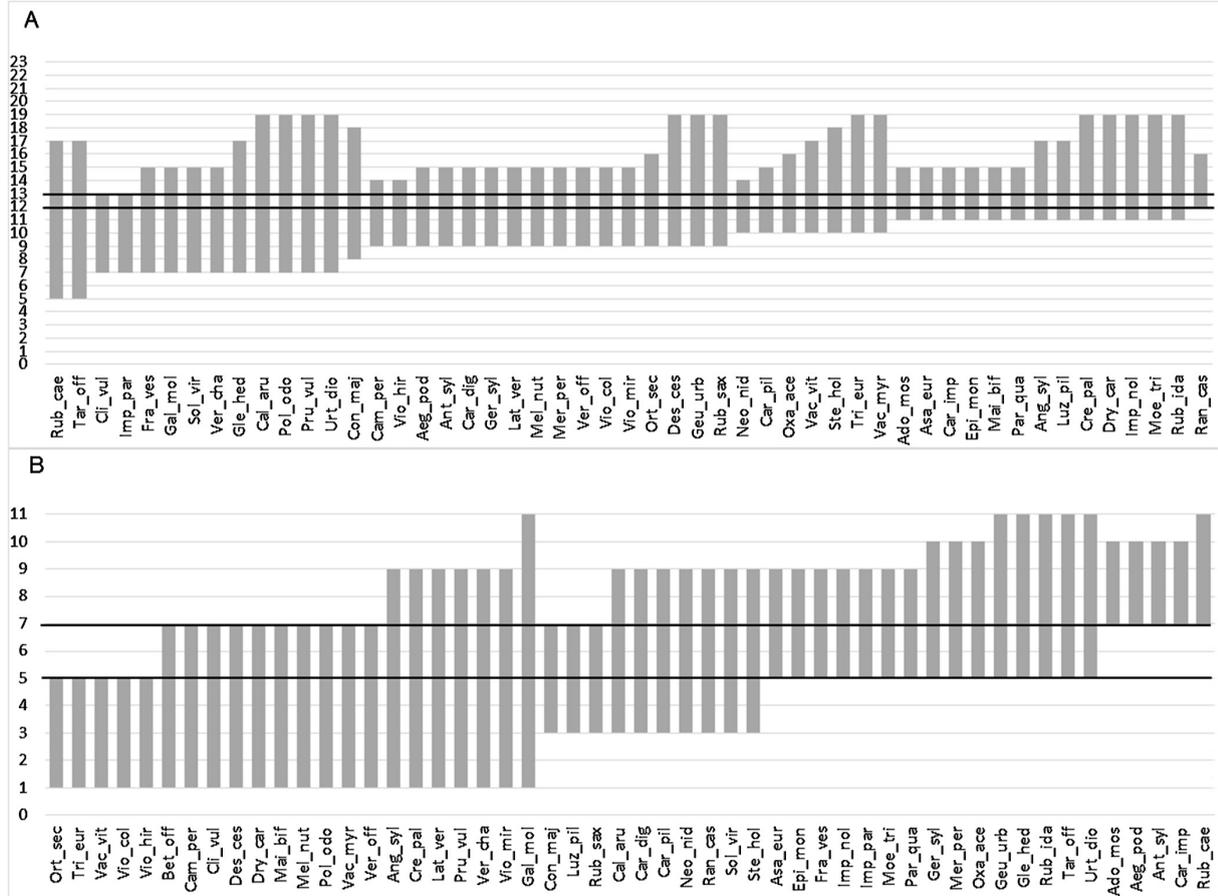


Рис. 2. Ординация растений травяно-кустарничкового яруса по градиентам экологических условий местообитания: А – влажности почв; В – богатства почв азотом; шаг оси ординат – 1 балл по шкале Цыганова; по оси абсцисс – названия растений (полные названия и сокращения даны в Приложении). Горизонтальными линиями показаны зоны перекрытия по минимальной верхней и максимальной нижней границе диапазонов толерантности. Названия и условные обозначения видов см. в приложении после списка литературы

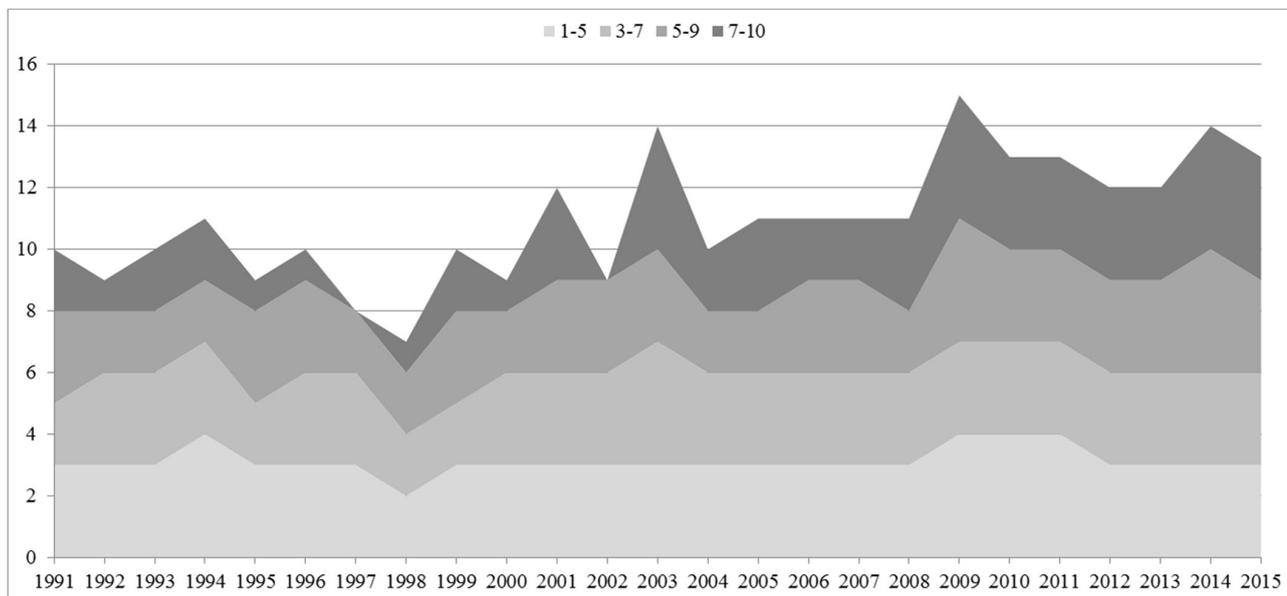


Рис. 3. Динамика видов стенобионтов на пробной площадке: по оси ординат – число стенобионтов разных групп растений по богатству почвы азотом (объяснения в тексте); по оси абсцисс – сроки наблюдений

Также следует отметить периодическое появление на ПП растений богатых условий обитания – одно- и двулетников, таких как сердечник и мерингия (*Moehringia trinervia* (L.) Clairv). Большая семенная продуктивность этих видов позволяет предположить постоянное присутствие их семян в почве, а появление вегетирующих особей в те или иные годы связать с благоприятными условиями для прорастания семян.

Кроме того, мы не исключаем влияния и других факторов, в том числе техногенного [31], на динамику видового состава напочвенного покрова исследуемого лесного фитоценоза, что требует специальных исследований.

Заключение

Представленные в статье данные ежегодных геоботанических описаний растительности, проводившихся в Приокско-Террасном заповеднике на постоянной пробной площади в сосняке сложном, позволили оценить связь сукцессионной динамики древостоя с изменениями в видовом составе напочвенного покрова. Первоначальная структура древесного яруса, сформировавшегося в результате зарастания сосной и березой участка после рубки соснового древостоя, меняется в результате развития елового подроста и перехода елей в состав древостоя и, одновременно, перехода липы из подроста в древостой. За 25-летний, относительно короткий для лесного фитоценоза временной отрезок эти изменения привели к повышению затененности и влажности под пологом древостоя и снижению кислотности почвы, о чем свидетельству-

ют оценки, полученные по результатам анализа динамики видов травяно-кустарничкового яруса с использованием экологических шкал.

Более сложный характер изменений выявлен для показателей богатства почв. Сохраняется присутствие видов, малотребовательных к богатству почвы азотом, таких как ортилия, седмичник, брусника. За исследуемый период появились и закрепились в составе сообщества растения, являющиеся по лесоводственной классификации [3] индикаторами богатых почвенных условий, такие как сныть и вороний глаз четырехлистый (*Paris quadrifolia* L.). Таким образом, в последние годы на ПП одновременно присутствуют виды-стенобионты с неперекрывающимися диапазонами значений экологических ниш по почвенному богатству.

Полученные данные изменения видового состава и экологических условий в сосняке сложном, сформировавшемся на одном из участков Приокско-Террасного заповедника после введения заповедного режима, отражают тенденции естественного развития данного типа лесных фитоценозов в условиях подзоны хвойно-широколиственных лесов.

Благодарности. Авторы благодарят проф., д.б.н. В.Г. Онипченко за возможность работы с данными геоботанического мониторинга, а также коллег, аспирантов и студентов МГУ им. М.В. Ломоносова за помощь в сборе материалов. Работа выполнена в рамках гос. задания ФИЦ ПНЦБИ РАН (тема ИФХиБПП РАН № АААА-А18-118013190176-2).

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Андреева МВ, Онипченко ВГ Многолетний мониторинг растительного сообщества черноольшаника. Труды Приокско-Террасного заповедника. Тула: Аквариус. 2015(6):97-103.
2. Бобровский МВ. Лесные почвы Европейской России: биотические и антропогенные факторы формирования. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010.
3. Воробьев ДВ. Типы лесов Европейской части СССР. Киев: Изд-во АН УССР; 1953.
4. Грохлина ТИ, Ханина ЛГ. Автоматизация обработки геоботанических описаний по экологическим шкалам. Материалы II Всероссийской научной конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия». Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т.; 2006:87-9.
5. Заболоцкая ЛВ. Интродукция охотничьих зверей и птиц на юге Подмосковья. В кн. Экосистемы Южного Подмосковья (отв. ред. АГ Назаров, ЛВ Заболоцкая). М.: Наука; 1979:198-233.
6. Заугольнова ЛБ. Иерархический подход к анализу лесной растительности малого речного бассейна (на примере Приокско-Террасного заповедника). Ботанический журнал. 1999;84(8):42-56.
7. Заугольнова ЛБ, Морозова ОВ. Типология и классификация лесов европейской России: методические подходы и возможности их реализации. Лесоведение. 2006(1):34-48.
8. Зубкова ЕВ. Изменения соотношения реализованных экологических ниш растений в сообществах при сукцессии. Известия Самарского научного центра РАН. 2009;11(7):1634-9.
9. Зубкова ЕВ, Ханина ЛГ, Грохлина ТИ, Дорогова ЮА. Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы EcoScaleWin. Йошкар-Ола: МарГУ; 2008.
10. Иванов ИВ, Шадриков ИГ, Асаинова ЖС, Дмитриков ЛМ. Пространственно-временные соотношения почвенного и растительного покрова на границе южной тайги и смешанных лесов в

- условиях антропогенного воздействия / Почвенные процессы и пространственно-временная организация почв. М.: Наука; 2006. с. 78-97.
11. Комаров АС, Зубкова ЕВ. Динамика распределения экологических ниш в сообществах лесных растений при сукцессии. Математическая биология и биоинформатика. 2012;7(1):152-61.
 12. Комаров АС, Зубкова ЕВ. О стенобионтности и эврибионтности. Известия Самарского научного центра РАН. 2012;14(1):1268-71.
 13. Костенчук НА, Шахова ОВ. Основные типы сосновых лесов Приокско-Террасного заповедника. В кн. Экосистемы Южного Подмосковья (отв. ред. АГ Назаров, ЛВ Заблочкая). М.: Наука; 1979. с. 94-120.
 14. Логофет ДО, Маслов АА. Анализ мелкомасштабной динамики двух видов-доминантов в сосняке чернично-бруснично-долгомошном. II. Неоднородная марковская цепь и осредненные показатели. Ж общ биол. 2018;79(2):135-47.
 15. Маслов АА. Динамика фитоцено-экологических групп видов и типов леса в ходе природных сукцессий заповедных лесов центра Русской равнины. Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1998;103(2):34-43.
 16. Маслов АА. Сукцессионная динамика древостоя и нижних ярусов в послепожарном 100-летнем сосняке лишайниково-зеленомошном. Лесоведение. 2002;(2):23-9.
 17. Осипов ИН. Топонимика Приокско-Террасного заповедника. Пушино, ОНТИ НЦБИ; 1999.
 18. Заугольнова ЛБ, ред. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М.: Научный мир; 2000.
 19. Пешкова НВ, Андряшкина НИ. К оценке индикаторной роли травяно-кустарничкового яруса в горных фитоценозах Полярного Урала (на примере окрестностей горы Черной). Сибирский экологический журнал. 2009;(5):665-72.
 20. Припутина ИВ, Зубкова ЕВ, Комаров АС. Ретроспективная оценка динамики обеспеченности почв азотом сосновых лесов ближнего Подмосковья по данным фитоиндикации. Лесоведение. 2015;(3):172-81.
 21. Разумовский СМ, Киселева КВ. К характеристике растительности Приокско-Террасного государственного заповедника. Труды по экологии и биогеографии (полное собрание сочинений). М.: Товарищество научных изданий КМК. 2011:395-407.
 22. Рысин ЛП. Растительность некоторых типов леса в Серебряноборском опытном лесничестве. В кн.: Стационарные биогеоценотические исследования в подзоне южной тайги. М.: Наука; 1964. с. 5-12.
 23. Рысин ЛП, Савельева ЛИ, Полякова ГА, Рысин СЛ, Беднова ОВ, Маслов АА. Мониторинг рекреационных лесов. М.: ОНТИ ПНЦ РАН, 2003.
 24. Рысин ЛП, Алексахина ТИ, Быков АВ, Колесников АВ и соавт. Серебряноборское опытное лесничество: 65 лет лесного мониторинга. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010.
 25. Черепанов СК. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья; 1995.
 26. Цыганов ДН. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука; 1983.
- Общий список литературы/Reference List**
1. Andreyeva MV, Onipchenko VG. [Long-term monitoring of black alder stand]. Trudy Prioksko-Terrasnogo Zapovednika. 2015(6):97–103. (In Russ.)
 2. Bobrovskiy MV. Lesnye Pochvy Yevropeyskoy Rossii: Bioticheskiye i Antropogennyye Faktory Formirovaniya. [Forest Soils of European Russia: Biotic and Anthropogenic factors of Formation]. Moscow: Tovarishchestvo Nauchnykh Izdaniy KMK; 2010. (In Russ.)
 3. Vorobyev DV. Tipy Lesov Yevropeyskoy Chasti SSSR. [Types of Forests in the European Part of the USSR]. Kiev: Izdatelstvo AN USSR; 1953. (In Russ.)
 4. Grokhlina TI, Khanina LG. [Automation of processing of geobotanical descriptions by ecological scales]. In: Materialy II Vsyerossiyskoy Nauchnoy Konfrentsii "Printsipy i Sposoby Sokhraneniya Bioraznობraziya". Yoshkar-Ola; 2006. p. 87-9. (In Russ.)
 5. Zabolotskaya LV. [Introduction of hunting animals and birds in the South of the Moscow region]. In: Nazarov AG, Zabolotskaya LV, eds. Ekosistemy Yuzhnogo Podmoskovya. Moscow: Nauka; 1979. p. 198-233. (In Russ.)
 6. Zaugolnova LB. [Hierarchical approach to the analysis of forest vegetation of the small river basin as exemplified with the Prioksko-Terrasny reserve]. Botanicheskiy zhurnal. 1999;84(8):42-56. (In Russ.)
 7. Zaugolnova LB, Morozova OV. [Typology and classification of forests in European Russia: methodological approaches and opportunities for their implementation]. Lesovedeniye. 2006(1):34-48. (In Russ.)
 8. Zubkova YeV. [Changes in the ratio of realized ecological niches of plants in communities during succession]. Izvestiya Samarskogo Nauchnogo Tsentra RAN. 2009;11(7):1634-9. (In Russ.)
 9. Zubkova YeV, Khanina LG, Grokhlina TI, Dorogova YuA. Kompyuternaya Obrabotka Geobotanicheskikh Opisanii po Ekologicheskim Shkalam с Pomoschyu Programmy EcoScaleWin. [Computer Processing of Geobotanical Descriptions on Eco-

- logical Ucales using the EcoScaleWin software]. Yoshkar-Ola: MarGU; 2008. (In Russ.)
10. Ivanov IV, Shadrikov IG, Asainova ZhS, Dmitrakov LM. [Spatio-temporal relations of soil and vegetation cover on the border of the southern taiga and mixed forests under anthropogenic influence]. In: Pochevnyye Protsessy i Prostranstvenno-Vremennaya Organozatsiya Pochv. [Soil Processes and Spatio-Temporal Organization of Soils]. Moscow: Nauka; 2006. p. 78-97. (In Russ.)
 11. Komarov AS, Zubkova YeV. [Dynamics of distribution of ecological niches in forest plant communities during succession]. *Matematicheskaya Biologiya i Bioinformatika*. 2012;7(1):152-61. (In Russ.)
 12. Komarov AS, Zubkova YeV. [On stenobionts and evribionts]. *Izvestiya Samarskogo Nauchnogo Tsentra RAN*. 2012b;14(1):1268-71. (In Russ.)
 13. Kostenchuk NA, Shakhova OV. [The main types of pine forests of the Prioksko-Terrasny nature reserve]. In: Nazarov AG, Zabolotskaya LV, eds. *Ekosistemy Yuzhnogo Podmoskovya*. Moscow: Nauka; 1979. p. 94-120. (In Russ.)
 14. Logofet DO, Maslov AA. [Analyzing the fine-scale dynamics of two dominant species in a *Pol-ytrichum-Myrtillus* pine forest. II. Inhomogeneous Markov chain and the averaged indices]. *Zhurnal Obshchey Biologii*. 2018;79(2):135-47 (In Russ.).
 15. Maslov AA. [Dynamics of ecological species groups and types during natural successions in central Russian preserved forests]. *Biulleten Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody Otdel Biologicheskoy*. 1998;103(2):34-43. (In Russ.)
 16. Maslov AA. [Successional dynamics of tree stand and understory in a fire-regenerated *Cladina-Vaccinium* type *Pinus sylvestris* forest]. *Lesovedeniye*. 2002;(2):23-9. (In Russ.)
 17. Osipov IN. *Toponimika Prioksko-Terrasnogo Zapovednika*. [Toponymy of the Prioksko-Terrasny Nature Reserve]. Pushchino: ONTI NTSBI; 1999. (In Russ.)
 18. Zaigolnova LB, ed. *Otsenka i Sokhraneniye Bioraznobraziya Lesnogo Pokrova v Zapovednikakh Yevropeyskoy Rossii*. [Assessment and Conservation of Forest Cover Biodiversity in Reserves of European Russia]. Moscow: Nauchnyy Mir; 2000. (In Russ.)
 19. Peshkova NV, Andreyashkina NI. [On the assessment of the indicative role of the herb-dwarf shrub layer in mountain phytocenoses of the Polar Urals (with special reference to the environs of the Chernaya mountain)]. *Sibirskiy Ekologicheskoy Zhurnal*. 2009;(5):665-72. (In Russ.)
 20. Pripulina IV, Zubkova YeV, Komarov AS. [Dynamics of nitrogen availability of pine forests of Moscow vicinities based on phytoindication: A retrospective assessment]. *Lesovedeniye*. 2015;(3):172-81. (In Russ.)
 21. Razumovskiy SM, Kiseleva KV. [On vegetation features of the Prioksko-Terrasny state reserve]. In: *Trudy po Ekologii i Biogeografii (Polnoye Sobraniye Sochineniy)*. Moscow: Tovarishestvo Nauchnykh Izdaniy KMK; 2011. p. 395-407. (In Russ.)
 22. Rysin LP. [The vegetation of some forest types in Serebryanoborskiy experimental forest area]. In: *Statsionarnye Biogeotsenoticheskiye Issledovaniya v Podzone Yuzhnoy Taygi*. Moscow: Nauka; 1964. p. 5-12. (In Russ.)
 23. Rysin LP, Saveleva LI, Poliakova GA, Rysin SL, Bednova OV, Maslov AA. *Monitoring Rekreatsionnykh Lesov*. [Monitoring of Recreational Forests]. Moscow: ONTI PNTS RAN; 2003. (In Russ.)
 24. Rysin LP, Aleksakhina TI, Bykov AV, Kolesnikov AV et al. *Serebrianoborskoye Opytnoye Lesnichestvo: 65 Let Lesnogo Monitoringa*. [Serebryanoborskoye Experimental Forestry: 65 Years of Forest Monitoring]. Moscow: Tovarishestvo Nauchnykh Izdaniy KMK; 2010. (In Russ.)
 25. Cherepanov SK. *Sosudistye Rasteniya Rossii i Sopredelnykh Gosudarstv (v Predelakh Byvshego SSSR)*. [Vascular plants of Russia and Neighboring Countries (within the Boederss of Former USSR)]. Saint Petersburg: Mir i Semya; 1995. (In Russ.)
 26. Tsyganov DN. *Fitoindikatsiya Ekologicheskikh Rezhimov v Podzone Khvoyno-Shirokolistvennykh Lesov*. [Phytoindication of Ecological Conditions in the Subzone of Coniferous and Broad-Leaved Forests]. Moscow: Nauka; 1983. (In Russ.)
 27. Braun-Blanquet J. *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationkunde*. Wien, New York; 1964.
 28. Ellenberg H, Weber HE, Düll R, Wirth V, Werner W, Paulißen D. *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. [Indicator values of plants in Central Europe]. *Scripta Geobotanica*. V. 18. Verlag Erich Goltze KG, Göttingen; 1991.
 29. Landolt E. *Okologische Zeigerwerte zur Sweizer Flora*. *Veroff Geobot Ins. ETH. Zurich*. 1977;64:1-208.
 30. Naaf T, Kolk J. Initial site conditions and interactions between multiple drivers determine herb-layer changes over five decades in temperate forests. *Forest Ecol Manag*. 2016;366:153-65. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.01.041>.
 31. Pripulina I, Zubkova E, Shanin V, Smirnov V, Komarov A. Evidence of plant biodiversity changes as a result of nitrogen deposition in permanent pine forest plots in central Russia. *Ecoscience*. 2014;21(3-4):286-300.
 32. Van Oijen D, Feijen M, Hommel P, den Ouden J, de Waal R. Effects of tree species composition on within-forest distribution of understory species. *Appl Veg Sci*. 2005;8:155-66.

Приложение. Названия и условные обозначения видов на рис. 2 (латинские названия даны по [25])

Название латинское	Название русское	Сокращение
<i>Adoxa moschatellina</i> L.	Адокса мускусная	AdMos
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	Сныть обыкновенная	AegPo
<i>Anemone ranunculoides</i> L.	Ветреница лютичная	AnemRan
<i>Angelica sylvestris</i> L.	Дудник лесной	AngSylv
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	Купырь лесной	AntSyl
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	Кочедыжник женский	AthF-f
<i>Asarum europaeum</i> L.	Копытень европейский	AsEur
<i>Betonica officinalis</i> L.	Буквица лекарственная	BetOff
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	Вейник тростниковидный	CalAr
<i>Campanula persicifolia</i> L.	Колокольчик персиколистный	CamPer
<i>Cardamine impatiens</i> L.	Сердечник недотрога	CarImp
<i>Carex digitata</i> L.	Осока пальчатая	CarDig
<i>Carex pilosa</i> Scop.	Осока волосистая	CarPil
<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench	Скерда болотная	CrepPal
<i>Clinopodium vulgare</i> L.	Пахучка обыкновенная	ClinV
<i>Convallaria majalis</i> L.	Ландыш майский	ConMaj
<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench	Скерда болотная	CrepPal
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	Луговик дернистый	DesCes
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P. Fuchs	Щитовник шартский	DrCart
<i>Epilobium montanum</i> L.	Кипрей горный	EpiMon
<i>Fragaria vesca</i> L.	Земляника обыкновенная	FrVes
<i>Galium mollugo</i> L.	Подмаренник мягкий	GaMol
<i>Geranium sylvaticum</i> L.	Герань лесная	GerSyl
<i>Geum rivale</i> L.	Гравилат речной	GeRiv
<i>Geum urbanum</i> L.	Гравилат городской	GeUrb
<i>Glechoma hederacea</i> L.	Будра плющевидная	GIHed
<i>Impatiens noli-tangere</i> L.	Недотрога обыкновенная	ImpN-Tan
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	Чина весенняя	LatVer
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	Ожика волосистая	LuzPi
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	Майник двулистный	MaBi
<i>Melica nutans</i> L.	Перловник поникающий	MelNu
<i>Mercurialis perennis</i> L.	Пролестник многолетний	MerPer
<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.	Мерингия трехжилковая	MoeTr
<i>Neottia nidus-avis</i> (L.) Rich.	Гнездовка настоящая	NeNid-av
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	Ортилия однобокая	OrtSec
<i>Oxalis acetosella</i> L.	Кислица обыкновенная	OxAc
<i>Paris quadrifolia</i> L.	Вороний глаз четырехлистный	PaQ
<i>Poa trivialis</i> L.	Мятлик обыкновенный	PoaTriv
<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce	Купена душистая	PolOd
<i>Prunella vulgaris</i> L.	Черноголовка обыкновенная	PruVul
<i>Ranunculus cassubicus</i> L.	Лютик кашубский	RanCas
<i>Rubus caesius</i> L.	Ежевика	RubCaes
<i>Rubus idaeus</i> L.	Малина обыкновенная	RubId
<i>Rubus saxatilis</i> L.	Костяника	RubSax
<i>Selinum carvifolia</i> (L.) L.	Гирча тминолистная	SelCarv
<i>Solidago virgaurea</i> L.	Золотарник обыкновенный	SolVirg
<i>Stellaria holostea</i> L.	Звездчатка жестколистная	StHol
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	Звездчатка средняя	StMed
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	Одуванчик лекарственный	TarOff
<i>Trientalis europaea</i> L.	Седмичник европейский	TriEur
<i>Urtica dioica</i> L.	Крапива двудомная	UrDio
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	Черника	VacMyr
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	Брусника	VacV-id
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	Вероника дубравная	VerCh
<i>Veronica officinalis</i> L.	Вероника лекарственная	VerOff
<i>Viola collina</i> Bess.	Фиалка холмовая	VioCol
<i>Viola hirta</i> L.	Фиалка опушенная	ViolHir
<i>Viola mirabilis</i> L.	Фиалка удивительная	ViMir