

## СОДЕРЖАНИЕ

---

---

Номер 6, 2022

---

---

### Оригинальные статьи

Оценка и приоритизация территорий для сохранения биоразнообразия на примере центра Европейской части России

*Е. Н. Букварева, А. А. Алейников, О. А. Климанова, Л. А. Титова,  
Т. В. Свиридова, А. В. Щербаков*

595

Оценка и картографирование ценотического разнообразия лесов Московского региона

*Т. В. Черненкова, И. П. Котлов, Н. Г. Беляева, Е. Г. Суслова, О. В. Морозова*

617

Биологическое разнообразие коренных типов леса в заповедных лесных участках Московского региона

*А. А. Маслов*

631

Ценотическое разнообразие и долговременная динамика массива “Вепский лес”

*Е. В. Шорохова, А. А. Корепин, Е. А. Капица, Г. В. Березин,  
А. А. Шорохов, М. А. Шорохова*

643

Фрагментация и разнообразие лесов национального парка “Валдайский”

*Е. А. Белоновская, А. Н. Кренке, А. А. Тишков,  
Н. Г. Царевская, И. Г. Хмельщикова*

658

Флористическое разнообразие ксеро-мезофитных широколиственных лесов Юго-Запада России

*Ю. А. Семенищенков*

674

Биоразнообразие и география горных бореальных лесов Северного Забайкалья

*Г. Н. Огуреева, М. В. Бочарников, А. А. Виноградов*

687

Видовое разнообразие лиственничников Амурской области и Якутии

*А. В. Иванов, Г. Ф. Дарман, И. Д. Соловьев, И. Н. Смукина, С. В. Брянин*

703

Видовое и ценотическое разнообразие сообществ пойменных лесов на Северо-Востоке России

*В. Ю. Нешатаев, В. Ю. Нешатаева, Н. В. Синельникова, К. И. Скворцов*

713

---

---

Правила для авторов

727

---

---

## CONTENTS

---

---

No. 6, 2022

---

---

### Original Articles

Territories Assessment and Prioritisation for the Biodiversity Conservation on the Example of the Centre of the European Russia <i>Ye. N. Bukhareva, A. A. Aleynikov, O. A. Klimanova, L. A. Titova, T. V. Sviridova, and A. V. Shcherbakov</i>	595
Assessment and Mapping of the Cenotic Diversity of the Moscow Region's Forests <i>T. V. Chernenkova, I. P. Kotlov, N. G. Belyaeva, Ye. G. Suslova, and O. V. Morozova</i>	617
Biodiversity of the Native Forest Types in Strict Scientific Forest Reserves of the Moscow Region <i>A. A. Maslov</i>	631
Cenotic Diversity and the Long-Term Dynamics of the Primeval Middle Boreal Forests <i>E. V. Shorohova, A. A. Korepin, E. A. Kapitsa, G. V. Berezin, A. A. Shorohov, and M. A. Shorohova</i>	643
Fragmentation and Diversity of the "Valdaisky" National Park Forests <i>Ye. A. Belonovskaya, A. N. Krenke, A. A. Tishkov, N. G. Tsarevskaya, and I. G. Khmelshchikova</i>	658
Floristic Diversity of the Xero-Mesophytic Broadleaved Forests of the Russia's South-West <i>Yu. A. Semenishchenkov</i>	674
Biodiversity and Geography of the Boreal Mountain Forests of the Northern Baikal Region <i>G. N. Ogureeva, M. V. Bocharnikov, and A. A. Vinogradov</i>	687
Amur Region's and Yakutia's Larch Forests' Species Abundance <i>A. V. Ivanov, G. V. Darman, I. D. Solovyov, I. N. Smuskina, and S. V. Bryanin</i>	703
Species and Coenotic Diversity of the Floodplain Forests' Communities in the North-East of Russia <i>V. Yu. Neshatayev, V. Yu. Neshatayeva, N. V. Sinelnikova, and K. I. Skvortsov</i>	713
Author Guidelines	727

---

---

УДК 574/577

## ОЦЕНКА И ПРИОРИТИЗАЦИЯ ТЕРРИТОРИЙ ДЛЯ СОХРАНЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ НА ПРИМЕРЕ ЦЕНТРА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ<sup>1</sup>

© 2022 г. Е. Н. Букварева<sup>а, \*</sup>, А. А. Алейников<sup>б</sup>, О. А. Климанова<sup>с</sup>, Л. А. Титова<sup>с</sup>,  
Т. В. Свиридова<sup>д</sup>, А. В. Щербаков<sup>е</sup>

<sup>а</sup>Центр охраны дикой природы, ул. Вавилова, д. 41, Москва, 117312 Россия

<sup>б</sup>Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, ул. Профсоюзная, д. 84/32, Москва, 117997 Россия

<sup>с</sup>Географический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова, ул. Ленинские горы д. 1, ГСП – 1, Москва, 119991 Россия

<sup>д</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский проспект, д. 33, Москва, 119071 Россия

<sup>е</sup>Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова, ул. Ленинские горы д. 1, ГСП – 1, Москва, 119991 Россия

\*E-mail: bukvarева@gmail.com

Поступила в редакцию 17.01.2022 г.

После доработки 05.05.2022 г.

Принята к публикации 07.06.2022 г.

Для адекватного учета и эффективного управления биоразнообразием и экосистемными услугами на обширной и чрезвычайно гетерогенной территории России необходим многоуровневый подход, интегрирующий задачи сохранения биоразнообразия на разных иерархических уровнях (разнообразие экосистем и видов), и на разных уровнях территориального управления. На примере Центрального федерального округа РФ рассмотрена предварительная методика приоритизации территорий для сохранения биоразнообразия на трех уровнях управления (федеральный округ – субъекты – муниципальные районы). Для приоритизации территорий использованы показатели редкости генерализованных типов экосистем в пределах этих территорий и значения территорий для сохранения “краснокнижных” видов животных и растений. Показано, что приоритетные для сохранения биоразнообразия генерализованные типы экосистем различаются как на разных территориальных уровнях, так и на разных территориях внутри одного уровня. Также возникает противоречие между управленческими задачами сохранения разнообразия видов, требующих обширных местообитаний, и сохранения редких экосистем, имеющих малую площадь. Эти противоречия могут быть решены на основе разработки природоохранных стратегий для разных уровней территориального управления.

*Ключевые слова:* биоразнообразие, экосистемное функционирование, экосистемные услуги, территориальный уровень управления, лесной район.

DOI: 10.31857/S0024114822060031

Задача сохранения экосистем суши и биоразнообразия, а также интеграции их ценности в национальное и местное территориальное и экономическое планирование содержится в Целях устойчивого развития ООН (Moiheidin, Caballe-ro, 2015). В России поставлена задача формирования экосистемного учета (United ..., 2021) в рамках системы природно-экономического учета (ЭУ СПЭУ). Осознание ценности экосистем для качества жизни населения отражено в документах по реализации Государственной програм-

мы РФ “Комплексное развитие сельских территорий” (Постановление ..., 2019), предполагающей проекты по улучшению качества природной среды в рамках деятельности органов местного самоуправления. Утверждение Стратегии социально-экономического развития Российской Федерации с низким уровнем выбросов парниковых газов до 2050 года (Распоряжение ..., 2021) актуализирует работы по оценке качества и состояния экосистем лесов и представляемых ими экосистемных услуг. Формально задачи сохранения биоразнообразия реализуются в рамках национальных проектов РФ и учитываются на уровне субъектов Федерации и федеральных округов. В этой связи становится актуальной задача интеграции фундаментальных научных данных о зависимостях

<sup>1</sup> Исследование выполнено в рамках ГЗ ЦЭПЛ РАН (№ 121121600118-8), ГЗ каф. физ. географии мира и геоэкологии географ. ф-та МГУ им. М.В. Ломоносова (№ 121040100322-8), ГЗ ИПЭЭ РАН (№ АААА-А18-118042490055-7, № 0089-2021-0010).

между биоразнообразием, экосистемным функционированием (ЭФ) и экосистемными услугами (ЭУ) в системы планирования территориального развития и сохранения биоразнообразия.

На обширной территории России адекватный учет экосистем, биоразнообразия и экосистемных услуг для управления ими может быть обеспечен только на основе многоуровневого подхода, учитывающего специфику регионов и разных уровней территориального управления (Экосистемные услуги ..., 2020).

Цель статьи – проанализировать возможности и проблемы использования многоуровневого подхода (с учетом как иерархических уровней биоразнообразия, так и территориальных уровней управления) для приоритизации территорий и экосистем при принятии управленческих решений в области сохранения биоразнообразия. Первая часть статьи содержит краткий обзор современных представлений о связях между биоразнообразием и ЭФ/ЭУ на разных масштабах и в разных условиях. Затем представлена предварительная методика многоуровневой оценки важности экосистем и территорий для сохранения биоразнообразия, разработанная в рамках проекта ТЕЕВ-Russia, и проанализированы основные результаты ее апробации на примере Центрального федерального округа РФ. В заключительной части статьи рассмотрены главные проблемы и вопросы, которые требуют решения для дальнейшей разработки методики многоуровневой оценки территорий в целях сохранения биоразнообразия.

## 1. БИОРАЗНООБРАЗИЕ КАК ОСНОВА ЭКОСИСТЕМНЫХ ФУНКЦИЙ И ЭКОСИСТЕМНЫХ УСЛУГ

В настоящее время биоразнообразие признано одним из необходимых условий благополучия людей и достижения целей устойчивого развития, а в более узком научном смысле – ключевым фактором экосистемного функционирования, ослабление которого ведет к утрате жизненно важных экосистемных услуг (Cardinale et al., 2012; Tilman et al., 2014; IPBES, 2018; Van der Plas, 2019; Тебенькова и др., 2019; Лукина и др., 2020).

Для обеспечения ЭФ и ЭУ важны все иерархические уровни биоразнообразия – генетическое и фенотипическое разнообразие в популяциях и видах, разнообразие видов внутри сообществ и экосистем, разнообразие экосистем внутри ландшафтов и территорий различного размера (Букварева, Алещенко, 2013; Shin et al., 2019; Лукина и др., 2020; Arneeth et al., 2020). Задача сохранения внутривидового генетического разнообразия важна, прежде всего, в отношении редких и исчезающих видов, а также эксплуатируемых промысловых объектов. Сохранение лесных генетических ре-

сурсов рассматривается как основа обеспечения людей качественной лесной продукцией, а также эффективного выполнения лесами важнейших экосистемных услуг (Graudal et al., 2020). Однако далее в статье мы рассматриваем только разнообразие видов и типов экосистем.

Современное понимание взаимосвязей между биоразнообразием и ЭФ основано, прежде всего, на результатах сотен экспериментов, в которых измеряли показатели ЭФ (продуктивность, биомасса, запасы углерода, эффективность использования ресурсов и др.) в сообществах, искусственно составленных из разного числа видов. Наибольшее количество подобных экспериментов были проведены с травянистыми растениями на небольших участках или в контейнерах, размер которых не превышал нескольких квадратных метров, также использовали экспериментальные сообщества водных, наземных и почвенных беспозвоночных животных, водорослей, простейших и бактерий (Eisenhauer et al., 2019; Van der Plas, 2019). Относительно небольшая часть экспериментов была проведена с искусственными посадками деревьев на площадках в несколько десятков квадратных метров (Brulheide et al., 2014; Verheyen et al., 2016). Эксперименты показали преобладание положительного влияния видового разнообразия на объем и устойчивость ЭФ. Однако практическое применение этих знаний в реальных условиях требует перехода к пространственно неоднородным территориям и масштабам, актуальным для управления в сфере охраны природы и природопользования (Cardinale et al., 2012; Brose, Hillebrand, 2016; Isbell et al., 2017).

Объединение классического для экологии тезиса о влиянии внешних условий на показатели видового разнообразия и ЭФ с современным пониманием того, как биоразнообразие влияет на ЭФ, формирует так называемую “новую парадигму” в области представлений о взаимодействии биоразнообразия и ЭФ (Loreau, 2010; Eisenhauer et al., 2019; Van der Plas, 2019). Специальные методы статистического анализа (в том числе – “*structural equation modeling*”, SEM) позволяют отделить воздействие внешних условий на биоразнообразие и ЭФ от воздействия биоразнообразия на ЭФ. Исследований экосистем в реальных условиях проведено значительно меньше, чем экспериментальных работ. Тем не менее показано, что в реальных условиях влияние биоразнообразия на ЭФ сопоставимо, а иногда превышает влияние абиотических факторов (Duffy et al., 2017; Van der Plas, 2019). Характер зависимостей между биоразнообразием и ЭФ (линейная позитивная или негативная, унимодальная, U-образная и т.п.), а также степень их статистической достоверности зависят от природных условий (климатические показатели, богатство почв, обеспеченность влагой и т.п.), степени антропогенной нарушенности (за-

грязнения, нарушенность местообитаний, интенсивность хозяйственного использования и др.), специфики биоценозов и популяций (межвидовые взаимодействия, трофическая структура популяций и т.п.). Тем не менее для травянистых, лесных, почвенных, пресноводных и морских сообществ выявлено преобладание положительных зависимостей между биоразнообразием и различными показателями ЭФ (Duffy et al., 2017; IPBES, 2018; Eisenhauer et al., 2019; Van der Plas, 2019).

Для лесных экосистем анализ более 700 тысяч площадок в 13 экорегионах по всему миру показал подавляющее преобладание положительных зависимостей между видовым богатством деревьев и продуктивностью экосистем (Liang et al., 2016). Однако, как показано для США (Watson et al., 2015), Китая (Baruffol et al., 2013; Chen et al., 2018) и европейских лесов (Vila et al., 2013), в разных типах леса и в разных условиях выявленные положительные зависимости различаются детальными характеристиками. В тропических лесах также обнаружены положительные зависимости (Cavanaugh et al., 2014; Poorter et al., 2015, 2017; Jucker et al., 2016b; Sullivan et al., 2017), хотя здесь частота их выявления не превышает частоту негативных зависимостей или же отсутствие любых зависимостей (Van der Plas, 2019). Ряд исследований, проведенных в Канаде (Paquette, Messier, 2011), Китае (Wu et al., 2015; Li et al., 2018; Liu et al., 2018), Европе (Jucker et al., 2016a; Ratcliffe et al., 2016), США (Potter, Woodall, 2014) и Японии (Mori, 2018a), показал, что положительное влияние разнообразия на ЭФ ослабевает и даже становится отрицательным при увеличении количества доступных для организмов ресурсов (в качестве показателей использовались климатические и биоклиматические индексы, а также средняя продуктивность лесов). Кроме того, было выявлено ключевое значение видового разнообразия для обеспечения мультифункциональности лесных экосистем (Schuldt et al., 2018). Зависимости между числом видов древесных растений и ЭФ могут различаться в лесных экосистемах разного сукцессионного статуса (Восточноевропейские ..., 2004; Смирнова и др., 2006; Lasky et al., 2014; Cai et al., 2016; Schuldt et al., 2018).

Характер и выраженность зависимостей между биоразнообразием и ЭФ/ЭУ обусловлены масштабом, в котором проводятся исследования. При этом важны общая исследуемая площадь, размеры обследованных выделов лесов разного типа и размеры минимальных учетных площадок (Chisholm et al., 2013; McBride et al., 2014; Poorter et al., 2015; Barnes et al., 2016).

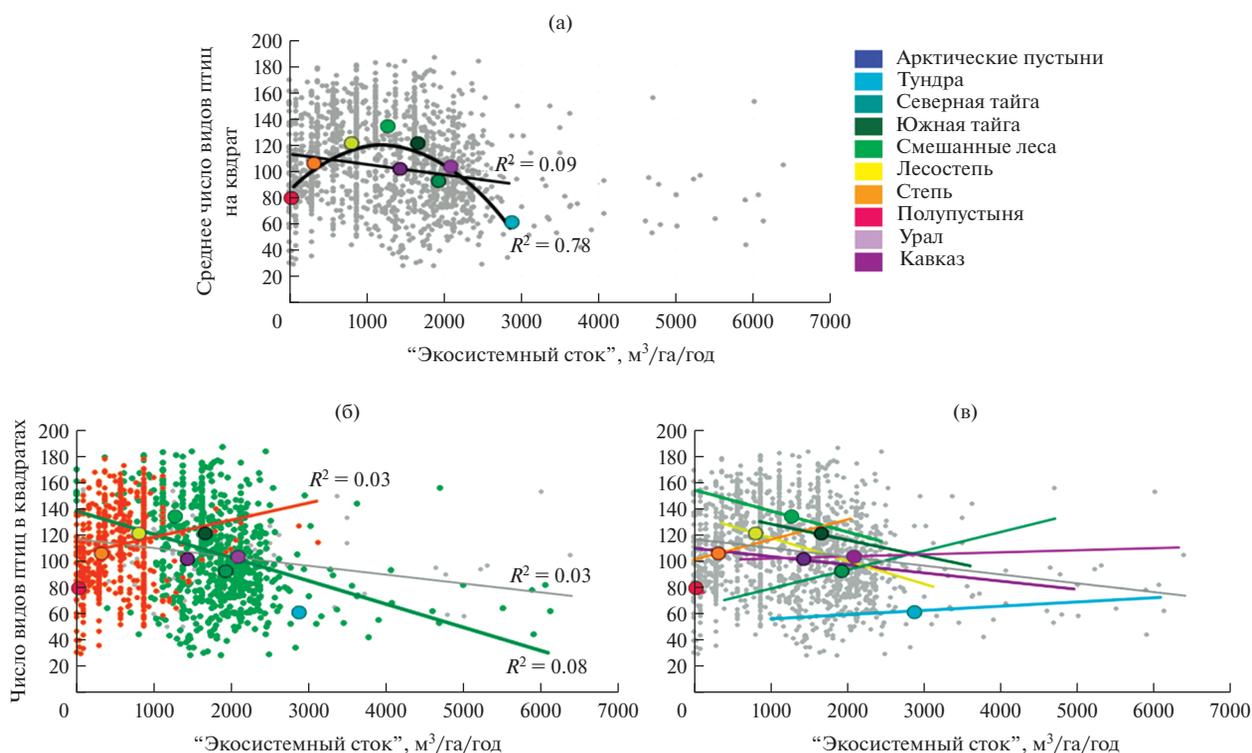
*На уровне экосистем (сообществ) одного типа, существующих в относительно однородных природных условиях, проявляются те же причинно-следственные связи между разнообразием видов*

и ЭФ/ЭУ, что и в экспериментах. Преобладание положительных зависимостей в этом случае говорит о том, что утрата видов ведет к ослаблению ЭФ/ЭУ. Снижение числа видов в каждой отдельной экосистеме однозначно указывает на необходимость специальных мер по сохранению биоразнообразия для поддержания ЭФ/ЭУ в этом месте.

*На ландшафтном уровне<sup>2</sup> характер влияния биоразнообразия на ЭФ/ЭУ изменяется в зависимости от локальных условий и особенностей экосистем. Различные типы лесов, болот, лугов, составляющие “ландшафтную мозаику” природных экосистем, адаптированы к разным условиям среды и имеют разную степень нарушенности предшествующими воздействиями. Гипотеза оптимального биоразнообразия (Букварева, Алещенко, 2013) предполагает, что максимальная эффективность ЭФ достигается при оптимальных показателях разнообразия, снижаясь при любых отклонениях от оптимума. Ненарушенные природные сообщества, адаптированные к благоприятным и относительно стабильным локальным условиям среды, имеют более высокие оптимальные показатели видового разнообразия и ЭФ, а сообщества, адаптированные к скудным и нестабильным условиям – более низкие показатели того и другого. В подобных случаях более низкие показатели видового разнообразия (например, характерные для верховых болот) не говорят о меньшей ценности экосистем, так как именно такой уровень разнообразия обеспечивает их максимально эффективное и устойчивое функционирование в данных условиях. Однако при сравнении однотипных экосистем в пределах одного ландшафта пониженный уровень биоразнообразия в той или иной локальной экосистеме (например, на нарушенном осушенном верховом болоте или на участках леса, подверженных чрезмерному рекреационному воздействию) является опасным показателем ее деградации и вероятного снижения ЭФ/ЭУ. Такие нарушенные экосистемы менее ценны как поставщики ЭУ и нуждаются в восстановлении.*

Кроме видового разнообразия, в каждой локальной экосистеме ( $\alpha$ -разнообразии) важнейшим фактором эффективности и стабильности ЭФ/ЭУ на ландшафтном уровне является разнообразие экосистем и соответствующее ему видовое  $\beta$ -разнообразие, которое отражает смену видового состава в разных локальных экосистемах. Разные экосистемы производят разные ЭФ и ЭУ, обеспечивая мультифункциональность ландшафтов. Асинхронный ответ локальных экосистем на нарушающие воздействия и колебания

<sup>2</sup> Здесь и далее термины “ландшафт” и “регион” используются как общие понятия, отчасти соответствуя англоязычным словам *landscape* и *region*, и отражают в большей степени уровень территориального планирования, а не иерархию геосистем.



**Рис. 1.** Корреляции между числом видов птиц и величиной “экосистемного стока”: (а) зависимости между средними значениями индикаторов на ячейку карты в экорегионах; (б) зависимости между значениями в ячейках карты: серая линия – зависимость для всей выборки 50-км квадратов на ЕТР, зеленые точки и линия – значения и зависимость для 50-км квадратов группы северных, лесных и горных экорегионов; оранжевые точки и линия – значения и зависимость для 50-км квадратов группы южных экорегионов; (в) зависимости между значениями в ячейках карты в отдельных экорегионах. Средние значения индикаторов и зависимости для каждого из экорегионов показаны цветами, обозначенными в легенде.

условий среды обеспечивает устойчивость ландшафтного ЭФ в целом (Loreau et al., 2003; Olden, 2006). Положительное влияние разнообразия типов экосистем, сукцессионных стадий, конфигурации “ландшафтной мозаики” и  $\beta$ -разнообразия на мультифункциональность и устойчивость ЭФ показано для экспериментальных и реальных травянистых экосистем (Lamy et al., 2016; Grman et al., 2018; Nautier et al., 2018; Mori et al., 2018b) и на моделях лесных ландшафтов (Van der Plas et al., 2016).

На региональном уровне, который охватывает более обширные территории, причинно-следственные связи между биоразнообразием и ЭФ/ЭУ могут быть иными, чем на уровне одной экосистемы или ландшафта. На региональном масштабе возрастает вариабельность природных условий и степени антропогенных преобразований, может происходить смена биомов, радикально меняться структурно-функциональный тип экосистем. Иллюстрацией тому могут служить корреляции между индикаторами биоразнообразия и ЭФ/ЭУ, выявленные в пределах европейской территории России (далее – ЕТР) в рамках проекта ТЕЕВ-Russia 2 (Экосистемные услуги ..., 2020). Например, на основе данных Ат-

ласа гнездящихся птиц Европейской России (Калыкин, Волцит, 2020) на разных пространственных масштабах были выявлены разные зависимости между числом видов птиц и значениями некоторых ЭУ в квадратах  $50 \times 50$  км. Еще одним примером может служить ЭУ обеспечения объема стока наземными экосистемами (далее – “экосистемный сток”). Показатель этой ЭУ вычислен как разность между наблюдаемым стоком и предполагаемым стоком с поверхности голого твердого грунта (Экосистемные услуги ..., 2016, 2020). Для средних значений числа видов птиц и этой ЭУ в экорегионах выявлены негативная и унимодальная зависимости (рис. 1а). Для значений индикаторов в 50 км квадратах на ЕТР в целом проявлена негативная зависимость (рис. 1б). Однако внутри группы южных экорегионов (оранжевые точки на рис. 1б) зависимость положительна, а для группы северных, лесных и горных экорегионов (зеленые точки на рис. 1б) она негативна и сильнее выражена, чем для ЕТР в целом. Эти различия можно объяснить тем, что в группе северных, лесных и горных экорегионов показатели “экосистемного стока” и видового богатства изменяются на градиенте климатических условий

противоположным образом: сток сокращается с севера на юг, а видовое богатство, напротив, возрастает. В группе южных экорегионов изменения этих индикаторов при движении с севера на юг однонаправленны — все показатели снижаются при движении от лесостепей к полупустыням. Для отдельных экорегионов эти зависимости могут быть разнонаправленными или же отсутствовать (рис. 1в).

По результатам проекта ТЕЕВ-Russia 2 (Экосистемные услуги ..., 2020) был сделан вывод о необходимости регионально-дифференцированных подходов к организации экосистемного учета в России, принимающего во внимание различия в зависимостях между биоразнообразием и ЭФ/ЭУ на разных пространственных масштабах.

Таким образом, для сохранения биоразнообразия как основы ЭФ/ЭУ необходима мультимасштабная экологическая политика (Isbell et al., 2017) на основе многомерного исследовательского подхода, который должен учитывать взаимные влияния биоразнообразия и ЭФ/ЭУ и их обоюдную зависимость от условий среды (Cardinale et al., 2009; Grace et al., 2016), а также разные иерархические уровни биоразнообразия (выше нами уже было рассмотрено разнообразие видов и экосистем).

## 2. ВОЗМОЖНЫЕ ПОДХОДЫ К МНОГОУРОВНЕВОЙ ОЦЕНКЕ И ПРИОРИТИЗАЦИИ ТЕРРИТОРИЙ ДЛЯ СОХРАНЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ НА ПРИМЕРЕ ЦЕНТРА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

В целях подготовки к началу формирования в России экосистемного учета в рамках проекта ТЕЕВ-Russia была разработана предварительная методика многоуровневой оценки важности<sup>3</sup> (значимости) территорий и их приоритизации для сохранения экосистемного и видового разнообразия на разных уровнях территориального управления. Для учета природной зональности использованы лесные районы, поскольку их границы примерно совпадают с границами муниципальных образований. Учет на уровне лесных районов также целесообразен и для разработки мер по сохранению/восстановлению биоразнообразия при ведении лесохозяйственной деятельности, например, в рамках добровольной лесной сертификации.

Набор предлагаемых индексов включает внутри- и межуровневые индексы для оценки типов экосистем и территорий (табл. 1). Внутриуровневые индексы отражают важность (значимость) экосистем и территорий внутри соответствующего территориального уровня (ЦФО, лесного рай-

она, субъекта, муниципального района), а потому могут быть использованы для разработки мер по охране окружающей среды и социально-экономическому развитию этих территорий. Межуровневые индексы могут быть применены при необходимости учета задач сохранения биоразнообразия одновременно на нескольких уровнях.

Апробация методики проводилась на основе использования общедоступных данных государственной статистики и открытых цифровых картографических материалов на примере Центрального федерального округа РФ (из-за специфики городской среды территория Москвы в ее прежних границах из анализа исключена). Границы лесных районов взяты с портала <https://hcvf.ru/ru/maps/hcvf-russia>. Подсчет площадей генерализованных типов экосистем произведен на основе специально созданной цифровой карты типов земельного (ландшафтного) покрова, которая интегрирует данные карты GLAD ARD Университета штата Мэриленд (Potapov et al., 2020), карты растительности ЦФО (Ершов и др., 2015) и карты сохранившихся участков степных экосистем по данным проекта “Совершенствование системы и механизмов управления ООПТ в степном биоме России” и портала “Сохранение степей России” (<http://savesteppe.org/ru/steppe-project>). На созданной карте были выделены пахотные угодья, застроенные территории, водные объекты, а также восемь типов наземных экосистем: темнохвойные, светлохвойные, лиственные, смешанные и заболоченные леса, а также болота, степные участки и участки с нестепной травянистой растительностью. К последнему типу были отнесены нераспаханные участки без древесной растительности, не относящиеся к степям. Очевидно, что выделенные типы не являются экосистемами в строгом научном смысле. Но более детальных цифровых карт экосистем для ЦФО в настоящее время в открытом доступе нет, поэтому на первом этапе апробации методики мы сочли возможным рассматривать их как генерализованные типы наземных экосистем.

Задачи сохранения видового разнообразия были решены на основе данных региональных Красных книг о числе “краснокнижных” видов птиц и млекопитающих в муниципальных районах. Используются Красные книги областей ЦФО, изданные в следующие годы: Белгородская (2005), Брянская (2015), Владимирская (2010), Воронежская (2018), Ивановская (2017), Калужская (2017), Костромская (2009), Курская (2002), Липецкая (2014), Московская (2018), Орловская (2007), Рязанская (2011), Смоленская (1997), Тамбовская (2012), Тверская (2016), Тульская (2013) и Ярославская (2015) области. Кроме того, были использованы данные о числе и природоохранном статусе видов сосудистых растений в 8 областях (Владимирская, Воронежская, Московская, Туль-

<sup>3</sup> В данной статье мы намеренно используем термин *важность* вместо термина *ценность*, подчеркивая, что речь не идет о монетарной оценке экосистем.

**Таблица 1.** Индексы для многоуровневой приоритизации типов экосистем и территорий в целях сохранения разнообразия экосистем. Названия индексов ценности типов экосистем выделены курсивом, индексов ценности территорий – полужирным шрифтом

Индекс	Уровни решения задач	Формула для вычисления
<i>Региональный</i> $E_{Ri}$	Ценность каждого типа экосистем для региона	$E_{Ri} = 100/S_{Ri}$ , где $S_{Ri}$ – доля площади каждого типа экосистем в общей площади региона, %.
<i>Лесорайонный</i> $E_{Fi}$	Ценность каждого типа экосистем для лесного района	$E_{Fi} = 100/S_{Fi}$ , где $S_{Fi}$ – доля площади каждого типа экосистем в пределах лесного района, %.
<i>Межуровневый индекс: лесорайонно-региональный</i> $E_{FRi}$	Ценность каждого типа экосистем одновременно для двух уровней	Среднее значение между лесорайонным и региональным индексами для каждого типа экосистем
<b>Суммарный индекс лесного района</b> $E_{FR}$	Важность лесного района для региона	Сумма индексов всех типов экосистем данного лесного района: $E_{FR} = \sum_{i=1}^n E_{FRi}$
<i>Субъектовый</i> $E_{Si}$	Ценность каждого типа экосистем для отдельного субъекта РФ	$E_{Si} = 100/S_{Si}$ , где $S_{Si}$ – доля площади каждого типа экосистем в общей площади субъекта РФ, %
<i>Межуровневые индексы: субъектно-региональный</i> $E_{SRi}$ <i>субъектно-лесорайонный</i> $E_{SFi}$ <i>субъектно-лесорайонно-региональный</i> $E_{SFRi}$	Ценность каждого типа экосистем одновременно для двух или трех уровней	Вычисляются как средние значения между соответствующими индексами для каждого типа экосистем
<b>Суммарные индексы субъекта РФ</b> $E_{SFR}$ $E_{SR}$	Важность субъекта РФ для крупного региона	Сумма индексов $E_{SFRi}$ или $E_{SRi}$ для всех типов экосистем, представленных на территории субъекта: $E_{SR} = \sum_{i=1}^n E_{SRi}$ ; $E_{SFR} = \sum_{i=1}^n E_{SFRi}$
<i>Муниципальный</i> $E_{Mi}$	Ценность каждого типа экосистем для муниципалитета	$E_{Mi} = 100/S_{Mi}$ где $S_{Mi}$ – доля площади каждого типа экосистем в муниципалитете, %.
<i>Межуровневые индексы: муниципально-субъектовый</i> $E_{MSi}$ <i>муниципально-лесорайонный</i> $E_{MFi}$ <i>муниципально-субъектно-лесорайонный</i> $E_{MSFi}$ <i>муниципально-субъектно-лесорайонно-региональный</i> $E_{MSFRi}$	Ценность каждого типа экосистем одновременно для двух, трех или четырех уровней	Вычисляются как средние значения между соответствующими индексами для каждого типа экосистем
<b>Суммарные индексы муниципального района</b> $E_{MS}$ $E_{MF}$ $E_{MSR}$ $E_{MSFR}$	Важность муниципалитета для сохранения разнообразия экосистем с учетом разных уровней управления	Сумма индексов $E_{MSi}$ , $E_{MFi}$ , $E_{MSFi}$ или $E_{MSFRi}$ , в зависимости от выбранных уровней управления, для всех типов экосистем, представленных на территории муниципалитета: $E_{MS} = \sum_{i=1}^n E_{MSi}$ ; $E_{MF} = \sum_{i=1}^n E_{MFi}$ ; $E_{MSR}$

\* Коэффициент для всех типов экосистем, площадь которых составляет менее 1% площади территориальной единицы, принимается равным 100.

ская, Тамбовская, Ивановская, Рязанская, Липецкая), согласно данным проекта ТЕЕВ-Russia 2 (Экосистемные услуги ..., 2020).

### 2.1. Оценка и приоритизация типов экосистем

Для оценки важности (значимости) различных типов экосистем для сохранения экосистемного разнообразия в пределах той или иной территории предлагается критерий редкости данного типа экосистем. Экосистемы, которые в пределах анализируемой территории имеют меньшую площадь, считаются редкими и имеющими приоритетное значение для сохранения экосистемного разнообразия. Такой критерий аналогичен подходу, используемому при сохранении видового разнообразия. В дальнейшем также могут быть разработаны и дополнительные показатели редкости экосистем, учитывающие их встречаемость и фрагментированность.

В пределах ЦФО округленные значения индексов экосистем изменяются от 2 (для наиболее распространенных типов, которые занимают 40–60% площади в пределах исследуемой территории) до 100 (для типов, которые занимают не более 1% площади). Оценка важности (значимости) разных типов экосистем существенно изменяется на разных пространственных масштабах (табл. 2). Так, для сохранения разнообразия экосистем в ЦФО наиболее важными оказываются степи. Но для сохранения разнообразия экосистем внутри лесных районов в пределах ЦФО (оценка по лесорайонному индексу) степи нигде не получили высший приоритет. Внутри всех районов, кроме южнотаежного, приоритетны темно- и светлохвойные леса. Относительно небольшие площади этих сообществ в пределах ЦФО объясняются длительной историей лесопользования (Евстигнеев, 2009; Браславская, 2020) и современными темпами рубок и пожаров, которые чаще всего приводят к смене хвойных лесов лиственными (Uvsh et al., 2020). В южнотаежном лесном районе приоритетным типом экосистем оказались болота, поскольку самые крупные болота в пределах ЦФО находятся в районе смешанных лесов. Стоит подчеркнуть, что лесорайонные коэффициенты, вычисленные в пределах ЦФО, не отражают полностью ситуации в лесных районах.

Внутри субъектов РФ результаты приоритизации типов экосистем также различны. В большинстве областей так же, как и в лесных районах, приоритетными оказались хвойные леса. Но в Костромской и Калужской областях высшую оценку получили болота, а в Тверской области — заболоченные леса. В Липецкой области, наряду с темнохвойными лесами, приоритетными оказались смешанные леса, которые ни в одной из других областей не получили высшей оценки. Внутри муниципальных районов приоритетные типы

экосистем также различаются, причем нередко они не совпадают с таковыми в соответствующих субъектах Федерации (пример для муниципальных районов Ивановской области показан в табл. 2).

Очевидно, что результаты этой предварительной оценки во многом определяются точностью выделения экосистем на использованной нами цифровой карте земельного покрова, а генерализованные типы экосистем включают в себя как обычные экосистемы, так и редкие. Например, лиственные леса, широко представленные в большинстве регионов ЦФО, содержат как широко распространенные производные мелколиственные леса, так и редкие широколиственные. Для более точной оценки необходимы уточнения цифровых карт, в том числе с использованием лесотаксационных материалов.

Использование межуровневых индексов позволяет учесть задачи сохранения разнообразия экосистем одновременно на двух или более территориальных уровнях. Например, при использовании для оценки экосистем лесных районов лесорайонно-регионального индекса лучше учитывается приоритетность степей для ЦФО, и они становятся главными в южных лесных районах (табл. 1). В целом при использовании межрегиональных индексов различия между территориями одного уровня сглаживаются.

Использованные нами индексы вычисляются по площади разных типов экосистем (табл. 1). В дальнейшем в оценку необходимо включать и другие важные для сохранения биоразнообразия показатели состояния лесных экосистем — фрагментированность и возраст. Кроме того, необходимо сохранять не только типологическое, но и сукцессионное разнообразие экосистем. Поскольку периодические антропогенные нарушения, в основном пожары и рубки, возвращают экосистемы на более ранние сукцессионные стадии, то важными для сохранения следует считать сообщества на поздних стадиях сукцессии. Наилучшим образом разнообразие сукцессионных стадий, сформированное естественным путем, сохраняется в пределах крупных малонарушенных лесных территорий (МЛТ), где могут присутствовать не только ненарушенные экосистемы, но и старовозрастные леса, сформированные после нарушений разных типов (Алейников, 2021). Тем не менее для сохранения лесных экосистем приоритетными должны быть естественные разновозрастные леса, которые в освоенных человеком регионах можно считать специфическим типом редких экосистем, находящимся на грани исчезновения.

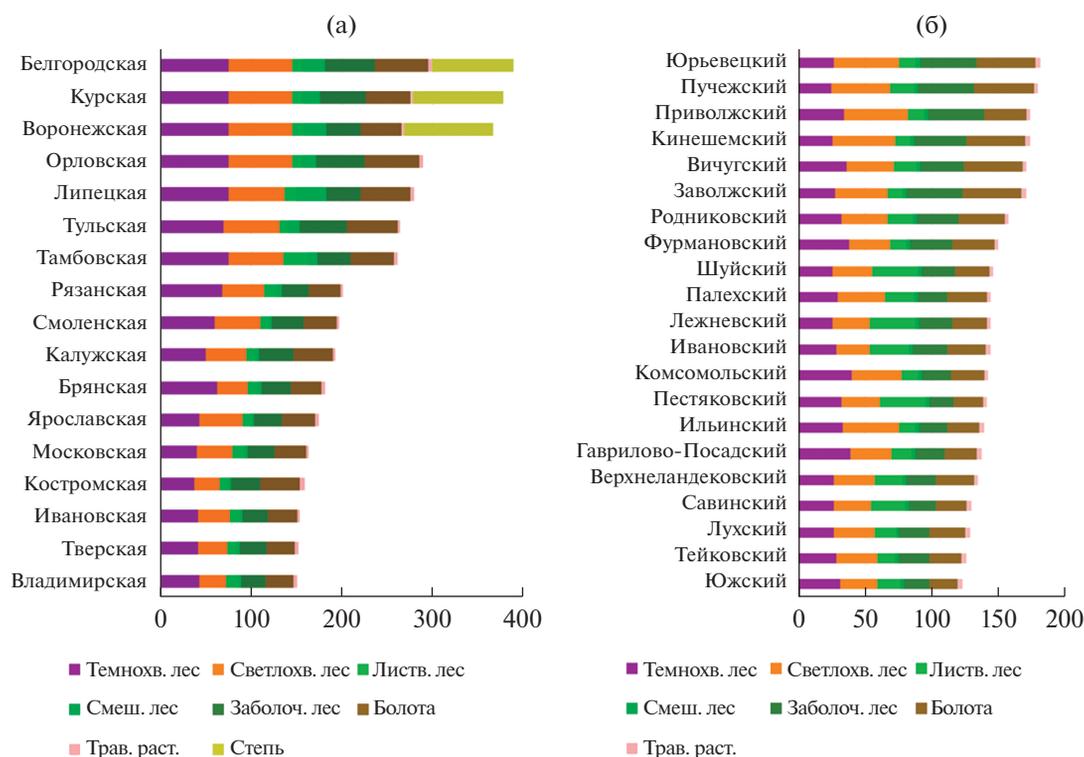
Одним из показателей значения экосистем для сохранения биоразнообразия является их принадлежность к категориям лесов высокой природоохранной ценности (в первую очередь, МЛТ) и

**Таблица 2.** Индексы важности (значимости) генерализованных типов экосистем на разных территориальных уровнях. Индексы для лесных районов подсчитаны в пределах ЦФО. Места типа экосистем в рейтинге оценок внутри соответствующей территории выделены цветом

Место	1	2	3	4	5	6	7	8
Территория	Темно-хвойные леса	Светло-хвойные леса	Лиственные леса	Смешанные леса	Заболоченные леса	Болота	Травянистая растительность	Степи
Оценка экосистем ЦФО по региональному индексу								
ЦФО	51	38	11	4	32	37	4	100
Оценка экосистем лесных районов по лесорайонному индексу								
Южнотаежный район	23	21	7	2	32	48	6	-
Район смешанных лесов	37	30	10	3	26	27	3	-
Лесостепной район	100	100	14	25	50	66	4	93
Район степей	100	100	25	48	52	48	3	80
Оценка экосистем лесных районов по лесорайонно-региональному индексу								
Южнотаежный район	37	30	9	3	32	43	5	-
Район смешанных лесов	44	34	11	3	29	32	4	-
Лесостепной район	76	69	12	14	41	51	4	96
Район степей	76	69	18	26	42	43	4	90
Оценка экосистем субъектов РФ по внутрисубъектовому индексу								
Белгородская обл.	100	100	10	69	100	100	4	65
Брянская обл.	100	19	10	4	38	30	3	-
Владимирская обл.	30	14	23	3	13	23	4	-
Воронежская обл.	100	100	17	57	33	46	4	100
Ивановская обл.	26	31	15	3	21	25	3	-
Калужская обл.	60	74	7	3	61	75	3	-
Костромская обл.	23	16	7	2	31	55	7	-
Курская обл.	100	100	10	49	86	53	4	100
Липецкая обл.	100	69	13	100	39	80	4	-
Московская обл.	20	45	16	3	28	36	4	-

Таблица 2. Продолжение

Территория	Темно-хвойные леса	Светло-хвойные леса	Лиственные леса	Смешанные леса	Заболоченные леса	Болота	Травянистая растительность	Степи
Орловская обл.	100	100	10	28	100	100	3	-
Рязанская обл.	100	47	18	6	15	18	3	-
Смоленская обл.	100	92	9	2	48	44	3	-
Тамбовская обл.	100	63	74	11	30	48	4	-
Тверская обл.	26	24	10	2	28	22	4	-
Тульская обл.	100	100	7	27	100	100	2	-
Ярославская обл.	39	88	8	3	31	32	4	-
Оценка экосистем муниципальных районов Ивановской области по внутримunicipальному индексу								
Верхнеландеховский	19	30	47	2	20	36	4	-
Вичугский	56	50	30	2	61	100	2	-
Гаврилово-Посадский	69	30	20	5	18	20	4	-
Заволжский	23	65	5	3	100	100	4	-
Ивановский	27	9	78	3	35	38	4	-
Ильинский	44	77	12	3	17	19	2	-
Кинешемский	17	95	4	3	88	100	4	-
Комсомольский	72	57	11	3	20	20	3	-
Лежневский	15	18	100	2	30	26	3	-
Лухский	20	28	25	2	24	30	3	-
Палехский	31	47	50	2	21	40	3	-
Пестяковский	42	21	100	3	6	8	4	-
Приволжский	49	100	11	4	100	47	2	-
Пучежский	11	85	32	4	100	100	3	-
Родниковский	41	46	37	3	59	61	3	-
Савинский	17	21	62	2	13	16	4	-
Тейковский	27	28	15	2	26	19	4	-
Фурмановский	66	29	9	3	59	50	3	-
Шуйский	16	24	100	3	29	27	3	-
Южский	38	18	31	3	6	8	5	-
Юрьевецкий	21	100	13	4	100	100	3	-



**Рис. 2.** Ранжирование территорий: (а) субъектов РФ в пределах ЦФО по субъектно-лесорайонно-региональному индексу; (б) муниципальных районов (на примере Ивановской обл.) по муниципально-лесорайонно-субъектовому индексу.

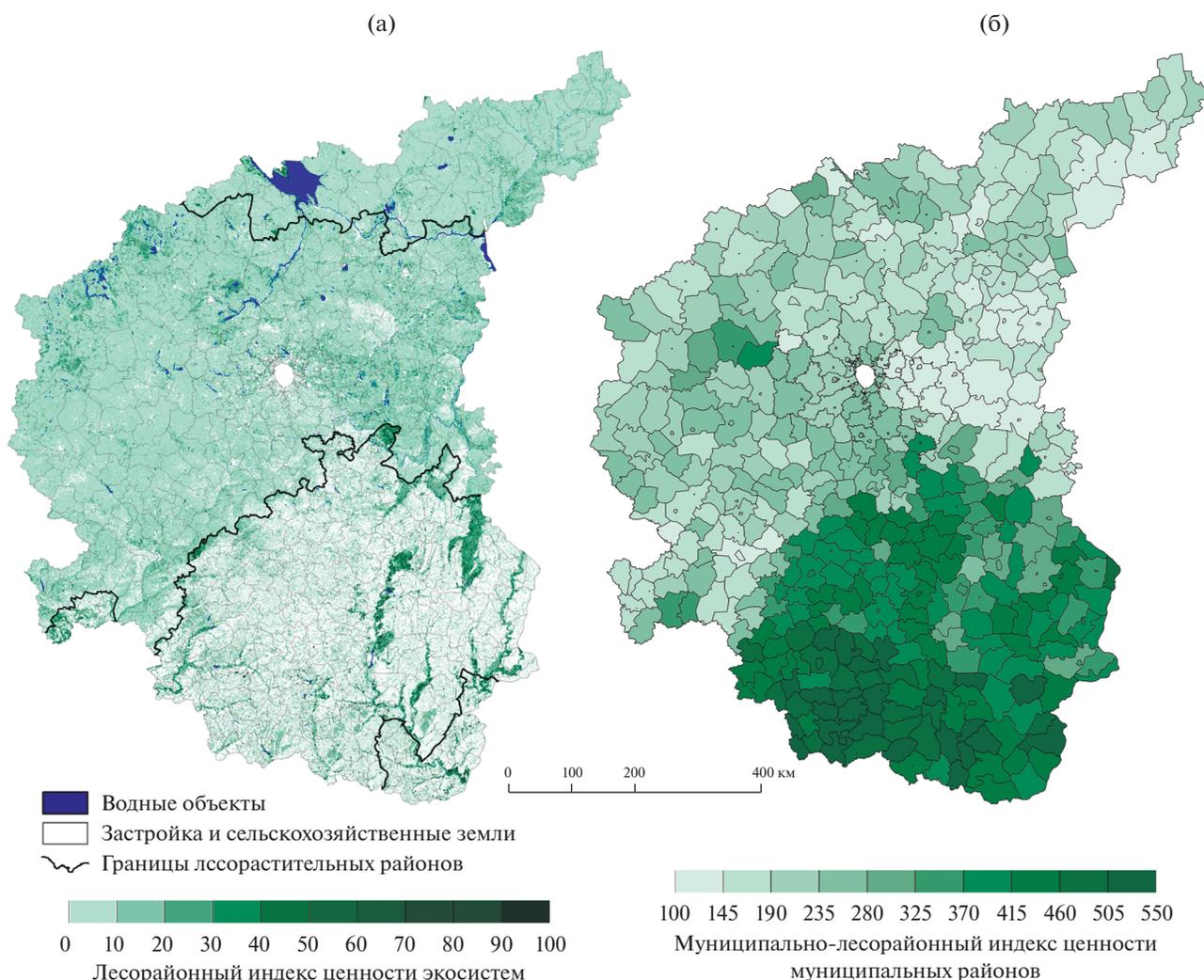
водоохраных/нерестозащитных лесов, которые зачастую остаются не только последними рефугиумами регионального биоразнообразия, но и обеспечивают связность экосистем. Особой категорией являются уникальные для того или иного региона экосистемы, которые выделяются экспертно, как это, например, было сделано для северо-запада России (Сохранение ..., 2011).

По критерию редкости экосистем самыми важными для сохранения биоразнообразия оказываются территории, наиболее сильно преобразованные человеком (что показано далее, например, на рис. 2а и 3б). Между индексами важности территорий муниципалитетов для сохранения разнообразия экосистем и долей площади в них природных экосистем выявлена отрицательная корреляция (коэффициент корреляции Пирсона для внутримunicipальных индексов равен  $-0.764^{**}$ ). Эта отрицательная корреляция отражает взаимосвязь двух аспектов антропогенной угрозы для природных экосистем: угрозы сокращения площади и угрозы утраты биоразнообразия. При использовании для оценки также критериев малой нарушенности и возраста экосистем наименее преобразованные обширные природные территории, большая часть которых расположена в северной половине ЦФО, также получают высокую оценку.

## 2.2. Приоритизация территорий

Приоритизация территорий для сохранения разнообразия экосистем осуществляется на основе коэффициентов их важности (значимости), которые являются суммой индексов важности экосистем внутри этих территорий (табл. 1). На рис. 2а показано ранжирование субъектов РФ по их важности для сохранения разнообразия экосистем в ЦФО, в лесных районах и в самих субъектах (по субъектно-лесорайонно-региональному индексу, см. табл. 1). На рис. 2б показан пример ранжирования муниципальных районов по их важности для сохранения разнообразия экосистем в пределах отдельного субъекта РФ (Ивановская обл.) с учетом задач сохранения разнообразия экосистем в лесном районе смешанных лесов, а также в самих муниципалитетах (по муниципально-лесорайонно-субъектовому индексу).

На рис. 3а показан пример пространственного распределения индексов важности экосистем для сохранения их разнообразия внутри отдельных лесных районов (лесорайонный индекс, см. табл. 1). Максимальную важность имеют редкие типы экосистем (с минимальной площадью), изолированные участки которых сосредоточены в южных областях ЦФО. В северной части ЦФО значительные территории заняты экосистемами с относительно большой площадью и невысокими



**Рис. 3.** Важность типов экосистем для сохранения их разнообразия в лесных районах (а) и важность муниципальных районов для сохранения разнообразия экосистем одновременно в муниципалитетах и в лесных районах (б).

индексами. На рис. 3б показана важность территории муниципалитетов для сохранения разнообразия экосистем в лесных районах и в самих муниципалитетах (муниципально-лесорайонный индекс, см. табл. 1). Оценка важности муниципалитетов возрастает с севера на юг, так как более южные районы, как правило, более сильно трансформированы человеком и угроза утраты в них разнообразия экосистем выше.

### 2.3. Использование показателей видового разнообразия для приоритизации территорий

В настоящее время в России отсутствует система мониторинга видового разнообразия для всей территории страны. Наилучшее покрытие территории (вся ЕТР) имеют данные о видовом богатстве птиц, собранные в рамках проекта «Атлас гнездящихся птиц Европейской России» (Каля-

кин, Волцит, 2020). Для всей территории страны имеются сведения из региональных Красных книг о точках регистрации редких видов с указанием муниципальных районов (в некоторых региональных книгах муниципалитеты, где найдены виды, не указаны). Подходы составителей региональных Красных книг к выбору видов и степень изученности субъектов РФ существенно различаются. Поэтому сравнивать муниципалитеты в пределах крупного региона, включающего несколько субъектов РФ, можно не по числу отмеченных там «краснокнижных» видов, а по показателю доли от общего числа видов в региональной Красной книге. В дальнейших оценках может быть учтена также категория редкости видов.

При апробации методики мы использовали показатель доли числа «краснокнижных» видов, отмеченных в отдельных муниципалитетах, от общего числа видов, занесенных в региональную

**Таблица 3.** Значения коэффициента корреляции Пирсона для зависимостей между долей числа видов, занесенных в региональные Красные книги, которые отмечены в муниципалитетах, и внутримunicipальным коэффициентом важности территории для сохранения разнообразия экосистем

Регион (область)	Птицы и млекопитающие	Сосудистые растения
Владимирская ( $n = 16$ )	-0.504*	-0.400
Воронежская ( $n = 33$ )	-0.510**	-0.77
Московская ( $n = 39$ )	-0.399*	-0.059
Тульская ( $n = 23$ )	0.013	0.411
Тамбовская ( $n = 23$ )	-0.728**	-0.394
Ивановская ( $n = 21$ )	-0.174	-0.219
Рязанская ( $n = 25$ )	-0.550*	-0.077
Липецкая ( $n = 18$ )	-0.622**	-0.402
Все муниципалитеты 8 областей ( $n = 196$ )	-0.427**	-0.209**
Средние значения для 8 областей ( $n = 8$ )	-0.484	-0.420

$n$  – число административных районов и/или городских округов; \*  $p < 0.05$ ; \*\*  $p < 0.01$ .

Красную книгу. Виды разных категорий редкости имели одинаковый “вес”. Число “краснокнижных” видов птиц и млекопитающих по муниципалитетам определено по данным региональных Красных книг, число сосудистых растений определено А.В. Щербаковым по литературным и гербарным данным в рамках проектов “Флора Окского бассейна” и “Флора Центрального Черноземья”.

Между индексами важности муниципалитетов для сохранения разнообразия экосистем и суммарным числом “краснокнижных” видов птиц и млекопитающих были выявлены либо слабые отрицательные корреляции, либо отсутствие зависимости. Для сосудистых растений ни в одной из восьми избранных областей ЦФО негативные корреляции не являются статистически значимыми, а для Тульской области проявляется тенденция к положительной корреляции (табл. 3). Это свидетельствует о том, что в проанализированных восьми областях ЦФО площади выделенных на карте участков редких экосистем недостаточны для обитания “краснокнижных” видов птиц и млекопитающих, но достаточны для сосудистых растений. Не исключено также, что более детальные обследования территорий могут изменить характер этих зависимостей, особенно в отношении небольших по размеру и малоподвижных видов.

Задачи сохранения разнообразия видов и экосистем – два ключевых аспекта сохранения биоразнообразия, причем, не взаимозаменяющие, а взаимодополняющие друг друга. Из-за того, что необходимые площади местобитаний для сохранения разных видов различны, индексы относительно крупных и широко перемещающихся видов могут противоречить индексам, отражающим

важность типов экосистем по критерию их редкости. Для более мелких по размеру и малоподвижных видов такое противоречие исчезает, причем именно отдельные, небольшие по площади участки редких типов экосистем оказываются критически необходимыми для сохранения “краснокнижных” видов растений и насекомых.

Дополнительным показателем для будущих оценок важности территорий может служить доля площади в их пределах ключевых орнитологических территорий (КОТР), которые выделяются по унифицированным качественным и количественным показателям видового разнообразия птиц (Свиридова и др., 2016) и представляют высокую ценность для сохранения разнообразия и качества экосистем (Экосистемные услуги ..., 2020).

### 3. ЗАДАЧИ И ПРИОРИТЕТЫ СОХРАНЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ НА РАЗНЫХ ТЕРРИТОРИАЛЬНЫХ УРОВНЯХ: ПРОБЛЕМЫ И ВОПРОСЫ

Задачи и приоритеты охраны объектов биоразнообразия разных иерархических уровней на разных уровнях территориального управления должны различаться (табл. 4). В ряде случаев между приоритетами сохранения биоразнообразия на разных уровнях могут возникать кажущиеся противоречия, например, как показано выше – между приоритизацией типов экосистем по критерию их редкости и стремлением сохранить обширные малонарушенные массивы природных систем (см. раздел 2.1) или задачей сохранения видов, для выживания которых требуются обширные территории (см. раздел 2.3). Подобные противоречия между задачами сохранения биоразнообразия и поддержания/усиления экосистемных услуг

**Таблица 4.** Задачи и приоритетные объекты для сохранения биоразнообразия наземных экосистем на разных территориальных уровнях. *Курсивом выделены задачи и приоритетные объекты, касающиеся разнообразия экосистем*

Территориальные уровни организации биоразнообразия/примеры объектов	Соответствие уровням государственного и ведомственного управления, а также местного самоуправления	Задачи сохранения разнообразия видов и экосистем	Приоритетные объекты сохранения биоразнообразия
<b>Локальный</b> /индивидуальная экосистема в однотипных локальных условиях	Выделы внутри муниципального образования/лесничества	<ul style="list-style-type: none"> <li>– Сохранение типичного для данного типа экосистем видового разнообразия</li> <li>– Сохранение популяций и местообитаний видов с минимальными требованиями к размеру местообитаний (мелкие и малоподвижные виды)</li> <li>– Сохранение участков (частей) местообитаний видов со средними и максимальными требованиями (крупные и мигрирующие виды)</li> </ul>	Редкие и исчезающие виды (занесенные в Красные книги РФ и субъектов РФ, а также локально исчезающие)
<b>Ландшафтный</b> /совокупность индивидуальных экосистем	Муниципалитет Лесничество Субъект РФ	<ul style="list-style-type: none"> <li>– Сохранение разнообразия видов в пределах ландшафта или местности – совокупности видов, характерных для сочетания индивидуальных экосистем</li> <li>– Сохранение популяций и местообитаний видов со средними требованиями к размеру местообитаний</li> <li>– Сохранение участков (частей) местообитаний видов с максимальными требованиями (крупные и мигрирующие виды)</li> </ul>	Редкие и исчезающие виды (КК РФ, региональные КК, а также локально редкие и исчезающие)
<b>Региональный</b> /эко-регион, биом, природная зона, бассейн крупной реки	Группа субъектов РФ Федеральный округ Национальный уровень	<ul style="list-style-type: none"> <li>– Сохранение регионального и национального видового разнообразия</li> <li>– Сохранение популяций и ареалов видов с максимальными требованиями к размеру местообитаний</li> </ul>	Виды, занесенные в Красную книгу РФ
		<i>Сохранение разнообразия основных типов зональных и интразональных экосистем</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>– Редкие и исчезающие типы экосистем (например, европейские степи)</li> <li>– Уникальные экосистемы и природные комплексы</li> <li>– Малонарушенные природные территории (в т.ч. МЛТ)</li> </ul>

(Sullivan et al., 2017) и задачами сохранения видового и экосистемного разнообразия (Bonn, Gaston, 2005) регулярно возникают в природоохранной практике. Однако они могут быть решены путем оптимизации природоохранных приоритетов и сценариев управления экосистемами (Socolar et al., 2015; Law et al., 2016), в том числе в области управления лесами (Trivino et al., 2016).

Для применения многоуровневого подхода на практике необходимо решить ряд вопросов:

– разработать методы пространственной интеграции характеристик природных систем и территориальных уровней управления, границы которых не совпадают;

– разработать подходы к интеграции задач сохранения разнообразия экосистем и разнообразия видов с учетом требований видов к размерам местообитаний и размерам сохранившихся редких типов экосистем;

– определить последовательность приоритизации объектов биоразнообразия на разных территориальных уровнях управления, которая позволила бы наиболее адекватно учитывать разный масштаб существующих типов природно-территориального деления, а также территориальные размеры объектов биоразнообразия;

– включить в оценку, кроме индексов редкости экосистем, определенных по их площади, ряд других показателей природоохранной ценности экосистем: возраст, степень нарушенности и фрагментированности, значение местообитаний редких, исчезающих и ключевых видов, важность отдельных экосистем для выполнения экосистемных услуг.

Важнейшей проблемой в России по-прежнему является недостаток требующихся для анализа исходных данных, а также затруднения при их получении и использовании, как объективные (разные единицы масштаба при сборе данных о различных группах организмов или ЭФ/ЭУ, не всегда поддающиеся унификации или интерполяции), так и субъективные (закрытость или сложность получения информации, в том числе высокая стоимость многих данных). В частности, для апробации рассмотренной методики даже для значительно генерализованных типов экосистем пришлось создавать собственную цифровую карту на основе интеграции данных из трех разных источников. Данные из федеральной Красной книги и из подавляющего большинства региональных Красных книг до сих пор не переведены в свободно доступную электронную форму (базу данных), поэтому для оценки важности территорий для сохранения “краснокнижных” видов необходима трудоемкая работа по поиску данных о регистрации видов в муниципалитетах в тексте Красных книг и занесению их в электронные таблицы.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ литературных источников и последних докладов международных проектов свидетельствует, что к сегодняшнему дню достигнут научный консенсус в понимании биоразнообразия как необходимой структурной основы выполнения экосистемных функций и услуг. Утрата биоразнообразия ослабляет и дестабилизирует ЭФ/ЭУ, что является угрозой для благополучия людей. Ключевая роль биоразнообразия в обеспечении устойчивого развития должна быть включена в принципы формирования экосистемного учета и использоваться для интерпретации его результатов при принятии решений в области природопользования и охраны природы. Для России, как для страны, имеющей крупнейшие в мире массивы природных экосистем, которые выполняют экосистемные услуги глобального значения, эта задача имеет первостепенную важность. Для выполнения ЭФ/ЭУ важны все иерархические уровни биоразнообразия – от внутривидового разнообразия до разнообразия экосистем. Также необходимо учитывать специфику “работы” биоразнообразия на разных пространственных масштабах.

Предварительная многоуровневая методика приоритизации территорий и экосистем для сохранения биоразнообразия на трех уровнях управления (федеральный округ – субъекты РФ – муниципальные районы), разработанная в рамках проекта ГЕЕВ-Russia, была апробирована на примере Центрального федерального округа РФ. Для учета природной зональности использовали лесные районы. Приоритизация генерализованных типов экосистем была основана на критерии редкости (показатель доли площади данного типа экосистем от общей площади территории). Более редкие типы экосистем считались приоритетными объектами охраны. Приоритизация территорий трех масштабных уровней (ЦФО, субъекты РФ и муниципалитеты) была основана на индексах ценности экосистем в пределах этих территорий и значении территорий для сохранения “краснокнижных” видов животных и растений.

Апробация методики показала, что приоритетные для сохранения биоразнообразия типы экосистем различаются как на разных территориальных уровнях (ЦФО, лесные районы, субъекты РФ, муниципалитеты), так и на разных территориях внутри одного уровня. Например, в большинстве областей ЦФО так же, как и в лесных районах, приоритетными оказались хвойные леса. Но в Костромской и Калужской областях высшую оценку получили болота, а в Тверской области – заболоченные леса. В Липецкой области, наряду с темнохвойными лесами, приоритетными оказались смешанные леса. В разных муниципальных районах приоритетные типы экосистем

также различны, причем нередко они не совпадают с таковыми в соответствующих субъектах Федерации. Как было показано ранее результатами проекта ТЕЕВ-Russia, зависимости между биоразнообразием и ЭФ/ЭУ могут различаться на разных пространственных масштабах, что отражает специфику объектов биоразнообразия, которые имеют разные пространственные размеры, обитают и функционируют в разных природных и антропогенных условиях.

Выявленное противоречие между управленческими задачами сохранения редких экосистем и крупных ненарушенных природных массивов снимается путем разработки региональных природоохранных стратегий, учитывающих специфику сильно преобразованных человеком южных областей ЦФО и менее нарушенных северных областей, а также с помощью использования для приоритизации также критериев малой нарушенности и возраста экосистем.

Также выявлено противоречие между управленческими задачами сохранения разнообразия видов, требующих обширных местообитаний, и сохранения редких экосистем, имеющих малую площадь. Это противоречие проявилось в виде отрицательной корреляции между числом “краснокнижных” видов птиц и млекопитающих в муниципалитетах и индексами важности муниципалитетов для сохранения разнообразия экосистем. Однако для сосудистых растений статистически значимых негативных корреляций не выявлено. Это свидетельствует о том, что площади отдельных участков редких экосистем недостаточны для обитания “краснокнижных” видов птиц и млекопитающих, но достаточны для сосудистых растений.

Таким образом, организация в России экосистемного учета в рамках системы природно-экономического учета (ЭУ СПЭУ) требует применения многоуровневого подхода, который должен учитывать задачи сохранения биоразнообразия на разных иерархических уровнях, прежде всего — разнообразия видов и разнообразия экосистем, а также специфику задач по сохранению биоразнообразия на разных уровнях территориального управления. Так, выявленные нами различия в приоритизации типов экосистем на разных территориальных уровнях и в пределах территорий одного уровня подчеркивают, что при принятии решений необходимо учитывать как межуровневые, так и внутриуровневые различия. Противоречия между управленческими задачами по сохранению разных объектов биоразнообразия (например, крупных и широко передвигающихся видов животных и редких типов экосистем) могут быть решены на основе разработки природоохранных стратегий для разных уровней территориального управления за счет выбора приоритетных объектов биоразнообразия с учетом требова-

ний видов к размерам местообитаний и размеров сохранившихся редких типов экосистем.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алейников А.А.* Историко-географические причины сохранности ненарушенных темнохвойных лесов Северного Урала // *Лесоведение*. 2021. № 6. С. 593–608.
- Браславская Т.Ю.* Леса и лесопользование на территории Звенигородской биостанции МГУ: XIX век // *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2020. V. 5. № 2. P. 1–19.
- Евстигнеев О.И.* Неруссо-Деснянское полесье: история природопользования. Брянск: Государственный природный биосферный заповедник “Брянский лес”, 2009. 139 с.
- Букварева Е.Н., Алещенко Г.М.* Принцип оптимального разнообразия биосистем. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. 522 с.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Под ред. О.В. Смирновой. 2004. Кн. 1. М.: Наука, 479 с.
- Еришов Д.В., Гаврилюк Е.А., Карпущина Д.А., Ковганко К.А.* Новая карта растительности центральной части Европейской России по спутниковым данным высокой детальности // *Доклады академии наук*. 2015. Т. 464. № 5. С. 639–641.
- Калякин М.В., Волцит О.В.* Атлас гнездящихся птиц европейской части России. М.: Фитон XXI, 2020. 908 с.
- Лукина Н.В., Гераськина А.П., Горнов А.В., Шевченко Н.Е., Куртин А.В., Чернов Т.И., Чумаченко С.И., Шанин В.Н., Кузнецова А.И., Тебенькова Д.Н., Горнова М.В.* Биоразнообразие и климаторегулирующие функции лесов: актуальные вопросы и перспективы исследований // *Вопросы лесной науки*. Т. 3. № 4. 2020. С. 1–90.
- Постановление Правительства Российской Федерации от 31.05.2019 г. №696 “Об утверждении государственной программы Российской Федерации “Комплексное развитие сельских территорий” и о внесении изменений в некоторые акты Правительства Российской Федерации” // *Собрание законодательства Российской Федерации*. 2019. № 23. Ст. 2953.
- Распоряжение Правительства Российской Федерации от 29.10.2021 г. № 3052-р // *Собрание законодательства Российской Федерации*. 2021. № 45. Ст. 7556.
- Свиридова Т.В., Зубакин В.А., Андреев А.В.* Программа “Ключевые орнитологические территории России”: итоги 20 лет (1994–2014) // *Инвентаризация, мониторинг и охрана ключевых орнитологических территорий России*. М.: Союз охраны птиц России. 2016. № 7. С. 5–16.
- Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э.* Биоразнообразие и сукцессионный статус старовозрастных темнохвойных лесов Европейской России // *Успехи современной биологии*. 2006. Т. 126. № 1. С. 27–49.
- Сохранение ценных природных территорий Северо-Запада России. Анализ репрезентативности сети ООПТ Архангельской, Вологодской, Ленинградской и Мурманской областей, Республики Карелии, Санкт-

- Петербурга / Под ред. Кобякова К.Н. СПб.: Кольский центр охраны дикой природы, 2011. С. 64–117.
- Стратегия социально-экономического развития Российской Федерации с низким уровнем выбросов парниковых газов до 2050 года. Утверждена распоряжением Правительства Российской Федерации от 29 октября 2021 г. № 3052-р.
- Тебенькова Д.Н., Лукина Н.В., Чумаченко С.И., Данилова М.А., Кузнецова А.И., Горнов А.В., Шевченко Н.Е., Катаев А.Д., Гагарин Ю.Н. Мультифункциональность и биоразнообразие лесных экосистем // Лесоведение. 2019. № 5. С. 341–356.
- Экосистемные услуги России: Прототип национального доклада. Т. 1. Услуги наземных экосистем / Под ред. Е.Н. Букварёвой, Д.Г. Замолотчикова. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2016. 148 с.
- Экосистемные услуги России: Прототип национального доклада. Т. 2. Биоразнообразие и экосистемные услуги: принципы учета в России / Под ред. Е.Н. Букварёвой, Т.В. Свирицовой. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2020. 255 с.
- Arneeth A., Shin Y.-J., Leadley P., Rondinini C., Bukvareva E., Kolb M., Midgley G.F., Oberdorff T., Palomo I., Saito O. Post-2020 biodiversity targets need to embrace climate change // PNAS. 2020. V. 117. № 49. P. 30882–30891.
- Barnes A.D., Weigelt P., Jochum M., Ott D., Hodapp D., Hamed N.F., Brose U. Species richness and biomass explain spatial turnover in ecosystem functioning across tropical and temperate ecosystems // Philosophical Transactions of the Royal Society B. 2016. V. 371: 20150279.
- Barrufol M., Schmid B., Bruelheide H., Chi X., Hector A., Ma K., Michalski S., Tang Z., Niklaus P.A. Biodiversity Promotes Tree Growth during Succession in Subtropical Forest // PLoS ONE. 2013. V. 8. № 11: e81246.
- Bonn A., Gaston K.J. Capturing biodiversity: selecting priority areas for conservation using different criteria. Biodiversity Conservation. 2005. V. 14. P. 1083–1100. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-8410-6>
- Brose U., Hillebrand H. Biodiversity and ecosystem functioning in dynamic landscapes // Philosophical Transactions of the Royal Society B. 2016. V. 371: 20150267.
- Bruelheide H., Nadrowski K., Assmann T., Bauhus J., Both S., Buscot F., Chen X.-Y., Ding B., Durka W., Erfmeier A., Gutknecht J.L.M., Guo D., Guo L.-D., Härdtle W., He J.-S., Klein A.-M., Kühn P., Liang Y., Liu X., Michalski S., Niklaus P.A., Pei K., Scherer-Lorenzen M., Scholten T., Schuldt A., Seidler G., Trogisch S., von Oheimb G., Welk E., Wirth C., Wubet T., Yang X., Yu M., Zhang S., Zhou H., Fischer M., Ma K., Schmid B. Designing forest biodiversity experiments: general considerations illustrated by a new large experiment in subtropical China // Methods in Ecology and Evolution. 2014. V. 5. P. 74–89.
- Cai H., Di X., Chang S.X., Jin G. Stand density and species richness affect carbon storage and net primary productivity in early and late successional temperate forests differently // Ecological Research. 2016. V. 31. № 4. P. 525–533.
- Cardinale B.J., Duffy J.E., Gonzalez A., Hooper D.U., Perings C., Venail P., Narwani A., Mace G.M., Tilman D., Wardle D.A., Kinzig A.P., Daily G.C., Loreau M., Grace J.B., Larigauderie A., Srivastava D.S., Naeem S. Biodiversity loss and its impact on humanity // Nature. 2012. V. 486. № 7401. P. 59–67.
- Cardinale B.J., Bennett D.M., Nelson C.E., Gross K. Does productivity drive diversity or vice versa? A test of the multivariate productivity-diversity hypothesis in streams // Ecology. 2009. V. 90. № 5. P. 1227–1241.
- Cavanaugh K.C., Gosnell J.S., Davis S.L., Ahumada J., Boundja P., Clark D.B., Mugerwa B., Jansen P.A., O'Brien T.G., Rovero F., Sheil D., Vasquez R., Andelman S. Carbon storage in tropical forests correlates with taxonomic diversity and functional dominance on a global scale // Global Ecology & Biogeography. 2014. V. 23. P. 563–573.
- Chen S., Wang W., Xu W., Wang Y., Wan H., Chen D., Tang Z., Tang X., Zhou G., Xie Z., Zhou D., Shangguan Z., Huang J., He J.S., Wang Y., Sheng J., Tang L., Li X., Dong M., Wu Y., Wang Q., Wang Z., Wu J., Chapin F.S. III, Bai Y. Plant diversity enhances productivity and soil carbon storage // PNAS. 2018. V. 115. № 16. P. 4027–4032.
- Chisholm R.A., Muller-Landau H.C., Rahman A.K., Bebbler D.P., Bin Y., Bohlman S.A., Bourg N.A., Brinks J., Bunyavejchewin S., Butt N., Cao H., Cao M., Cárdenas D., Chang L.-W., Chiang J.-M., Chuyong G., Condit R., Dattaraja H.S., Davies S., Duque A., Fletcher C., Gunatilleke N., Gunatilleke S., Hao Z., Harrison R.D., Howe R., Hsieh C.-F., Hubbell S.P., Itoh A., Kenfack D., Kiratiprayoon S., Larson A.J., Lian J., Lin D., Liu H., Lutz J.A., Ma K., Malhi Y., McMahon S., McShea W., Meegaskumbura M., Razman M.S., Morecroft M.D., Nytech C.J., Oliveira A., Parker G.G., Pulla S., PUNCHI-Manager R., Romero-Saltos H., Sang W., Schurman J., Su S.-H., Sukumar R., Sun I.-F., Suresh H.S., Tan S., Thomas D., Thomas S., Thompson J., Valencia R., Wolf A., Yap S., Ye W., Yuan Z., Zimmerman J.K. Scale-dependent relationships between tree species richness and ecosystem function in forests // Journal of Ecology. 2013. V. 101. P. 1214–1224.
- Duffy J.E., Godwin C.M., Cardinale B.J. Biodiversity effects in the wild are common and as strong as key drivers of productivity // Nature. 2017. V. 549. P. 261–264.
- Eisenhauer N., Schielzeth H., Barnes A.D., Barry K., Bonn A., Brose U., Bruelheide H., Buchmann N., Buscot F., Ebeling A., Ferlian O., Freschet G.T., Giling D.P., Hättenschwiler S., Hillebrand H., Hines J., Isbell F., Koller-France E., König-Ries B., de Kroon H., Meyer S.T., Milcu A., Müller J., Nock C.A., Petermann J.S., Roscher C., Scherber C., Scherer-Lorenzen M., Schmid B., Schnitzer S.A., Schuldt A., Tscharrnke T., Türke M., van Dam N.M., van der Plas F., Vogel A., Wagg C., Wardle D.A., Weigelt A., Weisser W.W., Wirth C., Jochum M. A multi-trophic perspective on biodiversity-ecosystem functioning research // Advances in Ecological Research. 2019. V. 61. P. 1–54.
- Graudal L., Loo J., Fady B., Vendramin G., Aravanopoulos F.A., Baldinelli G., Bennadji Z., Ramamonjisoa L., Changtragoon S., Kjær E. D. Indicators of the genetic diversity of trees – State, Pressure, benefit and response. State of the World's Forest Genetic Resources – Thematic study. Rome, FAO, 2020. 92 p.
- Grace J.B., Anderson T.M., Seabloom E.W., Borer E.T., Adler P.B., Harpole W.S., Hautier Y., Hillebrand H., Lind E.M., Pärtel M., Bakker J.D., Buckley Y.M., Crawley M.J., Damshen E.I., Davies K.F., Fay P.A., Firn J., Gruner D.S., Hector A., Knops J.M., MacDougall A.S., Melbourne B.A.,

- Morgan J.W., Orrock J.L., Prober S.M., Smith M.D. Integrative modelling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness // *Nature*. 2016. V. 529. P. 390–393.
- Grman E., Zirbel C.R., Bassett T., Brudvig L.A. Ecosystem multifunctionality increases with beta diversity in restored prairies // *Oecologia*. 2018. V. 188. № 3. P. 837–848.
- Hautier Y., Isbell F., Borer E.T., Seabloom E.W., Harpole W.S., Lind E.M., MacDougall A.S., Stevens C.J., Adler P.B., Alberti J., Bakker J.D., Brudvig L.A., Buckley Y.M., Cadotte M., Caldeira M.C., Chaneton E.J., Chu C., Daleo P., Dickman C.R., Dwyer J.M., Eskelinen A., Fay P.A., Firm J., Hagenah N., Hillebrand H., Iribarne O., Kirkman K.P., Knops J.M.H., La Pierre K.J., McCulley R.L., Morgan J.W., Pärtel M., Pascual J., Price J.N., Prober S.M., Risch A.C., Sankaran M., Schuetz M., Standish R.J., Vintanen R., Wardle G.M., Yajdjan L., Hector A. Local loss and spatial homogenization of plant diversity reduce ecosystem multifunctionality // *Nature Ecology and Evolution*. 2018. V. 2. № 1. P. 50–56.
- The IPBES regional assessment report on biodiversity and ecosystem services for Europe and Central Asia / Rounsevell M., Fischer M., Torre-Marín Rando A. and Mader A. (eds.). Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Germany, Bonn, 2018. 892 p.
- Isbell F., Gonzalez A., Loreau M., Cowles J., Díaz S., Hector A., Mace G.M., Wardle D.A., O'Connor M.I., Duffy J.E., Turnbull L.A., Thompson P.L., Larigauderie A. Linking the influence and dependence of people on biodiversity across scales // *Nature*. 2017. V. 546. P. 65–72.
- Jucker T., Avacaritei D., Barnoiaea I., Duduman G., Bouriaud O., Coomes D.A. Climate modulates the effects of tree diversity on forest productivity // *Journal of Ecology*. 2016a. V. 104. P. 388–398.
- Jucker T., Sanchez A.C., Lindsell J.A., Allen H.D., Amable G.S., Coomes D.A. Drivers of aboveground wood production in a lowland tropical forest of West Africa: teasing apart the roles of tree density, tree diversity, soil phosphorus, and historical logging // *Ecology and Evolution*. 2016b. V. 6. P. 4004–4017.
- Lamy T., Liss K.N., Gonzalez A., Bennett E.M. Landscape structure affects the provision of multiple ecosystem services // *Environmental Research Letters*. 2016. V. 11: 124017.
- Law E.A., Bryan B.A., Meijaard E., Mallawaarachchi T., Struebig M.J., Watts M.E., Wilson K.A. Mixed policies give more options in multifunctional tropical forest landscapes. *Journal of Applied Ecology*. 2017. V. 54. № 1. P. 51–60. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12666>
- Lasky J.R., Uriarte M., Boukili V.K., Erickson D.L., Kress W.J., Chazdon R.L. The relationship between tree biodiversity and biomass dynamics changes with tropical forest succession // *Ecology Letters*. 2014. V. 17. P. 1158–1167.
- Li S., Lang X., Liu W., Ou G., Xu H., Su J. The relationship between species richness and aboveground biomass in a primary *Pinus kesiya* forest of Yunnan, southwestern China // *PLoS ONE*. 2018. Vol. 13. № 1: e0191140.
- Liang J., Crowther T.W., Picard N., Wiser S., Zhou M., Alberti G., Schulze E.D., McGuire A.D., Bozzato F., Pretzsch H., de-Miguel S., Paquette A., Hérault B., Scherer-Lorenzen M., Barrett C.B., Glick H.B., Hengeveld G.M., Nabuurs G.J., Pfautsch S., Viana H., Vibrans A.C., Ammer C., Schall P., Verbyla D., Tchebakova N., Fischer M., Watson J.V., Chen H.Y., Lei X., Schelhaas M.J., Lu H., Gianelle D., Parfenova E.I., Salas C., Lee E., Lee B., Kim H.S., Bruelheide H., Coomes D.A., Piotta D., Sunderland T., Schmid B., Gourlet-Fleury S., Sonké B., Tavani R., Zhu J., Brandl S., Vayreda J., Kitahara F., Searle E.B., Neldner V.J., Ngugi M.R., Baraloto C., Frizzera L., Bałazy R., Oleksyn J., Zawila-Niedzwiecki T., Bouriaud O., Bussotti F., Finér L., Jarszowiec B., Jucker T., Valladares F., Jagodzinski A.M., Peri P.L., Gonmadje C., Marthy W., O'Brien T., Martin E.H., Marshall A.R., Rovero F., Bitariho R., Niklaus P.A., Alvarez-Loayza P., Chamuya N., Valencia R., Mortier F., Wortel V., Engone-Obiang N.L., Ferreira L.V., Odeke D.E., Vasquez R.M., Lewis S.L., Reich P.B. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests // *Science*. 2016. V. 354(6309): aaf8957.
- Liu X., Trogisch S., He J.-S., Niklaus P.A., Bruelheide H., Tang Z., Erfmeier A., Scherer-Lorenzen M., Pietsch K.A., Yang B., Kühn P., Scholten T., Huang Y., Wang C., Staab M., Leppert K.N., Wirth C., Schmid B., Ma K. Tree species richness increases ecosystem carbon storage in subtropical forests // *Proceedings of the Royal Society*. 2018. V. 285: 2018124020181240.
- Loreau M., Mouquet N., Gonzalez A. Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes // *PNAS*. 2003. V. 100. № 22. P. 12765–12770.
- Loreau M. Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory // *Philosophical Transactions of the Royal Society*. 2010. V. 365. P. 49–60.
- McBride P.D., Cusens J., Gillman L.N. Revisiting spatial scale in the productivity–species richness relationship: fundamental issues and global change implications // *AoB Plants*. 2014. V. 6: plu057.
- Mohieldin M., Caballero P. Protect, restore and promote sustainable use of terrestrial ecosystems, sustainably manage forests, combat desertification, and halt and reverse land degradation and halt biodiversity loss // *UN Chronicle*. 2015. V. 51. № 4. P. 34–35.
- Mori A.S. Environmental controls on the causes and functional consequences of tree species diversity. *Journal of Ecology*. 2018 a. V. 106. P. 113–125.
- Mori A.S., Isbell F., Seidl R.  $\beta$ -diversity, community assembly, and ecosystem functioning. *Trends in Ecology and Evolution*. 2018 b. V. 33. P. 549–564.
- Olden J.D. Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography // *Journal of Biogeography*. 2006. Vol. 33. P. 2027–2039.
- Paquette A., Messier C. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests // *Global Ecology and Biogeography*. 2011. V. 20. P. 170–180.
- Poorter L., van der Sande M.T., Thompson J., Arets E.J.M.M., Alarcón A., Alvarez-Sánchez J., Ascarrunz N., Balvanera P., Barajas-Guzmán G., Boit A., Bongers F., Carvalho F.A., Casanoves F., Cornejo-Tenorio G., Costa F.R.C., de Castilho C.V., Duivenvoorden J.F., Dutrieux L.P., Enquist B.J., Fernández-Méndez F., Finegan B., Gormley L.H.L., Healey J.R., Hoosbeek M.R., Ibarra-Manríquez G., Junqueira A.B., Levis C., Licona J.C., Lisboa L.S.,

- Magnusson W.E., Martínez-Ramos M., Martínez-Yrizar A., Martorano L.G., Maskell L.C., Mazzei L., Meave J.A., Mora F., Muñoz R., Nytych C., Pansonato M.P., Parr T.W., Paz H., Pérez-García E.A., Rentería L.Y., Rodríguez-Velazquez J., Rozendaal D.M.A., Ruschel A.R., Sakschewski B., Salgado-Negret B., Schiatti J., Simões M., Sinclair F.L., Souza P.F., Souza F.C., Stropp J., ter Steege H., Swenson N.G., Thonicke K., Toledo M., Uriarte M., van der Hout P., Walker P., Zamora N., Peña-Claros M. Carbon storage in tropical forests // *Global Ecology and Biogeography*. 2015. V. 24. P. 1314–1328.
- Poorter L., van der Sande M.T., Arets E.J.M.M., Ascarrunz N., Enquist B.J., Finegan B., Licona J.C., Martínez-Ramos M., Mazzei L., Meave J.A., Muñoz R., Nytych C.J., de Oliveira A.A., Pérez-García E.A., Prado-Junior J., Rodríguez-Velázquez J., Ruschel A.R., Salgado-Negret B., Schiavini I., Swenson N.G., Tenorio E.A., Thompson J., Toledo M., Uriarte M., van der Hout P., Zimmerman J.K., Peña-Claros M. Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests // *Global Ecology and Biogeography*. 2017. V. 26. P. 1423–1434.
- Potapov P., Hansen M.C., Kommareddy I., Kommareddy A., Turubanova S., Pickens A., Adusei B., Tyukavina A., Ying Q. Landsat Analysis Ready Data for Global Land Cover and Land Cover Change Mapping // *Remote Sensing*. 2020. V. 12. № 3:426.
- Potter K.M., Woodall C.W. Does biodiversity make a difference? Relationships between species richness, evolutionary diversity, and aboveground live tree biomass across U.S. forests // *Forest Ecology and Management*. 2014. V. 321. P. 117–129.
- Ratcliffe S., Liebersgesell M., Ruiz-Benito P., Madrigal Gonzalez J., Munoz Costaneda J. M., Kandler G., Lehtonen A., Dahlgren J., Kattge J., Penuelas J., Zavala M. A., Wirth C. Modes of functional biodiversity control on tree productivity across the European continent // *Global Ecology and Biogeography*. 2016. V. 25. P. 251–262.
- Schuldt A., Assmann T., Brezzi, M., Buscot F., Eichenberg D., Gutknecht J., Härdtle W., He J-S, Klein A-M, Kühn P., Liu X., Ma K., Niklaus P.A., Pietsch K.A., Purahong W., Scherer-Lorenzen M., Schmid B., Scholten T., Staab M., Tang Z., Trogisch S., von Oheimb G., Wirth C., Wubet T., Zhu C.-D., Bruelheide H. Biodiversity across trophic levels drives multifunctionality in highly diverse forests // *Nature Communications*. 2018. V. 9: 2989.
- Shin Y.J., Arneth A., Chowdhury R., Midgley G.F., Leadley P., Agyeman Bofo Y., Basher Z., Bukvareva E., Heinimann A., Horcea-Milcu A.I., Kindlmann P., Kolb M., Krenova Z., Oberdorff T., Osano P., Palomo I., Pichs Madruga R., Pliscoff P., Rondinini C., Saito O., Sathyapalan J., Yue T. Chapter 4: Plausible futures of nature, its contributions to people and their good quality of life / Global assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Brondízio E.S., Settele J., Díaz S., Ngo H.T. (eds). IPBES secretariat, Bonn, Germany. 2019. 168 p.
- Socolar J.B., Gilroy J.J., Kunin W.E., Edwards D.P. How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? *Trends in Ecology and Evolution*. 2015. V. 31. № 1. P. 67–80. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.11.005>
- Sullivan M.J.P., Talbot J., Lewis S.L., Phillips O.L., Qie L., Begne S.K., Chave J., Cuni-Sanchez A., Hubau W., Lopez-Gonzalez G., Miles L., Monteagudo-Mendoza, A., Sonke B., Sunderland, T., ter Steege H., White L.J.T., Affum-Baffoe K. Diversity and carbon storage across the tropical forest biome // *Scientific Reports*. 2017. V. 7: 39102.
- Tilman D., Isbell F., Cowles J.M. Biodiversity and ecosystem functioning // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2014. V. 45. P. 471–493.
- Triviño M., Pohjanmies T., Mazziotto A., Juutinen A., Podkopaev D., Le Tortorec E., Mönkkönen M. Optimizing management to enhance multifunctionality in a boreal forest landscape. *Journal of Applied Ecology*. 2017. V. 54. № 1. P. 61–70. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12790>
- United Nations. System of Environmental-Economic Accounting—Ecosystem Accounting (SEEA EA). White cover publication, pre-edited text subject to official editing. 2021. Available at: <https://seea.un.org/ecosystem-accounting>.
- Uvsh D., Gehlbach S., Potapov P.V., Munteanu C., Bragina E.V., Radeloff V.C. Correlates of forest-cover change in European Russia, 1989–2012 // *Land Use Policy*. 2020. V. 96. P. 104648–104688.
- Van der Plas F. Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities // *Biological Reviews*. 2019. V. 94. P. 1220–1245.
- Van der Plas F., Manning P., Soliveres S., Allan E., Scherer-Lorenzen M., Verheyen K., Wirth C., Zavala M.A. Ampoorter E., Baeten L., Barbaro L., Bauhus J., Benavides R., Benneter A., Bonal D., Bouriaud O., Bruelheide H., Bussotti F., Carnol M., Castagneyrol B., Charbonnier Y., Coomes D.A., Coppi A., Bastias C.C., Dawud S.M., De Wandeler H., Domisch T., Finér L., Gessler A., Granier A., Grossiord C. Guyot V., Häntenschwiler S., Jactel H., Jaroszewicz B., Joly F.X., Jucker T., Koricheva J., Milligan H., Müller S., Muys B. Nguyen D., Pollarini M., Ratcliffe S., Raulund-Rasmussen K., Selvi F., Stenlid J., Valladares F., Vesterdal L., Zielinski D., Fischer M. Biotic homogenization can decrease landscape-scale forest multifunctionality // *PNAS*. 2016. Vol. 113. № 13. P. 3557–3562.
- Verheyen K., Vanhellemont M., Auge H., Baeten L., Baraloto C., Barsoum N., Bilodeau-Gauthier S., Bruelheide H., Castagneyrol B., Godbold D., Haase J., Hector A., Jactel H., Koricheva J., Loreau M., Mereu S. Contributions of a global network of tree diversity experiments to sustainable forest plantations // *Ambio*. 2016. V. 45. № 1. P. 29–41.
- Vila M., Carrillo-Gavilan A., Vayreda J., Bugmann H., Fridman J., Grodzki W., Haase J., Kunstler G., Schelhaas M., Trasobares A. Disentangling Biodiversity and Climatic Determinants of Wood Production // *PLoS ONE*. 2013. V. 8. № 2: e53530.
- Watson J.V., Liang J., Tobin P.C., Lei X., Rentch J.S., Artis C.E. Large-scale forest inventories of the United States and China reveal positive effects of biodiversity on productivity // *Forest Ecosystems*. 2015. V. 2:22. P. 1–16.
- Wu X., Wang X., Tang Z., Shen Z., Zheng C., Xia X., Fang J. The relationship between species richness and biomass changes from boreal to subtropical forests in China // *Ecography*. 2015. V. 38. P. 602–613.

## Territories Assessment and Prioritisation for the Biodiversity Conservation on the Example of the Centre of the European Russia

Ye. N. Bukhareva<sup>1</sup> \*, A. A. Aleynikov<sup>2</sup>, O. A. Klimanova<sup>3</sup>, L. A. Titova<sup>3</sup>,  
T. V. Sviridova<sup>4</sup>, and A. V. Shcherbakov<sup>5</sup>

<sup>1</sup> Biodiversity Conservation Centre, Vavilova st. 41, Moscow 117312, Russia

<sup>2</sup> Center for Forest Ecology and Productivity of the RAS, Profsoyuznaya st. 84/32 bldg. 14, Moscow 117997, Russia

<sup>3</sup> Moscow State University, Geography Faculty, Leninskiye gory 1, Moscow 119991, Russia

<sup>4</sup> Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS, Leninsky ave. 33, Moscow 119071, Russia

<sup>5</sup> Moscow State University, Geography Faculty, Biology Faculty, Leninskiye gory 1, Moscow 119991, Russia

\*E-mail: bukhareva@gmail.com

For adequate assessment and effective management of biodiversity and ecosystem services in the vast and extremely heterogeneous territory of Russia, a multilevel approach is required that integrates the tasks of biodiversity conservation on different hierarchical levels (diversity of ecosystems and species), and on different levels of territorial administration. On the example of the Central Federal District of the Russian Federation, a preliminary methodology for prioritizing territories for biodiversity conservation at three levels of government (federal district – subjects of the Russian Federation – municipal districts) was considered. To prioritize the territories, the rarity indicators of the generalized types of their ecosystems and the territories' importance for the "Red List" species of animals and plants conservation were used. It is shown that the high-priority for biodiversity conservation purposes generalized types of ecosystems can be distinguished both on different territorial levels and in different territories within the same level. There is also a contradiction between the management tasks of preserving the diversity of species, requiring spacious habitats and the conservation of rare ecosystems that have a small area. These contradictions can be resolved through the development of environmental strategies for different levels of territorial administration.

*Keywords:* biodiversity, ecosystem functioning, ecosystem services, territorial level of management, forest district.

**Acknowledgements:** The study has been carried out within the framework of: the State contract with the CEPF RAS (№ 121121600118-8), the State Contract with the department of the global physical geography and geology of the MSU's geographic faculty (№ 121040100322-8), the State contract with the IEE RAS (№ AAAA-A18-118042490055-7, № 0089-2021-0010).

### REFERENCES

- Aleynikov A.A., Istoriko-geograficheskie prichiny sokhraneniya neparushennykh temnokhvoynykh lesov Severnogo Urala (Historical and geographic factors of intactness of the primary dark coniferous forests of Northern Ural), *Lesovedenie*, 2021, No. 6, pp. 593–608.
- Arneth A., Shin Y.-J., Leadley P., Rondinini C., Bukhareva E., Kolb M., Midgley G.F., Oberdorff T., Palomo I., Saito O., Post-2020 biodiversity targets need to embrace climate change, *PNAS*, 2020. Vol. 117, No. 49, pp. 30882–30891.
- Barnes A.D., Weigelt P., Jochum M., Ott D., Hodapp D., Haneda N.F., Brose U., Species richness and biomass explain spatial turnover in ecosystem functioning across tropical and temperate ecosystems, *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 2016, Vol. 371: 20150279.
- Barrufol M., Schmid B., Bruelheide H., Chi X., Hector A., Ma K., Michalski S., Tang Z., Niklaus P.A., Biodiversity Promotes Tree Growth during Succession in Subtropical Forest, *PLoS ONE*, 2013, Vol. 8, No. 11: e81246.
- Bonn A., Gaston K.J., Capturing biodiversity: selecting priority areas for conservation using different criteria, *Biodiversity Conservation*, 2005, Vol. 14, pp. 1083–1100. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-8410-6>
- Braslavskaya T.Y., Lesa i lesopol'zovanie na territorii Zvenigorodskoi biostantsii MGU: XIX vek (Forests and land-use during the 19th century in the forestry of the Zvenigorod biological station), *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2020, Vol. 5, No. 2, pp. 1–19.
- Brose U., Hillebrand H., Biodiversity and ecosystem functioning in dynamic landscapes, *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 2016, Vol. 371: 20150267.
- Bruelheide H., Nadrowski K., Assmann T., Bauhus J., Both S., Buscot F., Chen X.-Y., Ding B., Durka W., Erfmeier A., Gutknecht J.L.M., Guo D., Guo L.-D., Härdtle W., He J.-S., Klein A.-M., Kühn P., Liang Y., Liu X., Michalski S., Niklaus P.A., Pei K., Scherer-Lorenzen M., Scholten T., Schuldt A., Seidler G., Trogisch S., von Oheimb G., Welk E., Wirth C., Wubet T., Yang X., Yu M., Zhang S., Zhou H., Fischer M., Ma K., Schmid B., Designing forest biodiversity experiments: general considerations illustrated by a new large experiment in subtropical China, *Methods in Ecology and Evolution*, 2014, Vol. 5, pp. 74–89.
- Bukhareva E.N., Aleshchenko G.M., *Printsip optimal'nogo raznoobraziya biosistem* (The optimum diversity principle in biosystems), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2013, 521 p.
- Cai H., Di X., Chang S.X., Jin G., Stand density and species richness affect carbon storage and net primary productivity in early and late successional temperate forests differently, *Ecological Research*, 2016, Vol. 31, No. 4, pp. 525–533.
- Cardinale B.J., Bennett D.M. Nelson C.E., Gross K., Does productivity drive diversity or vice versa? A test of the mul-

- tivariate productivity-diversity hypothesis in streams, *Ecology*, 2009, Vol. 90, No. 5, pp. 1227–1241.
- Cardinale B.J., Duffy J.E., Gonzalez A., Hooper D.U., Perrings C., Venail P., Narwani A., Mace G.M., Tilman D., Wardle D.A., Kinzig A.P., Daily G.C., Loreau M., Grace J.B., Larigauderie A., Srivastava D.S., Naeem S., Biodiversity loss and its impact on humanity, *Nature*, 2012, Vol. 486, No. 7401, pp. 59–67.
- Cavanaugh K.C., Gosnell J.S., Davis S.L., Ahumada J., Boundja P., Clark D.B., Mugerwa B., Jansen P.A., O'Brien T.G., Rovero F., Sheil D., Vasquez R., Andelman S., Carbon storage in tropical forests correlates with taxonomic diversity and functional dominance on a global scale, *Global Ecology & Biogeography*, 2014, Vol. 23, pp. 563–573.
- Chen S., Wang W., Xu W., Wang Y., Wan H., Chen D., Tang Z., Tang X., Zhou G., Xie Z., Zhou D., Shanguan Z., Huang J., He J.S., Wang Y., Sheng J., Tang L., Li X., Dong M., Wu Y., Wang Q., Wang Z., Wu J., Chapin F.S. III, Bai Y., Plant diversity enhances productivity and soil carbon storage, *PNAS*, 2018, Vol. 115, No. 16, pp. 4027–4032.
- Chisholm R.A., Muller-Landau H.C., Rahman A.K., Beber D.P., Bin Y., Bohlman S.A., Bourg N.A., Brinks J., Bunyavejchewin S., Butt N., Cao H., Cao M., Cárdenas D., Chang L.-W., Chiang J.-M., Chuyong G., Condit R., Dattaraja H.S., Davies S., Duque A., Fletcher C., Gunatilleke N., Gunatilleke S., Hao Z., Harrison R.D., Howe R., Hsieh C.-F., Hubbell S.P., Itoh A., Kenfack D., Kiratiprayoon S., Larson A.J., Lian J., Lin D., Liu H., Lutz J.A., Ma K., Malhi Y., McMahon S., McShea W., Meegaskumbura M., Razman M.S., Morecroft, M.D., Nytech C.J., Oliveira A., Parker G.G., Pulla S., Punchi-Manage R., Romero-Saltos H., Sang W., Schurman J., Su S.-H., Sukumar R., Sun I.-F., Suresh H.S., Tan S., Thomas D., Thomas S., Thompson J., Valencia R., Wolf A., Yap S., Ye W., Yuan Z., Zimmerman J.K., Scale-dependent relationships between tree species richness and ecosystem function in forests, *Journal of Ecology*, 2013, Vol. 101, pp. 1214–1224.
- Duffy J.E., Godwin C.M., Cardinale B.J., Biodiversity effects in the wild are common and as strong as key drivers of productivity, *Nature*, 2017, Vol. 549, pp. 261–264.
- Eisenhauer N., Schielzeth H., Barnes A.D., Barry K., Bonn A., Brose U., Bruelheide H., Buchmann N., Buscot F., Ebeling A., Ferlian O., Freschet G.T., Giling D.P., Hättenschwiler S., Hillebrand H., Hines J., Isbell F., Koller-France E., König-Ries B., de Kroon H., Meyer S.T., Milcu A., Müller J., Nock C.A., Petermann J.S., Roscher C., Scherber C., Scherer-Lorenzen M., Schmid B., Schnitzer S.A., Schuldt A., Tschardt T., Türke M., van Dam N.M., van der Plas F., Vogel A., Wagg C., Wardle D.A., Weigelt A., Weisser W.W., Wirth C., Jochum M., A multitrophic perspective on biodiversity-ecosystem functioning research, *Advances in Ecological Research*, 2019, Vol. 61, pp. 1–54.
- Ekosistemnye uslugi Rossii: Prototip natsional'nogo doklada. T. 1. Uslugi nazemnykh ekosistem* (Ecosystems Services of Russia: Prototype of the National Report. Vol. 1. Services of Terrestrial Ecosystems), Moscow: Izd-vo Tsentra okhrany dikoi prirody, 2016, 148 p.
- Ekosistemnye uslugi Rossii: Prototip natsional'nogo doklada. T. 2. Bioraznoobrazie i ekosistemnye uslugi: printsipy ucheta v Rossii*, (Ecosystems Services of Russia: Prototype of the National Report. Vol. 2. Biodiversity and ecosystem services: accounting principles in Russia), Moscow: Izd-vo Tsentra okhrany dikoi prirody, 2020, 255 p.
- Ershov D.V., Gavriyuk E.A., Karpukhina D.A., Kovgan-ko K.A., A new map of the vegetation of central European Russia based on high-resolution satellite data, *Doklady Biological Sciences*, 2015, Vol. 464, No. 1, pp. 251–253.
- Evstigneev O.I., *Nerusso-Desnyanskoe poles'e: istoriya prirodopol'zovaniya* (Nerussa-Desna Polesie: the history of nature management), Bryansk: Gosudarstvennyi prirodnyi biosfernyi zapovednik "Bryanskii les", 2009, 139 p.
- Grace J.B., Anderson T.M., Seabloom E.W., Borer E.T., Adler P.B., Harpole W.S., Hautier Y., Hillebrand H., Lind E.M., Pärtel M., Bakker J.D., Buckley Y.M., Crawley M.J., Damschen E.I., Davies K.F., Fay P.A., Firn J., Gruner D.S., Hector A., Knops J.M., MacDougall A.S., Melbourne B.A., Morgan J.W., Orrock J.L., Prober S.M., Smith M.D., Integrative modeling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness, *Nature*, 2016, Vol. 529, pp. 390–393.
- Graudal L., Loo J., Fady B., Vendramin G., Aravanopoulos F.A., Baldinelli G., Bennadji Z., Ramamonjisoa L., Changtragoon S., Kjær E.D., *Indicators of the genetic diversity of trees – State, Pressure, benefit and response*, State of the World's Forest Genetic Resources – Thematic study, Rome, FAO, 2020, 92 p.
- Grman E., Zirbel C.R., Bassett T., Brudvig L.A., Ecosystem multifunctionality increases with beta diversity in restored prairies, *Oecologia*, 2018, Vol. 188, No. 3, pp. 837–848.
- Hautier Y., Isbell F., Borer E.T., Seabloom E.W., Harpole W.S., Lind E.M., MacDougall A.S., Stevens C.J., Adler P.B., Alberti J., Bakker J.D., Brudvig L.A., Buckley Y.M., Cadotte M., Caldeira M.C., Chaneton E.J., Chu C., Daleo P., Dickman C.R., Dwyer J.M., Eskelinen A., Fay P.A., Firn J., Hagenah N., Hillebrand H., Iribarne O., Kirkman K.P., Knops J.M.H., La Pierre K.J., McCulley R.L., Morgan J.W., Pärtel M., Pascual J., Price J.N., Prober S.M., Risch A.C., Sankaran M., Schuetz M., Standish R.J., Virtanen R., Wardle G.M., Yahdjian L., Hector A., Local loss and spatial homogenization of plant diversity reduce ecosystem multifunctionality, *Nature Ecology and Evolution*, 2018, Vol. 2, No. 1, pp. 50–56.
- Isbell F., Gonzalez A., Loreau M., Cowles J., Díaz S., Hector A., Mace G.M., Wardle D.A., O'Connor M.I., Duffy J.E., Turnbull L.A., Thompson P.L., Larigauderie A., Linking the influence and dependence of people on biodiversity across scales, *Nature*, 2017, Vol. 546, pp. 65–72.
- Jucker T., Avacaritei D., Barnoaiea I., Duduman G., Bouriaud O., Coomes D.A., Climate modulates the effects of tree diversity on forest productivity, *Journal of Ecology*, 2016a, Vol. 104, pp. 388–398.
- Jucker T., Sanchez A.C., Lindsell J.A., Allen H.D., Amable G.S., Coomes D.A., Drivers of aboveground wood production in a lowland tropical forest of West Africa: teasing apart the roles of tree density, tree diversity, soil phosphorus, and historical logging, *Ecology and Evolution*, 2016b, Vol. 6, pp. 4004–4017.
- Kalyakin M.V., Voltsit O.V., *Atlas gnezdyashchikhsya ptits evropeiskoi chasti Rossii* (Atlas of the breeding birds of the European part of Russia), Moscow: Fiton XXI, 2020, 908 p.
- Lamy T., Liss K.N., Gonzalez A., Bennett E.M., Landscape structure affects the provision of multiple ecosystem

- services, *Environmental Research Letters*, 2016, Vol. 11: 124017.
- Lasky J.R., Uriarte M., Boukili V.K., Erickson D.L., Kress W.J., Chazdon R.L., The relationship between tree biodiversity and biomass dynamics changes with tropical forest succession, *Ecology Letters*, 2014, Vol. 17, pp. 1158–1167.
- Law E.A., Bryan B.A., Meijaard E., Mallawaarachchi T., Struebig M.J., Watts M.E., Wilson K.A., Mixed policies give more options in multifunctional tropical forest landscapes, *Journal of Applied Ecology*, 2017, Vol. 54, No. 1, pp. 51–60. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12666>
- Li S., Lang X., Liu W., Ou G., Xu H., Su J., The relationship between species richness and aboveground biomass in a primary *Pinus kesiya* forest of Yunnan, southwestern China, *PLoS ONE*, 2018, Vol. 13, No. 1: e0191140.
- Liang J., Crowther T.W., Picard N., Wiser S., Zhou M., Alberti G., Schulze E.D., McGuire A.D., Bozzato F., Pretzsch H., de-Miguel S., Paquette A., Hérault B., Scherer-Lorenzen M., Barrett C.B., Glick H.B., Hengeveld G.M., Nabuurs G.J., Pfautsch S., Viana H., Vibrans A.C., Ammer C., Schall P., Verbyla D., Tchebakova N., Fischer M., Watson J.V., Chen H.Y., Lei X., Schelhaas M.J., Lu H., Gianelle D., Parfenova E.I., Salas C., Lee E., Lee B., Kim H.S., Bruelheide H., Coomes D.A., Piotta D., Sunderland T., Schmid B., Gourlet-Fleury S., Sonké B., Tavanani R., Zhu J., Brandl S., Vayreda J., Kitahara F., Searle E.B., Neldner V.J., Ngugi M.R., Baraloto C., Frizzera L., Bałazy R., Oleksyn J., Zawila-Niedzwiecki T., Bouriaud O., Bussotti F., Finér L., Jaroszewicz B., Jucker T., Valladares F., Jagodzinski A.M., Peri P.L., Gonmadje C., Marthy W., O'Brien T., Martin E.H., Marshall A.R., Rovero F., Bitariho R., Niklaus P.A., Alvarez-Loayza P., Chamuya N., Valencia R., Mortier F., Wortel V., Engone-Obiang N.L., Ferreira L.V., Odeke D.E., Vasquez R.M., Lewis S.L., Reich P.B., Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests, *Science*, 2016, Vol. 354(6309): aaf8957.
- Liu X., Trogisch S., He J.-S., Niklaus P.A., Bruelheide H., Tang Z., Erfmeier A., Scherer-Lorenzen M., Pietsch K.A., Yang B., Kühn P., Scholten T., Huang Y., Wang C., Staab M., Leppert K.N., Wirth C., Schmid B., Ma K., Tree species richness increases ecosystem carbon storage in subtropical forests, *Proceedings of the Royal Society*, 2018, Vol. 285: 2018124020181240.
- Loreau M., Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory, *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 2010, Vol. 365, pp. 49–60.
- Loreau M., Mouquet N., Gonzalez A., Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes, *PNAS*, 2003, Vol. 100, No. 22, pp. 12765–12770.
- Lukina N.V., Geras'kina A.P., Gornov A.V., Shevchenko N.E., Kuprin A.V., Chernov T.I., Chumachenko S.I., Shanin V.N., Kuznetsova A.I., Teben'kova D.N., Gornova M.V., Bioraznoobrazie i klimatoreguliruyushchie funktsii lesov: aktual'nye voprosy i perspektivy issledovaniia (Biodiversity and climate regulating functions of forests: current issues and prospects for research), *Voprosy lesnoi nauki*, 2020, Vol. 3, No. 4, pp. 1–90.
- McBride P.D., Cusens J., Gillman L.N., Revisiting spatial scale in the productivity–species richness relationship: fundamental issues and global change implications, *AoB Plants*, 2014, Vol. 6: plu057.
- Mohieldin M., Caballero P., Protect, restore and promote sustainable use of terrestrial ecosystems, sustainably manage forests, combat desertification, and halt and reverse land degradation and halt biodiversity loss, *UN Chronicle*, 2015, Vol. 51, No. 4, pp. 34–35.
- Mori A.S., Environmental controls on the causes and functional consequences of tree species diversity, *Journal of Ecology*, 2018a, Vol. 106, pp. 113–125.
- Mori A.S., Isbell F., Seidl R.,  $\beta$ -diversity, community assembly, and ecosystem functioning, *Trends in Ecology and Evolution*, 2018b, Vol. 33, pp. 549–564.
- Olden J.D., Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography, *Journal of Biogeography*, 2006, Vol. 33, pp. 2027–2039.
- Paquette A., Messier C., The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests, *Global Ecology and Biogeography*, 2011, Vol. 20, pp. 170–180.
- Poorter L., van der Sande M.T., Arets E.J.M.M., Ascarunz N., Enquist B.J., Finegan B., Licona J.C., Martínez-Ramos M., Mazzei L., Meave J.A., Muñoz R., Nyttch C.J., de Oliveira A.A., Pérez-García E.A., Prado-Junior J., Rodríguez-Velázquez J., Ruschel A.R., Salgado-Negret B., Schiavini I., Swenson N.G., Tenorio E.A., Thompson J., Toledo M., Uriarte M., van der Hout P., Zimmerman J.K., Peña-Claros M., Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests, *Global Ecology and Biogeography*, 2017, Vol. 26, pp. 1423–1434.
- Poorter L., van der Sande M.T., Thompson J., Arets E.J.M.M., Alarcón A., Álvarez-Sánchez J., Ascarunz N., Balvanera P., Barajas-Guzmán G., Boit A., Bongers F., Carvalho F.A., Casanoves F., Cornejo-Tenorio G., Costa F.R.C., de Castilho C.V., Duivenvoorden J.F., Dutrieux L.P., Enquist B.J., Fernández-Méndez F., Finegan B., Gormley L.H.L., Healey J.R., Hoosbeek M.R., Ibarra-Manríquez G., Junqueira A.B., Levis C., Licona J.C., Lisboa L.S., Magnusson W.E., Martínez-Ramos M., Martínez-Yrizar A., Martorano L.G., Maskell L.C., Mazzei L., Meave J.A., Mora F., Muñoz R., Nyttch C., Pansonato M.P., Parr T.W., Paz H., Pérez-García E.A., Rentieria L.Y., Rodríguez-Velázquez J., Rozendaal D.M.A., Ruschel A.R., Sakschewski B., Salgado-Negret B., Schiavini J., Simões M., Sinclair F.L., Souza P.F., Souza F.C., Stropp J., ter Steege H., Swenson N.G., Thonicke K., Toledo M., Uriarte M., van der Hout P., Walker P., Zamora N., Peña-Claros M., Carbon storage in tropical forests, *Global Ecology and Biogeography*, 2015, Vol. 24, pp. 1314–1328.
- Potapov P., Hansen M.C., Kommareddy I., Kommareddy A., Turubanova S., Pickens A., Adusei B., Tyukavina A., Ying Q., Landsat Analysis Ready Data for Global Land Cover and Land Cover Change Mapping, *Remote Sensing*, 2020, Vol. 12, No. 3:426.
- Potter K.M., Woodall C.W., Does biodiversity make a difference? Relationships between species richness, evolutionary diversity, and aboveground live tree biomass across U.S. forests, *Forest Ecology and Management*, 2014, Vol. 321, pp. 117–129.
- Ratcliffe S., Liebersgesell M., Ruiz-Benito P., Madrigal Gonzalez J., Munoz Costaneda J.M., Kandler G., Lehtonen A., Dahlgren J., Kattge J., Penuelas J., Zavala M.A., Wirth C., Modes of functional biodiversity control on tree productivity across the European continent, *Global Ecology and Biogeography*, 2016, Vol. 25, pp. 251–262.

- Schuldt A., Assmann T., Brezzi, M., Buscot F., Eichenberg D., Gutknecht J., Härdtle W., He J.-S., Klein A.-M., Kühn P., Liu X., Ma K., Niklaus P.A., Pietsch K.A., Purahong W., Scherer-Lorenzen M., Schmid B., Scholten T., Staab M., Tang Z., Trogisch S., von Oheimb G., Wirth C., Wubet T., Zhu C.-D., Bruelheide H., Biodiversity across trophic levels drives multifunctionality in highly diverse forests, *Nature Communications*, 2018, Vol. 9: 2989.
- Shin Y.J., Arneth A., Chowdhury R., Midgley G.F., Leadley P., Agyeman Bofo Y., Basher Z., Bukvareva E., Heinemann A., Horcea-Milcu A.I., Kindlmann P., Kolb M., Krenova Z., Oberdorff T., Osano P., Palomo I., Pichs Madruga R., Pliscoff P., Rondinini C., Saito O., Sathyapalan J., Yue T., Chapter 4: Plausible futures of nature, its contributions to people and their good quality of life, In: *Global assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*, IPBES secretariat, Bonn, 2019, 168 p.
- Smirnova O.V., Bobrovsky M.V., Khanina L.G., Smirnov V.E., Bioraznoobrazie i suksessionnyi status starovozrastnykh temnokhvoynykh lesov Evropeiskoi Rossii (Succession status of old-growth spruce and spruce-fir forests in European Russia), *Uspekhi sovremennoi biologii*, 2006, Vol. 126, No. 1, pp. 27–49.
- Sobranie zakonodatel'stva Rossiiskoi Federatsii* (Russian Federation Code), 2019, No. 23, art. 2953.
- Sobranie zakonodatel'stva Rossiiskoi Federatsii* (Russian Federation Code) 2021, No. 45, art. 7556.
- Socolar J.B., Gilroy J.J., Kunin W.E., Edwards D.P., How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation?, *Trends in Ecology and Evolution*, 2015, Vol. 31, No. 1, pp. 67–80. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.11.005>
- Sokhranenie tsennykh prirodnnykh territorii Severo-Zapada Rossii. Analiz reprezentativnosti seti OOPT Arkhangel'skoi, Vologodskoi, Leningradskoi i Murmanskoi oblastei, Respubliki Karelii, Sankt-Peterburga*, (Mapping of High Conservation Value Areas in Northwestern Russia: Gap-Analysis of the Protected Areas Network in the Murmansk, Leningrad, Arkhangelsk, Vologda, and Karelia regions, and the city of Saint Petersburg), Saint Petersburg: Kol'skii tsentr okhrany dikoi prirody, 2011, 64–117 p.
- Strategiya sotsial'no-ekonomicheskogo razvitiya Rossiiskoi Federatsii s nizkim urovnem vybrosov parnikovykh gazov do 2050 goda* (Strategy for socio-economic development of the Russian Federation with low greenhouse gas emissions until 2050), No. 3052-p.
- Sullivan M.J.P., Talbot J., Lewis S.L., Phillips O.L., Qie L., Begne S.K., Chave J., Cuni-Sanchez A., Hubau W., Lopez-Gonzalez G., Miles L., Monteagudo-Mendoza, A., Sonke B., Sunderland, T., ter Steege H., White L.J.T., Afum-Baffoe K., Diversity and carbon storage across the tropical forest biome, *Scientific Reports*, 2017, Vol. 7: 39102.
- Sviridova T.V., Zubakin V.A., Andreev A.V., Programma "Klyucheveye ornitologicheskie territorii Rossii": itogi 20 let (1994–2014) (Program "Important Bird Areas of Russia": results of 20 years (1994–2014)), In: *Inventarizatsiya, monitoring i okhrana klyuchevykh ornitologicheskikh territorii Rossii* (Inventory, monitoring and protection of key bird areas of Russia), Moscow: Soyuz okhrany ptits Rossii, 2016, Vol. 7, pp. 5–16.
- Teben'kova D.N., Lukina N.V., Chumachenko S.I., Danilova M.A., Kuznetsova A.I., Gornov A.V., Gagarin Yu.N., Mul'tifunktsional'nost' i bioraznoobrazie lesnykh ekosistem (Multifunctionality and biodiversity of forest ecosystems), *Lesovedenie*, 2019, No. 5, pp. 341–356.
- The IPBES regional assessment report on biodiversity and ecosystem services for Europe and Central Asia*, Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, Bonn, 2018, 892 p.
- Tilman D., Isbell F., Cowles J.M., Biodiversity and ecosystem functioning, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2014, Vol. 45, pp. 471–493.
- Triviño M., Pohjanmies T., Mazziotta A., Juutinen A., Podkopaev D., Le Tortorec E., Mönkkönen M., Optimizing management to enhance multifunctionality in a boreal forest landscape, *Journal of Applied Ecology*, 2017, Vol. 54, No. 1, pp. 61–70. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12790>.
- United Nations. System of Environmental-Economic Accounting—Ecosystem Accounting (SEEA EA), White cover publication, pre-edited text subject to official editing*, 2021, available at: <https://seea.un.org/ecosystem-accounting>.
- Uvsh D., Gehlbach S., Potapov P.V., Munteanu C., Bragina E.V., Radeloff V.C., Correlates of forest-cover change in European Russia, 1989–2012, *Land Use Policy*, 2020, Vol. 96, pp. 104648–104688.
- Van der Plas F., Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities, *Biological Reviews*, 2019, Vol. 94, pp. 1220–1245.
- Van der Plas F., Manning P., Soliveres S., Allan E., Scherer-Lorenzen M., Verheyen K., Wirth C., Zavala M.A., Ampoorter E., Baeten L., Barbaro L., Bauhus J., Benavides R., Benneter A., Bonal D., Bouriaud O., Bruelheide H., Bussoffi F., Carnol M., Castagneyrol B., Charbonnier Y., Coomes D.A., Coppi A., Bastias C.C., Dawud S.M., De Wandeler H., Domisch T., Finér L., Gessler A., Granier A., Grossiord C., Guyot V., Hättenschwiler S., Jactel H., Jarszewicz B., Joly F.X., Jucker T., Koricheva J., Milligan H., Müller S., Muys B., Nguyen D., Pollastrini M., Ratcliffe S., Raulund-Rasmussen K., Selvi F., Stenlid J., Valladares F., Vesterdal L., Zielinski D., Fischer M., Biotic homogenization can decrease landscape-scale forest multifunctionality, *PNAS*, 2016, Vol. 113, No. 13, pp. 3557–3562.
- Verheyen K., Vanhellefont M., Auge H., Baeten L., Baraloto C., Barsoum N., Bilodeau-Gauthier S., Bruelheide H., Castagneyrol B., Godbold D., Haase J., Hector A., Jactel H., Koricheva J., Loreau M., Méréu S., Contributions of a global network of tree diversity experiments to sustainable forest plantations, *Ambio*, 2016, Vol. 45, No. 1, pp. 29–41.
- Vila M., Carrillo-Gavilan A., Vayreda J., Bugmann H., Fridman J., Grodzki W., Haase J., Kunstler G., Schelhaas M., Trasobares A., Disentangling Biodiversity and Climatic Determinants of Wood Production, *PLoS ONE*, 2013, Vol. 8, No. 2: e53530.
- Vostochnoevropayskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost' (Eastern European forest in the Holocene and modern history)*, Moscow: Nauka, 2004, Vol. 1, 479 p.
- Watson J.V., Liang J., Tobin P.C., Lei X., Rentch J.S., Artis C.E., Large-scale forest inventories of the United States and China reveal positive effects of biodiversity on productivity, *Forest Ecosystems*, 2015, Vol. 2:22, pp. 1–16.
- Wu X., Wang X., Tang Z., Shen Z., Zheng C., Xia X., Fang J., The relationship between species richness and biomass changes from boreal to subtropical forests in China, *Ecography*, 2015, Vol. 38, pp. 602–613.

УДК 574.42

## ОЦЕНКА И КАРТОГРАФИРОВАНИЕ ЦЕНОТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЛЕСОВ МОСКОВСКОГО РЕГИОНА<sup>1</sup>

© 2022 г. Т. В. Черненкова<sup>а</sup>, \*, И. П. Котлов<sup>б</sup>, Н. Г. Беляева<sup>а</sup>, Е. Г. Сулова<sup>с</sup>, О. В. Морозова<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Институт географии РАН, Старомонетный пер., д. 29, Москва, 119017 Россия

<sup>б</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, Ленинский пр-кт, д. 33, Москва, 119071 Россия

<sup>с</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, д. 1, Москва, 119991 Россия

\*E-mail: chernenkova50@mail.ru

Поступила в редакцию 14.03.2022 г.

После доработки 14.04.2022 г.

Принята к публикации 07.06.2022 г.

Растущая плотность населения крупных мегаполисов придает биоразнообразию лесного покрова все большую экологическую и социальную значимость. Отсутствие актуальных картографических материалов затрудняет оценку качества природной среды и сохранение ценных природных объектов с учетом условий местообитаний и видов землепользования. Целью работы является выявление и картографирование ценотического разнообразия лесного покрова Московского региона. Для изучения пространственной структуры сообществ использованы дистанционные данные (Sentinel-2A, радарные снимки PALSAR), цифровые модели рельефа (ЦМР SRTM) в сочетании с данными наземных исследований. Для компенсации дефицитного и неравномерного распределения полевых данных применен подход выравнивания обучающей выборки с подбором оптимального алгоритма моделирования ("случайный лес"). Разработаны картографические модели современного фитоценотического разнообразия лесного покрова Московского региона для тематических единиц в ранге формации (11 классов) и группы ассоциаций (31 класс), сопровождаемые подробной легендой. Статистические методы и цифровой формат картографических материалов определяют адаптивность подхода и необходимую актуализацию материалов. Предлагаемая методика картографирования и выполненная оценка типологического разнообразия лесов могут быть использованы для создания пространственной основы мониторинга биоразнообразия лесов Московской области и городских лесов Москвы.

*Ключевые слова:* фитоценотическое разнообразие, лесной покров, картографирование, Sentinel, ЦМР SRTM, алгоритм случайного леса, Московский регион.

DOI: 10.31857/S0024114822060043

Лесной покров выступает ключевым ресурсом для поддержания устойчивого состояния природной среды, выполняя функции регулирования температуры, очищения воздуха, связывания углерода и поддержания биоразнообразия (Мониторинг биологического разнообразия ..., 2008; Abad-Segura et al., 2020). Биоразнообразие, в свою очередь, является одной из экосистемных услуг, обладающих внутренней ценностью (Ghilarov, 2000; Lutz et al., 2001; Reyers et al., 2012). Выявление ценотического разнообразия лесов имеет решающее значение при оценке качества растительного покрова, сохранения ценных природных объектов, организации мониторинга и ландшафтного планирования территории (Рысин, Савельева, 1980). При неоспоримой значимости лесов тем не менее актуальная лесоустроительная информация (на период менее 10 лет)

имеется лишь для 15% площади лесов России (Барталев, Стыценко, 2020). Особенно остро эта проблема стоит для территорий крупных мегаполисов, где ресурсная значимость лесной продукции отходит на второй план.

В настоящее время научное сообщество продвинулось далеко вперед в изучении состава насаждений в городской и пригородной среде с применением спутниковых снимков высокого разрешения (Haase et al., 2019; Wang et al., 2019), LiDAR (Light Detection and Ranging) (Haase et al., 2019), аэрофотоснимков (АФС) (Reyers et al., 2012) и цифровых наземных изображений (Jiang et al., 2017). В относительно узкой области совмещения спутниковых и полевых данных арсенал техник и методов многообразен, однако решающее значение на качество выходных данных оказывает не столько сложность и новизна применяемых методов, сколько систематизированный сбор полевой информации, ее проверка, верификация и адек-

<sup>1</sup> Работа выполнена по теме ИГ РАН № 0148-2019-0007.

ватная подготовка в качестве обучающей выборки для классификации либо моделирования (Gillespie et al., 2008).

Важной проблемой является частота и регулярность расположения пробных площадей, необходимость которых определяется совместной обработкой наземных наблюдений и данных дистанционного зондирования Земли (ДЗЗ). Ограниченная выборка (пространственная и временная) часто не может полностью охватить динамику и пространственную неоднородность лесного покрова (Baines et al., 2020). Для России это является достаточно актуальной проблемой, поскольку размещение пробных площадей осуществляется в основном на нерегулярной основе. Их плотность в пересчете на единицу площади как минимум в 6 раз меньше, чем таковая в рамках системы за рубежом на основе регулярных сетей участков National Forest Inventories (NFI), а пространственное распределение имеет сильные сдвиги к дорожной сети и населенным пунктам либо, напротив, к особо охраняемым природным территориям (ООПТ). При этом известно, что минимальный объем выборки для построения статистических зависимостей – 20 элементов, а оптимальное число, по различным оценкам, варьирует от 50 до 80 (Lisovsky et al., 2020).

Для оценки ценотического разнообразия лесного покрова, помимо качества источников данных, требуется соответствующая их подготовка и использование единых принципов классификации. Большое число региональных классификационных систем, выполненных на различных основаниях, вызывает затруднения как в отнесении описываемых сообществ к синтаксонам определенного ранга, так и при сравнении их между собой в процессе анализа ботанико-географических связей. На это неоднократно указывалось рядом исследователей (Нешатаев, 2001; Черненькова, Морозова, 2017; Плугатарь и др., 2020). Наконец, важным условием является применение единых алгоритмов моделирования, определяемых степенью изученности территории и требуемой детальностью дешифрирования природных объектов.

Большинство отечественных работ по изучению типологического разнообразия и крупномасштабному картографированию лесов осуществлялись методом совмещения полевых исследований с лесотаксационными планами, топографическими картами и аэрофото- и космоснимками (Сирин и др., 2014; Разумовская, 2018; Васильев и др., 2019; Волкова, Храмцов, 2019; Семенищенков, Корсиков, 2020 и др.). Использование автоматизированных подходов на основе ДДЗ и материалов наземных исследований встречается реже (Нешатаев, Нешатаев, 2012; Neshataeva et al., 2012; Рыжкова и др., 2015; Черненькова и др., 2019; Груммо и др., 2019), в том числе для оценки рас-

пределения типологических единиц высокого ранга – уровня классов формаций (Ершов и др., 2015; Мелкий и др., 2019).

В Московской области работали известные научные коллективы под руководством таких ученых, как А.А. Алехин, Л.П. Рысин, С.Ф. Курнаев, Н.В. Дылис, Ю.Д. Абатуров, и многие другие, заложившие более полувека назад основы биогеоценотических комплексных исследований на стационарах и биостанциях, а также на ООПТ. В итоге накоплен большой объем геоботанических исследований, разработана карта Растительности Московской области под редакцией Г.Н. Огуреевой (1996). Опираясь на колоссальный опыт отечественных фундаментальных знаний в области типологии, экологии и динамики лесов, современные исследователи осознают необходимость их синтеза и дальнейшего развития с учетом развивающихся технологий.

Несмотря на относительно большой объем оригинальных полевых описаний в Московском регионе, они характеризуются дефицитным и неравномерным распределением. Это обуславливает разный объем типологических единиц и точность их выявления (Kotlov, Chernenkova, 2020). Исключительная сложность организации лесного покрова, представленного сукцессионной мозаикой сообществ с полидоминантным составом древесного яруса или монодоминантными лесами искусственного происхождения, существенно затрудняет типизацию сообществ. В этой связи при выявлении ценотического разнообразия лесного покрова на максимально возможном по детальности пространственном уровне мы старались компенсировать эти проблемы созданием равномерной обучающей выборки, подбором оптимального алгоритма моделирования и совершенствованием методов, ориентированных в первую очередь на статистическую обработку данных.

Целью данного исследования является выявление и картографирование ценотического разнообразия лесного покрова Московского региона с использованием наземных описаний и открытых спутниковых данных. Работа направлена на развитие системы паспортизации лесов, включающей классификацию и картографирование ценотического разнообразия лесного покрова на цифровой основе и обеспечивающей пространственную основу для мониторинга и ландшафтного планирования территории Московской области и городских лесов Москвы.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

### *Район исследований*

Московский регион расположен в центральной части Восточно-Европейской (Русской) равнины – 35°10'–40°15' в.д., 54°12'–56°55' с.ш., за-

нимает площадь 4.58 млн га. Район исследования включает территорию Новой Москвы площадью 0.15 млн га.

Лесной покров исследуемой территории на протяжении нескольких столетий испытывал сильное антропогенное воздействие (вырубка, распашка земель). В первой половине 20 века и особенно активно после Великой Отечественной войны (1941–1945 гг.) произошла значительная смена направления воздействия — активное создание лесных культур (главным образом сосны и ели) на месте бывших пахотных земель, благодаря чему сильно выросла лесистость региона. В 1947 г. все леса Московской области были признаны зеленой зоной, исключая промышленные рубки. Однако вплоть до конца 20 века в регионе происходило наращивание темпов промышленного развития — строительство и эксплуатация машиностроительных заводов и сопутствующей инфраструктуры, включая предприятия энергетического и нефтеперерабатывающего комплексов (Vergel et al., 2019). Это привело к росту выбросов загрязняющих веществ в атмосферу и гидросферу. В начале 21 века направление воздействия сменилось на постиндустриальное. В связи с развитием финансового сектора экономики начался прирост населения, строительство жилищного фонда, новых автомагистралей (Lurie et al., 2015; Nefedova, Mkrtchan, 2017). Кроме того, зафиксировано ухудшение объема лесохозяйственных мероприятий, направленных на поддержание устойчивости лесных насаждений. Отмечены крупные вспышки инвазий вредителей леса, лесные пожары, в том числе вследствие нарушения природоохранного режима — несанкционированные рубки, свалки бытовых и промышленных отходов (Лесной план ..., 2018).

Тем не менее защитный статус лесов (ограничение промышленных рубок и рубок ухода) способствовал определенной сохранности лесов региона с возможностью осуществления естественных биогенных циклов, формирования естественной структуры и сукцессионной динамики. В пределах большинства ООПТ сохранились отдельные участки коренных сообществ. Несмотря на близость к крупнейшему мегаполису Москве и высокую долю лесов искусственного происхождения, лесной покров территории с точки зрения флористического богатства и типологического разнообразия приближается к составу коренных сообществ широколиственно-хвойной зоны (Chernenkova et al., 2020).

#### *Источники дистанционных данных*

В качестве источника ДДЗ взяты мультиспектральные данные спутника Sentinel-2A, обладающие высокой периодичностью съемки (1 раз в 5 дней), достаточно высоким пространственным разрешением (до 10 м/пиксель), широкой полосой съемки (290 км) и наличием нескольких инфра-

красных каналов и каналов “красный край” (Red Edge). Использовались снимки, выполненные при благоприятных погодных условиях в июне и июле 2021 г. Изображения (в количестве 28) агрегированы до разрешения 60 метров и соединены в бесшовную мозаику. В составе мозаики задействованы 11 спектральных каналов, с использованием которых рассчитан 41 спектральный индекс, включая индексы, оцененные как чувствительные к стрессовому состоянию растительности (Abdullah et al., 2019). Для повышения качества модели использованы данные радарного спутника ALOS Palsar-2 — два слоя согласованной HH и перекрестной HV-поляризации (Shimada et al., 2014). Кроме того, в анализе применяли цифровую модель рельефа SRTM и 10 морфометрических характеристик, рассчитанных на ее основе. В общей сложности получены 63 растровых слоя.

Для снятия автокорреляции использован метод удаления высоко скоррелированных слоев по границе отсечения 0.5. В результате оставлено 7 слоев, которые имели парные корреляции не более 0.5: каналы голубой (2) и красный край (6), индексы NDWI2, BNDWI, GLI, абсолютная высота и согласованная поляризация HH (Таблица 1).

#### *Наземные описания и классификация*

Геоботанические описания общим числом 1684 выполнены по стандартной методике в пределах растительных сообществ, однородных по общему флористическому составу, составу доминантов каждого яруса, структуре сообществ и условиям местообитания, на пробных площадях 20 × 20 м с использованием GPS-позиционирования. Оценивали состав и структуру древесного яруса (проективное покрытие крон, среднюю высоту взрослых деревьев и подроста). Выявлялся полный видовой состав кустарникового, травяно-кустарничкового и мохового ярусов с оценкой проективного покрытия (ПП) в процентах.

При классификации описаний использован эколого-фитоценотический подход (Черненкова, Морозова, 2017; Черненкова и др., 2020). Ряд причин объясняет применение данной классификации: 1) хорошее соответствие типологических и картографируемых единиц; 2) соответствие российским единицам лесной типологии, учитывающим базу нормативно-правовых документов и регулирующих вопросы лесопользования, в целом землеустройства и кадастрового учета земель; 3) иерархичность используемых единиц; 4) учет редких типов лесных сообществ, а также вторичных сообществ, что важно с природоохранной точки зрения.

Для формальной проверки классификации применен линейный пошаговый дискриминантный анализ в программе IBM SPSS Statistics 12.

**Таблица 1.** Растровые слои пространственных характеристик с парными корреляциями менее 0.5

№	Характеристики	Описание	Характеристики
1	B02 – Blue	Чувствительность к старению растений, каротиноидам, побурению и почвенному фону; атмосферная поправка (аэрозольное рассеяние)	458–522 нм
2	B06 – Red Edge	Положение красного края, атмосферная коррекция; извлечение аэрозольной нагрузки	733–747 нм
3	NDWI2	Нормализованный разностный водный индекс. Подчеркивает влажность местообитаний (Shimada et al., 2014)	$\frac{\text{Green} - \text{NIR}}{\text{Green} + \text{NIR}}$
4	BNDWI	Нормализованный разностный индекс голубого и инфракрасного каналов. Связь с индексом листовой пластины и объемом сухой биомассы (Abdullah et al., 2019; Hancock, Dougherty, 2007)	$\frac{\text{NIR} - \text{BLUE}}{\text{NIR} + \text{BLUE}}$
5	GLI	Зеленый листовой индекс. Характеристики хлорофилла и листовой поверхности на основе каналов видимого спектра (Abdullah et al., 2019; Gobron et al., 2000)	$\frac{2 \times \text{Green} - \text{Red} - \text{Blue}}{2 \times \text{Green} + \text{Red} - \text{Blue}}$
6	DEM SRTM (высота)	Положение относительно водоразделов и долин водотоков, ледниковые и водноледниковые ландшафты (Puzachenko и др., 2014).	Метры
7	HH Palsar	Текстурная неоднородность кроновой поверхности, высота древесного яруса, запас биомассы (Shimada и др., 2014)	Условные единицы

В качестве переменных предикторов использованы значения покрытий видов древостоя и сумма покрытий видов, относящихся к определенной эколого-ценотической группе (ЭЦГ). Отнесение видов к ЭЦГ выполнено по модифицированной схеме В.Э. Смирнова с соавторами (2006) с учетом диагностических видов классов растительности в системе Браун-Бланке (Ермаков, 2012; Mucina et al., 1993).

#### *Предварительная подготовка обучающей выборки*

С опорой на предыдущий опыт картографирования лесов (Chernenkova et al., 2020; Kotlov, Chernenkova, 2020) выполнена предварительная подготовка обучающей выборки. Как было указано выше, основной проблемой моделирования на региональном уровне является недостаток точек полевых описаний. В нашем исследовании эту проблему решали методом оцифровки выделов по разносезонным высокодетальным изображениям в программе SASPlanet. Оцифровывали выделы, соответствующие определенному типу сообщества ранга группы ассоциаций, границы которых четко читались по различным снимкам и подтверждались полевыми наблюдениями. Средняя площадь выдела составила 1.81 га, общая площадь оцифрованных выделов – 667.4 га. Итоговое среднее число пикселей каждого тематического класса для обучающей выборки – 122.

Построенная модель типов лесных сообществ в ранге группы ассоциаций дополнительно отфильтрована по маске леса Global Forest Watch (Hansen et al., 2013). С этой целью использован слой лесопокрытой площади и отсечены участки с площадью покрытия лесного участка менее 30 м. Кроме того, отсечены участки, на которых выявлены лесопотери различного генезиса. Такая методика рекомендована авторами продукта Global Forest Watch (Hansen et al., 2013). Слои нелесных и непокрытых лесом территорий отфильтрованы соответственно по обратной нелесной маске. Слои сельхозугодий, водных объектов и населенных пунктов подготовлены с использованием данных OpenStreetMap (Haklay, Weber, 2008).

#### *Алгоритм моделирования*

Для моделирования пространственной структуры лесного покрова выбран алгоритм машинного обучения случайный лес, являющийся частным случаем метода “деревьев решений” (Grabska et al., 2020). Это разновидность ансамблевого алгоритма, называемого бэггингом (Gislason et al., 2004). Использовано программное обеспечение Orfeo Toolbox (Inglada, Christophe, 2009).

Для подбора оптимальных параметров моделирования и выработки наилучшей модели применен способ калибровки на основе тестовой вы-

борки. От исходного объема описаний в качестве тестовой выборки использовали не участвовавшие в моделировании 30% описаний. Тестовую выборку готовили методом случайного стратифицированного отбора. Эффективность использования тестовых выборок показана для методов моделирования ДДЗ (Lyons et al., 2018), в частности, в случае применения алгоритма случайного леса (Joelsson et al., 2006). Таким образом, выбранный подход калибровки позволил для каждого качественного и количественного показателя лесных сообществ, а также набора ДДЗ выявить и устранить недостатки моделей и подобрать наилучшим образом параметры алгоритмов. Это обеспечило более высокую точность моделирования на основе максимально независимой калибровки. Доля точек тестовой выборки, для которых правильно определена принадлежность к моделируемому типу, называется *сходимость типа*, общая доля правильно определенных типов — *общая сходимость*. Общее качество моделирования оценивалось двумя матрицами неточностей для разного уровня детальности пространственных единиц в ранге формаций и групп ассоциаций, алгоритм которого детально изложен в более ранней работе (Kotlov, Chernenkova, 2020). Названия видов сосудистых растений приведены по С.К. Черепанову (1995), мхов — по М.С. Игнатову и Е.А. Игнатовой (2003).

### Построение карты

Картографирование ценотического разнообразия растительного покрова — это результат совместного анализа выделенных дешифрируемых классов, полученных на основе характеристик из полевых описаний лесных сообществ и внешних переменных среды. Заключительным этапом является построение карты лесного покрова на основе перевода результатов интерполяции дешифрируемых классов в векторный формат с фильтрацией объектов площадью в один пиксель и оформление легенды.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### *Классификация и составление легенды к карте лесов Московского региона*

При классификации полевых описаний лесных сообществ выделены синтаксономические единицы в ранге группы ассоциаций (табл. 2). Подробная характеристика синтаксонов с точки зрения их состава и структуры, происхождения, а также зависимости типов лесных сообществ от условий экотопа изложена в предыдущей работе (Черненкоова и др., 2020). Исследование показало, что лесной покров территории представлен сукцессионной мозаикой с большой долей вторичных мелколиственных лесов и хвойных насаждений ис-

кусственного происхождения (Chernenkova et al., 2020). Наличие активно протекающих аллогенных и автогенных сукцессий, сложный полидоминантный состав древесного яруса и сочетаний неморальных и бореальных групп видов в подчиненных ярусах крайне затруднили классификацию лесных сообществ как при первичной обработке описаний, так и по спутниковым изображениям, объективно понижая точность оценки и однозначной интерпретации данных.

Результаты линейного пошагового дискриминантного анализа показали, что по видовому составу с наилучшим качеством (87.0%) выделяются сероольховые леса (гр. 31). Это объясняется доминированием ольхи серой (*Alnus incana*) в древостое только в этой группе ассоциаций. С высокой точностью выделяются черноольховые леса (гр. 32) (96.4%) в силу приуроченности черноольховых к влажнотравно-широколистным сообществам и к гидроморфным условиям в поймах рек и озерных котловин (Морозова и др., 2021). Хорошо дискриминируются также дубовые и липовые широколиственные леса (гр. 19 и 20) — 86.0 и 82.1% соответственно. Осиновые широколиственные сообщества (гр. 29), еловые сообщества (гр. 1 и 4), сосновые (гр. 16, 18) и березняки разнотравные (гр. 27) выделяются с меньшей точностью в диапазоне 62–80%.

Хуже всего (в диапазоне 20–37%) определяют елово-мелколиственные мелколистственные сообщества (гр. 6), сосново-еловые кустарничковые мелколистственные зеленомошные (гр. 9), сосновые мелколистственные широколиственные (гр. 15) и сосновые разнотравные (гр. 17). В случае смешанного состава древостоя это объясняется варьированием соотношения доминантов и отнесением отдельных сообществ к близким монодоминантным группам. Например, в случае елово-мелколиственных лесов (гр. 6) большая их часть отнесена к еловым мелколистственным сообществам (гр. 2), а в случае сосново-еловых (гр. 9) — к сосновым кустарничково-мелколиственным зеленомошным (гр. 13). Сосновые мелколистственные широколиственные леса (гр. 15) распознаются с невысоким качеством в связи с процессом возобновления в древостое ели, участие которой варьирует в сообществах и различной долей бореальных и неморальных видов в травяно-кустарничковом ярусе. Сосновые разнотравные леса (гр. 17) характеризуются низким уровнем распознавания из-за разнообразия экологических условий и участия представителей различных эколого-ценологических групп на фоне преобладания светолюбивых видов. В целом наблюдается следующая закономерность — при отнесении значительной доли сообществ к иному классу сообществ, классификатор определяет их в группу той же формации или того же состава растительности наземных ярусов. Общая точность классификации полевых описаний по резуль-

**Таблица 2.** Легенда к карте лесов Московского региона и относительное качество дискриминантного анализа (ДА), %

	Класс легенды	ДА, %
1	<b>Хвойные и хвойно-мелколиственные леса</b> Е л о в ы е ( <i>Picea abies</i> ) 1. Еловые с березой ( <i>Betula pendula</i> , <i>B. pubescens</i> ), осинкой ( <i>Populus tremula</i> ) и сосной ( <i>Pinus sylvestris</i> ) кустарничковые мелко травно-зеленомошные ( <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Luzula pilosa</i> , <i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Hylocomium splendens</i> ) 2. **) Еловые с березой и осинкой мелко травные ( <i>Oxalis acetosella</i> ) 3. **) Еловые с березой, осинкой и сосной лещиновые ( <i>Corylus avellana</i> ) мелко травно-широко травные ( <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Carex pilosa</i> , <i>Galeobdolon luteum</i> ) 4. **) Еловые с березой, осинкой, сосной, дубом и липой ( <i>Quercus robur</i> , <i>Tilia cordata</i> ) широко травные ( <i>Galeobdolon luteum</i> , <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Carex pilosa</i> , <i>Anemonoides nemorosa</i> , <i>Oxalis acetosella</i> )	62.2 57.5 58.5 70.9
2	<b>Елово-березово-осиновые</b> 5. **) Елово-березово-осиновые кустарничковые мелко травно-зеленомошные ( <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Orthilia secunda</i> , <i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Hylocomium splendens</i> ) 6. **) Елово-березовые и елово-осиновые мелко травные ( <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Dryopteris carthusiana</i> , <i>Rubus saxatilis</i> , <i>Plagiomnium affine</i> ) 7. **) Елово-березовые и елово-осиновые лещиновые мелко травно-широко травные ( <i>Athyrium filix-femina</i> , <i>Dryopteris carthusiana</i> , <i>D. filix-mas</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Rubus saxatilis</i> , <i>Ajuga reptans</i> , <i>Convallaria majalis</i> , <i>Galeobdolon luteum</i> , <i>Atrichum undulatum</i> , <i>Hylocomium splendens</i> ) 8. **) Елово-березовые с дубом, липой и кленом ( <i>Acer platanoides</i> ) лещиновые широко травные ( <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Carex pilosa</i> , <i>Pulmonaria obscura</i> , <i>Dryopteris filix-mas</i> , <i>Galeobdolon luteum</i> , <i>Eurhynchium angustirete</i> )	50.0 36.4 46.9 52.0
3	<b>Сосново-еловые</b> 9. **) Сосново-еловые с березой кустарничковые мелко травно-зеленомошные ( <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Dryopteris carthusiana</i> , <i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Hylocomium splendens</i> ) 10. **) Сосново-еловые мелко травные ( <i>Oxalis acetosella</i> ) 11. **) Сосново-еловые лещиновые мелко травно-широко травные ( <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Galeobdolon luteum</i> , <i>Dryopteris carthusiana</i> ) 12. **) Сосново-еловые с березой, лещиной и жимолостью ( <i>Lonicera xylosteum</i> ) широко травные ( <i>Athyrium filix-femina</i> , <i>Galeobdolon luteum</i> , <i>Carex pilosa</i> , <i>Oxalis acetosella</i> )	37.5 62.5 43.2 57.1
4	<b>Сосновые</b> 13. **) Сосновые с елью и березой кустарничковые мелко травно-зеленомошные ( <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i> , <i>Pteridium aquilinum</i> , <i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Convallaria majalis</i> , <i>Luzula pilosa</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Hylocomium splendens</i> , <i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Dicranum scoparium</i> ) 14. **) Сосновые с елью и березой лещиновые мелко травные и кустарничково-мелко травные ( <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Calamagrostis arundinacea</i> ) 15. **) Сосновые с елью и березой, местами с липой и дубом мелко травно-широко травные ( <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Gymnocarpium dryopteris</i> , <i>Galeobdolon luteum</i> , <i>Dryopteris carthusiana</i> , <i>Athyrium filix-femina</i> , <i>Aegopodium podagraria</i> ) 16. **) Сосновые с елью, березой, дубом, липой и кленом лещиновые широко травные ( <i>Carex pilosa</i> , <i>Convallaria majalis</i> , <i>Galeobdolon luteum</i> , <i>Ranunculus cassubicus</i> , <i>Oxalis acetosella</i> ) 17. **) Сосновые с елью и березой разнотравные ( <i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Poa angustifolia</i> , <i>Convallaria majalis</i> , <i>Fragaria vesca</i> ) 18. Сосновые с березой ( <i>Betula pubescens</i> ) кустарничковые травяно-сфагновые ( <i>Chamaedaphne calyculata</i> , <i>Ledum palustre</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. uliginosum</i> , <i>Oxycoccus palustris</i> , <i>Eriophorum vaginatum</i> , <i>Sphagnum angustifolium</i> , <i>S. magellanicum</i> )	52.2 47.8 25.7 71.9 20.0 66.7
5	<b>Широколиственные и широколиственно-еловые леса</b> Д у б о в ы е 19. Дубовые с липой, елью и березой лещиновые широко травные ( <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Carex pilosa</i> , <i>Galeobdolon luteum</i> )	86.0
6	<b>Липовые</b> 20. *) Липовые широко травные ( <i>Carex pilosa</i> , <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Mercurialis perennis</i> , <i>Pulmonaria obscura</i> )	82.1
7	<b>Дубово-липово-еловые</b> 21. *) Дубово-липово-еловые лещиновые широко травные ( <i>Carex pilosa</i> , <i>Galeobdolon luteum</i> , <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Asarum europaeum</i> , <i>Pulmonaria obscura</i> , <i>Ranunculus cassubicus</i> , <i>Stellaria nemorum</i> )	55.3

Таблица 2. Окончание

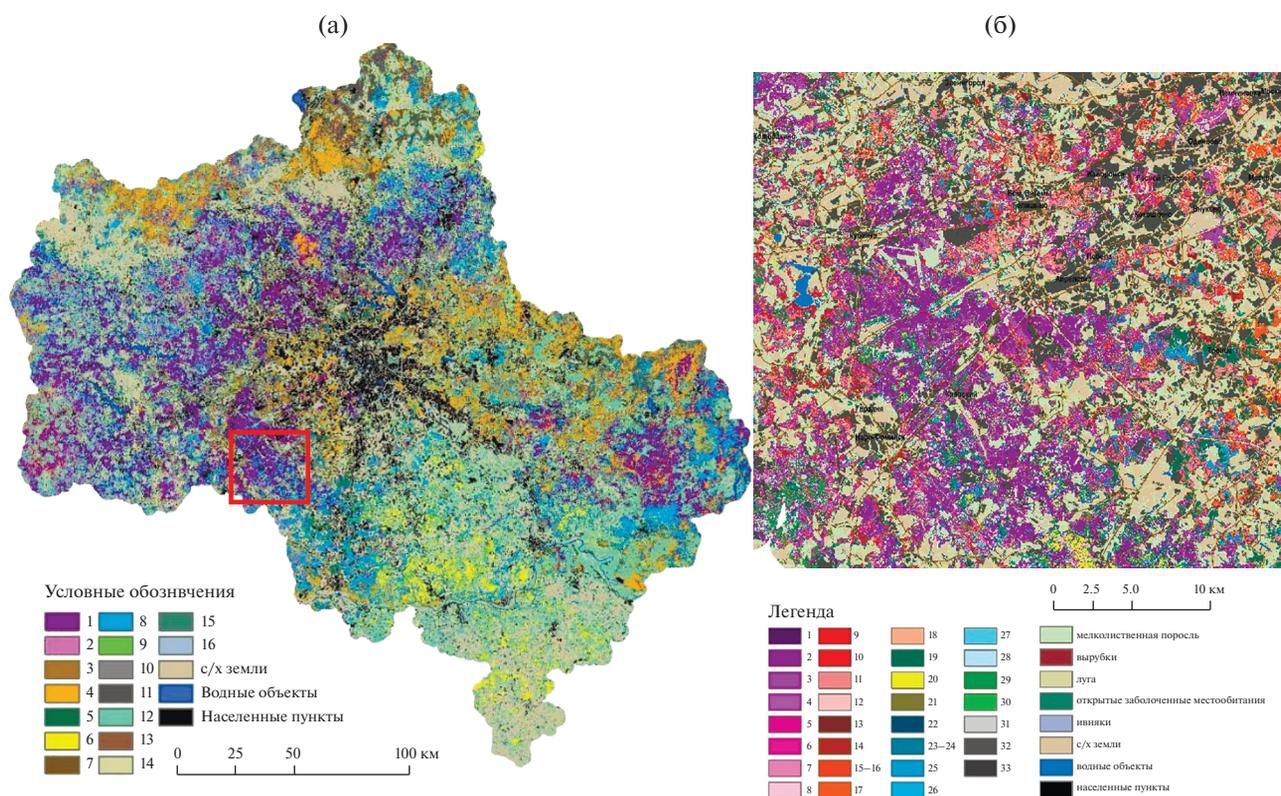
	Класс легенды	ДА, %
8	<b>Мелколиственные леса</b> Березовые	42.9
	22. **) Березовые с елью и осиной мелкоотравные ( <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Pyrola rotundifolia</i> , <i>Luzula pilosa</i> )	
	23. **) Березовые с елью и осиной мелкоотравно-широкоотравные ( <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Athyrium filix-femina</i> , <i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Rubus saxatilis</i> , <i>Galeobdolon luteum</i> , <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Pyrola rotundifolia</i> , <i>Cirriphyllum piliferum</i> )	51.7
	24. **) Березовые с елью, ольхой серой ( <i>Alnus incana</i> ) местами с дубом и липой лещиновые широкоотравные ( <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Carex pilosa</i> , <i>Galeobdolon luteum</i> , <i>Pulmonaria obscura</i> , <i>Stellaria nemorum</i> )	63.6
	25. **) Березняки с осиной, ольхой серой, ивой козьей ( <i>Salix caprea</i> ), елью влажнотравно-широкоотравные ( <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Athyrium filix-femina</i> , <i>Urtica dioica</i> , <i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Impatiens noli-tangere</i> , <i>Pulmonaria obscura</i> , <i>Geum rivale</i> , <i>Atrichum undulatum</i> )	41.2
	26. Березовые с елью и осиной травяно-болотные ( <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Calamagrostis canescens</i> , <i>Phragmites australis</i> , <i>Carex acuta</i> , <i>C. elongata</i> , <i>C. vesicaria</i> , <i>Scirpus sylvaticus</i> , <i>Aulacomnium palustre</i> , <i>Climacium dendroides</i> )	61.1
	27. **) Березовые с елью, осиной и ивой козьей разнотравные ( <i>Bromopsis inermis</i> , <i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>C. epigeios</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Lysimachia nummularia</i> , <i>Veronica chamaedrys</i> , <i>Deschampsia cespitosa</i> )	73.1
	28. **) Березовые с елью кустарничковые травяно-сфагновые ( <i>Chamaedaphne calyculata</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i> , <i>Eriophorum vaginatum</i> , <i>Carex lasiocarpa</i> , виды р. <i>Sphagnum</i> , <i>Polytrichum commune</i> )	70.0
9	<b>Осиновые</b>	80.0
	29. **) Осиновые с березой, елью, дубом и липой лещиновые широкоотравные ( <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Galeobdolon luteum</i> , <i>Carex pilosa</i> , <i>Mercurialis perennis</i> )	
	30. **) Осиновые с березой, елью, дубом и черемухой ( <i>Padus avium</i> ) влажнотравно-широкоотравные ( <i>Athyrium filix-femina</i> , <i>Crepis paludosa</i> , <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Urtica dioica</i> , <i>Pulmonaria obscura</i> , <i>Equisetum pratense</i> , <i>Stellaria nemorum</i> , <i>Impatiens noli-tangere</i> , <i>Atrichum undulatum</i> , <i>Plagiomnium cuspidatum</i> )	62.5
10	<b>Сероольховые</b>	96.4
	31. *) Сероольховые ( <i>Alnus incana</i> ) влажнотравно-широкоотравные ( <i>Urtica dioica</i> , <i>Campanula latifolia</i> , <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Rubus idaeus</i> , <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Chrysosplenium alternifolium</i> , <i>Myosoton aquaticum</i> , <i>Stellaria nemorum</i> , <i>Plagiomnium undulatum</i> )	
11	<b>Черноольховые</b>	87.0
	32. Черноольховые ( <i>Alnus glutinosa</i> ) влажнотравно-широкоотравные ( <i>Impatiens noli-tangere</i> , <i>Urtica dioica</i> , <i>Milium effusum</i> , <i>Paris quadrifolia</i> , <i>Ranunculus cassubicus</i> )	
	33. *) Черноольховые травяно-болотные ( <i>Urtica dioica</i> , <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Phragmites australis</i> , <i>Carex appropinquata</i> , <i>C. vesicaria</i> , <i>Calla palustris</i> , <i>Humulus lupulus</i> )	67.7

татам линейного пошагового дискриминантного составила 62.1%. В этой связи близкие по составу соседние группы (гр. 14–15, 22–23), характеризующиеся низким качеством дискриминации и небольшим числом описаний, были объединены. В результате точность модели повышена без существенной утраты информативности карты. В итоге в составе легенды фигурирует 31 группа лесных ассоциаций.

Высшие подразделения легенды – типы растительности (болотная, лесная, луговая, кустарничковая) (табл. 2). Лесная растительность подразделена на классы формаций (хвойные, хвойно-мелколиственные, широколиственные, широколиственно-хвойные и мелколиственные леса). В пределах классов формаций по общности лесообразующей породы деревьев на уровне рода вы-

делены формации (еловые, сосновые, березовые и прочие леса). Основной картографируемой единицей является группа ассоциаций, которая выделена по составу основных доминантов древесного яруса и преобладающим эколого-морфологическим группам наземного покрова. Наименования групп ассоциаций дополнены перечнем основных характерных видов. В легенде нашло отражение сукцессионное состояние лесов. Знаком “\*\*\*” обозначены производные сообщества; знаком “\*” – сообщества разного генезиса, являющиеся в одних случаях коренными, в других – производными вследствие хозяйственного преобразования условий местообитаний.

В целом в легенде выделено 39 категорий. Из лесных категорий представлены следующие: 32 – мелколиственная поросль, 33 – вырубки, 34 – лу-



**Рис. 1.** Картографическая модель разнообразия лесов Московского региона: а – формации, б – фрагмент карты лесов (группы ассоциаций). Обозначение выделенных тематических классов лесной растительности дано в табл. 2.

га, 35 – открытые заболоченные местообитания, 36 – ивняки, 37 – сельхозугодья, 38 – водные объекты, 39 – населенные пункты.

### Результаты моделирования

Моделирование пространственного распределения классов лесного покрова проведено для двух категорий: для формаций и групп ассоциаций (рис. 1). Лесные формации, как более крупные и агрегированные синтаксоны, подтверждаются статистически достаточными и однородными обучающими выборками. Это делает данные лесные образования более надежными для пространственного моделирования. Пространственные единицы в ранге группы ассоциаций более разнородны, они имеют неоднородные обучающие выборки и, следовательно, являются при моделировании более чувствительными к разного рода погрешностям естественными объектами.

Моделирование отдельно по формациям и по группам ассоциаций выполняет функцию оценки неопределенности моделей. Отклонения долей лесной площади, полученных по двум различным моделям для типологических единиц на разных пространственных уровнях, незначительны, варьируют по модулям от 0.1 до 7.6% (березовая

формация) и составляют в среднем 2.19%. Это является аргументом в пользу того, что аналогичные типологические единицы корректны и устойчиво дешифрируются в рамках обеих моделей сходным набором спектральных яркостей.

Общая сходимость для пространственных единиц в ранге групп ассоциаций составила 59%. Наименьшая сходимость наблюдается для еловых и елово-мелколиственных сообществ: гр. 7 – 13%; гр. 4 – 18%; гр. 8 – 21%; гр. 3 – 23%; гр. 5 – 30%, а также в сероольховой гр. 31 – 36%. Наибольшая неопределенность наблюдалась при отделении друг от друга еловых, елово-мелколиственных мелкотравных, мелкотравно-широкоотравных групп ассоциаций, березовых и осиновых широкоотравных и влажноотравно-широкоотравных групп ассоциаций. В модели формаций при общей схожести 67% наименьшая доля правильно определенных типов наблюдалась у елово-мелколиственных и сероольховых формаций. Елово-мелколиственная чаще всего плохо отделялась от еловой, а сероольховая – от еловой, сосново-еловой и сосновой формаций.

Факторы указанных расхождений частично обсуждались ранее (Kotlov, Chernenkova, 2020; Chernenkova et al., 2020) и заключаются в следующем: в ошибках GPS-позиционирования точек,

неоднородности спектральных яркостей в силу воздействия атмосферных искажений, недостатке точек полевых описаний и сходных спектральных свойств разных типов сообществ. По мнению авторов, вклад первых трех факторов удалось минимизировать благодаря отрисовке контуров. Однако спектральная близость различных сообществ ранга формаций и особенно групп ассоциаций, скорее всего, не позволит на региональном уровне отделять леса с точностью выше 80%, сходные как по составу древесного, так и травяно-кустарничкового яруса. Особенности верификации выделенных групп от спутниковых данных и показателей рельефа в целом соответствуют закономерностям варьирования точности классификации полевых описаний и объясняются свойствами естественной континуальности состава лесного покрова исследуемого региона.

Можно отметить, что, по сравнению с аналогичными исследованиями в Норвегии (7710 точек) и Эстонии (более 102 тысяч точек), число наших полевых описаний невелико (менее 2000 точек) с учетом 30% отобранных для верификации в качестве тестовой выборки. Однако при таком существенном дефиците полевых данных удалось достичь приемлемого уровня сходимости (0.59 – по группам ассоциаций, 0.67 – по формациям). Данный уровень точности модели сравним с результатами упомянутых исследований: 0.6 – для оценки запасов древостоя в Норвегии (Puliti et al., 2020), 0.75 – для оценки одной из семи преобладающих пород в Эстонии (Lang et al., 2018). При этом очевидно, что в представленном исследовании решалась более сложная задача – моделирование тематических классов, учитывающих не только сложный полидоминантный состав древесного яруса, но и состав травяно-кустарничкового и мохового ярусов, отражающих особенности биотопов, а также характерное сукцессионное состояние лесных сообществ.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мониторинг и количественная оценка разнообразия лесного покрова важны для поддержания устойчивого развития природной среды. Данное исследование демонстрирует результаты моделирования ценотического разнообразия лесов на примере Московского региона. Применение количественных методов анализа наземной и дистанционной информации позволило с оптимальной на сегодняшний день детальностью отразить современное состояние и в определенной мере причины неоднородности лесного покрова. Использованный в работе метод дал возможность значительно расширить существующую практику инвентаризации лесных насаждений и впервые создать картографическую цифровую модель лесного покрова Московского региона на детальном

типологическом уровне. Разработанные карты лесов в ранге формации и групп ассоциаций отражают современное типологическое разнообразие региона. Предлагаемый алгоритм пространственного моделирования отличается простотой и воспроизводимостью, опирается на открытые ДДЗ и полевые данные. Статистические методы и цифровой формат картографических материалов определяют адаптивность подхода и необходимую актуализацию материалов.

Пополнение данных наземных исследований, безусловно, увеличит общую долю правильно определенных типов сообществ и в целом точность картографической модели. При этом следует учитывать, что любая модель всегда будет носить условный характер, отражая в разной мере фундаментальные свойства растительного покрова – его континуальность и дискретность.

*Благодарности.* Авторы благодарны М.В. Архиповой, Н.Г. Кадетову, С.Ю. Попову и многим другим коллегам, принимавшим участие в сборе геоботанических описаний, Е.А. Игнатовой – за помощь в определении мохообразных видов. Мы также признательны авторам монографии “Химкинская дубрава: опыт комплексного обследования” (2015) за размещенные там геоботанические описания широколиственных лесов, которые использованы нами в общем анализе данных.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барталев С.А., Стыценко Ф.В.* Космические исследования лесов // Земля и Вселенная. 2020. № 6. С. 5–17.
- Васильев О.Д., Огуреева Г.Н., Чистов С.В.* Оценка ценотического разнообразия лесного покрова и его динамики в эталонных ландшафтах Московского региона по данным дистанционного зондирования // Вестник Санкт-Петербургского университета. Науки о Земле. 2019. Т. 64. № 2. С. 185–205.
- Волкова Е.А., Храпцов В.Н.* Опыт оценки динамического состояния растительности на основе крупномасштабной карты современного растительного покрова (на примере территории “Левашовский лес”, Санкт-Петербург) // Геоботаническое картографирование. 2019. № 2019. С. 39–56.
- Груммо Д.Г., Зеленкевич Н.А., Цвирко Р.В.* Инвентаризации и оценка современного состояния биологического разнообразия национального парка “Беловежская пуша” с помощью дистанционных и геоинформационных методов // Современные направления развития физической географии: научные и образовательные аспекты в целях устойчивого развития: Материалы междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 85-летию фак. географии и геоинформатики Белорус. гос. ун-та и 65-летию Белорус. геогр. о-ва, Минск, 13–15 нояб. 2019 г. Минск: БГУ, 2019. С. 353–356.
- Ермаков Н.Б.* Продромус высших единиц растительности России // Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. С. 377–483.

- Ершов Д.В., Гаврилюк Е.А., Карпухина Д.А., Ковганко К.А.* Новая карта растительности центральной части Европейской России по спутниковым данным высокой детальности. Доклады Академии наук, 2015. Т. 464. № 5. С. 639–641.
- Игнатов М.С., Игнатова Е.А.* Флора мхов средней части Европейской России. М.: КМК. 2003. Т. 1–2. 960 с.
- Карта “Растительность Московской области” м. 1 : 200 000 / Под ред. Огуреевой Г.Н. 1996. М.: “Экор Москва”.
- Лесной план Московской области. Правительство Московской области. Комитет лесного хозяйства Московской области. Книга 1. Красногорск, 2018. 83 с.
- Маслов А.А., Полякова Г.А., Меланхолин П.Н., Стороженко В.Г., Рубцов В.В., Уткина И.А., Гульбе Я.И., Орлов М.С., Сирин А.А.* Химкинская дубрава: опыт комплексного обследования. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. 178 с.
- Мелкий В.А., Верхотуров А.А., Сабиров Р.Н., Братков В.В.* Анализ состояния лесных земель на острове Сахалин // Вестник Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова. Серия: Науки о Земле, 2019. № 2 (14). С. 68–73.
- Мониторинг биологического разнообразия лесов России. Методология и методы / Под ред. А.С. Исаева. М.: Наука, 2008. 453 с.
- Морозова О.В., Беляева Н.Г., Гнеденко А.Е., Сулова Е.Г., Черненко Т.В.* Синтаксономия и экология черноольшаников Московской области // Растительность России. 2021. № 42. С. 42–62.
- Нешатаев В.Ю.* Проект Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры // Растительность России. 2001. № 1. С. 62–70.
- Нешатаев М.В., Нешатаев В.Ю.* Комбинированный метод картографирования растительности (на примере Лапландского заповедника) // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2012. № 201. С. 29–40.
- Плугатарь Ю.В., Ермаков Н.Б., Крестов П.В., Матвеева Н.В., Мартыненко В.Б., Голуб В.Б., Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю., Аненхонов О.А., Лавриненко И.А., Лавриненко О.В., Чепинога В.В., Синельникова Н.В., Морозова О.В., Белоновская Е.А., Тишков А.А., Черненко Т.В., Кривококов Л.В., Телятников М.Ю., Лапина Е.Д., Онипченко В.Г., Королева Н.Е., Черосов М.М., Семениченков Ю.А., Абрамова Л.М., Лысенко Т.М., Полякова М. А.* Концепция классификации растительности России как отражение современных задач фитоценологии // Растительность России. 2020. № 38. С. 3–12.
- Разумовская А.В.* Подходы к составлению обобщенной крупномасштабной карты растительности территории Кенозерского национального парка // Геоботаническое картографирование 2018. С. 40–65.
- Рыжкова В.А., Данилова И.В., Корец М.А.* Классификация и пространственное моделирование лесного покрова на основе ГИС (принципы и методика) // ИнтерКарто/ИнтерГИС 21: Материалы междунар. конф. Устойчивое развитие территорий: теория ГИС и практический опыт. Краснодар, Сочи, Сува (Фиджи), 12–19 ноября 2015 г. Краснодар. С. 82–89.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И.* Эталонные леса, их значение и критерии выбора // Ботанический журнал. 1980. Т. 65. № 1. С. 133–140.
- Семениченков Ю.А., Корсииков Р.С.* Сравнительный анализ двух подходов к крупномасштабному картографированию лесной растительности в Южном Нечерноземье России // Геоботаническое картографирование. 2020. С. 3–23.
- Сирин А.А., Маслов А.А., Валяева Н.А., Цыганова О.П., Глухова Т.В.* Картографирование торфяных болот Московской области по данным космической съемки высокого разрешения // Лесоведение. 2014. № 5. С. 65–71.
- Смирнов В.Э., Ханина Л.Г., Бобровский М.В.* Обоснование системы эколого-ценотических групп видов растений лесной зоны Европейской России на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа // Бюллетень МОИП. Сер. Биологическая. 2006. Т. 111. № 2. С. 36–47.
- Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Черненко Т.В., Пузаченко М.Ю., Беляева Н.Г., Котлов И.П., Морозова О.В.* Характеристика и перспективы сохранения сосновых лесов Московской области // Лесоведение. 2019. № 5. С. 449–464.
- Черненко Т.В., Морозова О.В.* Классификация и картографирование ценотического разнообразия лесов // Лесоведение. 2017. № 4. С. 243–255.
- Черненко Т.В., Сулова Е.Г., Морозова О.В.* и др. Биоразнообразие лесов Московского региона // Экосистемы: экология и динамика. 2020. Т. 4, № 3. С. 61–144.
- Abad-Segura E., Battles de la Fuente A., González-Zamar M.-D., Belmonte-Ureña L.Je.* Effects of Circular Economy Policies on the Environment and Sustainable Growth: Worldwide Research // Sustainability. 2020. Т. 12. № 14. P. 5792.
- Abdullah H., Skidmore A., Darvishzadeh R., Heurich M.* Sentinel-2 accurately maps green-attack stage of European spruce bark beetle (*Ips typographus*, L.) compared with Landsat-8 // Remote sensing in ecology and conservation. 2019. Т. 5. № 1. P. 87–106.
- Baines O., Wilkes P., Disney M.* Quantifying urban forest structure with open-access remote sensing data sets // Urban Forestry & Urban Greening. 2020. V. 50. № 126653.
- Chernenkova T., Kotlov I., Belyaeva N., Suslova E., Morozova O., Pesterova O., Arkhipova M.* Role of Silviculture in the Formation of Norway Spruce Forests along the Southern Edge of Their Range in the Central Russian Plain // Forests. 2020. V. 11. P. 778. [Электронный ресурс <https://www.mdpi.com/1999-4907/11/7/778/pdf> (дата обращения 14.03.2022)].
- Ghilarov A.M.* Ecosystem functioning and intrinsic value of biodiversity // Oikos. 2000. V. 90. № 2. P. 408–412.
- Gillespie T., Foody G. M., Rocchini D., Giorgi A. P., Saatchi S.* Measuring and modeling biodiversity from space // Progress in Physical Geography. 2008. V. 32. P. 203–221.
- Gislason P.O., Benediktsson J.A., Sveinsson J.R.* Random forest classification of multisource remote sensing and geographic data. IEEE, 2004. P. 1049–1052.
- Gobron N., Pinty B., Verstraete M., Widlowski J.* Advanced vegetation indices optimized for up-coming sensors: De-

- sign, performance, and applications // *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*. 2000. V. 38. № 6. P. 2489–2505.
- Grabska E., Frantz D., Ostapowicz K. Evaluation of machine learning algorithms for forest stand species mapping using Sentinel-2 imagery and environmental data in the Polish Carpathians // *Remote Sensing of Environment*. 2020. V. 251. P. 112103.
- Haase D., Jänicke C., Wellmann T. Front and back yard green analysis with subpixel vegetation fractions from earth observation data in a city // *Landscape and Urban Planning*. 2019. V. 182. P. 44–54.
- Haklay M., Weber P. Openstreetmap: User-generated street maps // *IEEE Pervasive Computing*. 2008. V. 7. № 4. P. 12–18.
- Hancock D.W., Dougherty C.T. Relationships between blue- and red-based vegetation indices and leaf area and yield of alfalfa // *Crop Science*. 2007. V. 47. № 6. P. 2547–2556.
- Hansen M.C., Potapov P.V., Moore R., Hancher M., Turubanova S.A., Tyukavina A. et al. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change // *Science*. 2013. V. 342. № 6160. P. 850–853.
- Inglada J., Christophe E. The Orfeo Toolbox remote sensing image processing software // *IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium*. 2009. P. IV-733–IV-736.
- Jiang B., Brian D., HaoZhi P., Linda L. et al. Remotely-sensed imagery vs. eye-level photography: Evaluating associations among measurements of tree cover density // *Landscape and Urban Planning*. 2017. V. 157. P. 270–281.
- Joelsson S.R., Benediktsson J.A., Sveinsson J.R. Random forest classification of remote sensing data // *Signal and Image Processing for Remote Sensing*. 2006. Vol. 978. P. 344–361.
- Kotlov I.P., Chernenkova T.V. Modeling of forest communities spatial structure at the regional level through remote sensing and field sampling: constraints and solutions // *Forests*. 2020. V. 11. № 10. P. 1088.
- Lang M., Kaha M., Laarmann D., Sims A. Construction of tree species composition map of Estonia using multispectral satellite images, soil map and a random forest algorithm // *Forestry Studies*. 2018. V. 68. № 1. P. 5–24.
- Lisovsky A., Dudov S., Obolenskaya E. Advantages and limitations of application of the species distribution modeling methods. 1. A general approach // *Biology Bulletin Reviews*. 2020. T. 81. № 2. P. 123–134.
- Lurie I.K., Baldina E.A., Prasolova A.I., Prokhorova E.A., Semin V.N., Chistov S.V. A series of maps of the environmental-geographical assessment of land resources of the New Moscow territory // *Vestnik Moskovskogo universiteta*. 2015. P. 50–59.
- Lutz W., Sanderson W., Scherbov S. The end of world population growth // *Nature*. 2001. V. 412. № 6846. P. 543–545.
- Lyons M.B., Keith D.A., Phinn S. et al. A comparison of resampling methods for remote sensing classification and accuracy assessment // *Remote Sensing of Environment*. 2018. V. 208. P. 145–153.
- Mucina L., Grabherr G., Wallnöfer S., Geisselbercht L., Grass V., Gutermann W., Justin Ch., Wirth J.M. Die Pflanzengesellschaften Österreichs. Teil III. Wälder und Gebüsche. Jena, 1993. 356 p.
- Nefedova T.G., Mkrtychan N.V. Migration of rural population and dynamics of agricultural employment in the regions of Russia // *Vestnik Moskovskogo universiteta*. 2017. P. 58–67.
- Neshataeva V.Y., Pesterov A., Golubev S. Boreal Vegetation of the Kamchatka Peninsula and Adjacent Areas and its Geobotanical Mapping // *Global Research Initiative in Alpine Environments (GLORIA)*. 2012. P. 35.
- Puliti S., Hauglin M., Breidenbach J. et al. Modelling above-ground biomass stock over Norway using national forest inventory data with ArcticDEM and Sentinel-2 data // *Remote Sensing of Environment*. 2020. V. 236. № 111501.
- Puzachenko Yu.G., Sandlerskiy R., Krenke A., Puzachenko M.Yu. Multispectral remote information in forest research // *Contemporary Problems of Ecology*. 2014. V. 7. № 7. P. 838–854.
- Reyers B., Polasky S., Tallis H. et al. Finding Common Ground for Biodiversity and Ecosystem Services // *BioScience*. 2012. V. 62. № 5. P. 503–507.
- Shimada M., Itoh T., Motooka T., Watanabe M., Tomohiro S., Thapa R., Lucas R. New global forest/non-forest maps from ALOS PALSAR data (2007–2010) // *Remote Sensing of Environment*. 2014. V. 155. P. 13–31.
- Vergel K., Zinicovskaia I., Yushin N., Frontasyeva M.V. Heavy Metal Atmospheric Deposition Study in Moscow Region, Russia // *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 2019. V. 103. P. 435–440.
- Wang K., Wang T., Liu X. A Review: Individual Tree Species Classification Using Integrated Airborne LiDAR and Optical Imagery with a Focus on the Urban Environment // *Forests*. 2019. V. 10. № 1.

## Assessment and Mapping of the Cenotic Diversity of the Moscow Region's Forests

T. V. Chernenkova<sup>1</sup>\*, I. P. Kotlov<sup>2</sup>, N. G. Belyaeva<sup>1</sup>, Ye. G. Suslova<sup>3</sup>, and O. V. Morozova<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Geography of the RAS, Staromonetny ln. 29, Moscow, 119017 Russia*

<sup>2</sup>*Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS, Leninsky ave. 33, Moscow, 119071 Russia*

<sup>3</sup>*Moscow State University, Leninskie Gory 1, Moscow 119991 Russia*

\*E-mail: chernenkova50@mail.ru

The growing population density of large metropolitan areas means an increase in ecological and social importance of the forest cover's biodiversity. The lack of up-to-date cartographic materials makes it difficult to assess the quality of the natural environment and to preserve valuable natural objects while taking into account the conditions of habitats and types of land use. The aim of this work was to identify and map the cenotic diversity of the Moscow region's forest cover. To study the spatial structure of communities, remote data

(Sentinel-2A, PALSAR radar images), digital relief models (DRM SRTM) in combination with ground survey data were used. To compensate for the scarce and uneven distribution of field data, the training sample alignment approach was used with the selection of the optimal modelling algorithm (“random forest”). Cartographic models have been developed for the modern phytocenotic diversity of the Moscow region’s forest cover, for thematic units of the formation (11 classes) and a group of associations (31 classes) ranks, accompanied by a detailed legend. Statistical methods and digital format of the cartographic materials determine the approach’s adaptability and the necessary updating of the materials. The proposed mapping technique and the performed assessment of the typological diversity of the forests can be used to create a spatial basis for monitoring the biodiversity of the forests in the Moscow region and the urban forests of Moscow.

*Keywords:* phytocenotic diversity, forest cover, mapping, Sentinel, DRM SRTM, random forest algorithm, Moscow region.

**Acknowledgements:** The work has been carried out within the framework of the IG RAS theme № 0148-2019-0007.

## REFERENCES

- Abad-Segura E., Batlles de la Fuente A., González-Zamar M.-D., Belmonte-Ureña L.Je., Effects of Circular Economy Policies on the Environment and Sustainable Growth: Worldwide Research, *Sustainability*, 2020, Vol. 12, No. 14, p. 5792.
- Abdullah H., Skidmore A., Darvishzadeh R., Heurich M., Sentinel-2 accurately maps green-attack stage of European spruce bark beetle (*Ips typographus*, L.) compared with Landsat-8, *Remote sensing in ecology and conservation*, 2019, Vol. 5, No. 1, pp. 87–106.
- Baines O., Wilkes P., Disney M., Quantifying urban forest structure with open-access remote sensing data sets, *Urban Forestry & Urban Greening*, 2020, Vol. 50, No. 126653.
- Bartalev S.A., Stytsenko F.V., Kosmicheskie issledovaniya lesov (Space exploration of forests), *Zemlya i Vselennaya*, 2020, No. 6, pp. 5–17.
- Cherepanov, S.K., *Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel’nykh gosudarstv* (Vascular Plants of Russia and Adjacent Countries), St. Petersburg: Mir i Sem’ya, 1995. 992 p.
- Chernenkova T., Kotlov I., Belyaeva N., Suslova E., Morozova O., Pesterova O., Arkhipova M. Role of Silviculture in the Formation of Norway Spruce Forests along the Southern Edge of Their Range in the Central Russian Plain, *Forests*, 2020, Vol. 11, p. 778, available at: <https://www.mdpi.com/1999-4907/11/7/778/pdf> (March 14, 2022).
- Chernen’kova T.V., Morozova O.V., Classification and mapping of coenotic diversity of forests, *Contemporary problems of ecology*, 2017, Vol. 10, No. 7, pp. 738–747.
- Chernen’kova T.V., Puzachenko M.Y., Belyaeva N.G., Morozova O.V., Kotlov I.P., Pine forests in Moscow region: history and perspectives of preservation, *Contemporary Problems of Ecology*, 2019, Vol. 12, No. 7, pp. 711–723.
- Chernen’kova T.V., Suslova E.G., Morozova O.V., et al., Bioraznoobrazie lesov Moskovskogo regiona (Forest biodiversity of Moscow region), *Ekosistemy: ekologiya i dinamika*, 2020, Vol. 4, No. 3, pp. 61–144.
- Ermakov N.B., Prodrumus vysshikh edinits rastitel’nosti Rossii (Prodrumus of higher units of vegetation in Russia), In: *Sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsii nauki o rastitel’nosti* (The current state of the fundamental concepts of the science of vegetation), Ufa: Gilem, 2012, pp. 377–483.
- Ershov D.V., Gavrilyuk E.A., Karpukhina D.A., Kovgan’ko K.A., A new map of the vegetation of central European Russia based on high-resolution satellite data, *Doklady Biological Sciences*, 2015, Vol. 464, No. 1, pp. 251–253.
- Ghilarov A.M., Ecosystem functioning and intrinsic value of biodiversity, *Oikos*, 2000, Vol. 90, No. 2, pp. 408–412.
- Gillespie T., Foody G.M., Rocchini D., Giorgi A.P., Saatchi S., Measuring and modeling biodiversity from space, *Progress in Physical Geography*, 2008, Vol. 32, pp. 203–221.
- Gislason P.O., Benediktsson J.A., Sveinsson J.R., Random forest classification of multisource remote sensing and geographic data, *IEEE*, 2004, pp. 1049–1052.
- Gobron N., Pinty B, Verstraete M, Widlowski J., Advanced vegetation indices optimized for up-coming sensors: Design, performance, and applications, *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 2000, Vol. 38, No. 6, pp. 2489–2505.
- Grabska E., Frantz D., Ostapowicz K., Evaluation of machine learning algorithms for forest stand species mapping using Sentinel-2 imagery and environmental data in the Polish Carpathians, *Remote Sensing of Environment*, 2020, Vol. 251, p. 112103.
- Grummo D.G., Zelenkevich N.A., Tsvirko R.V., Inventarizatsii i otsenka sovremennogo sostoyaniya biologicheskogo raznoobraziya natsional’nogo parka “Belovezhskaya pushcha” s pomoshch’yu distantsionnykh i geoinformatsionnykh metodov (Inventory and evaluation of the modern condition of the biological diversity of the National Park “Belovezhskaya pushcha” using remote and geoinformational methods), *Sovremennye napravleniya razvitiya fizicheskoi geografii: nauchnye i obrazovatel’nye aspekty v tselyakh ustoychivogo razvitiya* (Modern trends in the development of physical geography: scientific and educational aspects for sustainable development), Minsk, Proc. of the international. scientific-practical. conf., dedicated 85th anniversary of the Faculty of Geography and Geoinformatics of the Belarusian State University and the 65th anniversary of the Belarusian Geographical Society, November 13–15, 2019, Minsk: BGU, pp. 353–356.
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Flora mkhov srednei chasti evropeiskoi Rossii (Moss flora of the Middle European Russia), Moscow: KMK, 2003, Vol. 1–2, 960 p.
- Haase D., Jänicke C., Wellmann T., Front and back yard green analysis with subpixel vegetation fractions from earth observation data in a city, *Landscape and Urban Planning*, 2019, Vol. 182, pp. 44–54.
- Haklay M., Weber P., Openstreetmap: User-generated street maps, *IEEE Pervasive Computing*, 2008, Vol. 7, No. 4, pp. 12–18.

- Hancock D.W., Dougherty C.T., Relationships between blue- and red-based vegetation indices and leaf area and yield of alfalfa, *Crop Science*, 2007, Vol. 47, No. 6, pp. 2547–2556.
- Hansen M.C., Potapov P.V., Moore R., Hancher M., Turubanova S.A., Tyukavina A. et al., High-resolution global maps of 21st-century forest cover change, *Science*, 2013, Vol. 342, No. 6160, pp. 850–853.
- Inglada J., Christophe E., The Orfeo Toolbox remote sensing image processing software, *IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium*, 2009, pp. IV-733- IV-736.
- Jiang B., Brian D., HaoZhi P., Linda L. et al., Remotely-sensed imagery vs. eye-level photography: Evaluating associations among measurements of tree cover density, *Landscape and Urban Planning*, 2017, Vol. 157, pp. 270–281.
- Joelsson S.R., Benediktsson J.A., Sveinsson J.R., Random forest classification of remote sensing data, *Signal and Image Processing for Remote Sensing*, 2006, Vol. 978, pp. 344–361.
- Kotlov I.P., Chernenkova T.V., Modeling of forest communities spatial structure at the regional level through remote sensing and field sampling: constraints and solutions, *Forsts*, 2020, Vol. 11, No. 10, p. 1088.
- Lang M., Kaha M., Laarmann D., Sims A., Construction of tree species composition map of Estonia using multispectral satellite images, soil map and a random forest algorithm, *Forestry Studies*, 2018, Vol. 68, No. 1, pp. 5–24.
- Lesnoi plan Moskovskoi oblasti*, (Forest plan of the Moscow region), Moscow: Federal'noe agentstvo lesnogo khozyaistva, Federal'noe gosudarstvennoe byudzhethoe uchrezhdenie "Roslesinforg", Filial FGBU "Roslesinforg" "Moslesproekt", 2018, Vol. 1, 83 p.
- Lisovsky A., Dudov S., Obolenskaya E., Advantages and limitations of application of the species distribution modeling methods. 1. A general approach, *Biology Bulletin Reviews*, 2020, Vol. 81, No. 2, pp. 123–134.
- Lurie I.K., Baldina E.A., Prasolova A.I., Prokhorova E.A., Semin V.N., Chistov S.V., A series of maps of the environmental-geographical assessment of land resources of the New Moscow territory, *Vestnik Moskovskogo universiteta*, 2015, pp. 50–59.
- Lutz W., Sanderson W., Scherbov S., The end of world population growth, *Nature*, 2001, Vol. 412, No. 6846, pp. 543–545.
- Lyons M.B. Keith D. A, Phinn S. et al., A comparison of re-sampling methods for remote sensing classification and accuracy assessment, *Remote Sensing of Environment*, 2018, Vol. 208, pp. 145–153.
- Maslov A.A., *Khiminskaya dubrava: opyt kompleksnogo ob sledovaniya* (Oak forest of Khimki: a case of complex study), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2015, 178 p.
- Melkii V.A., Verkhoturov A.A., Sabirov R.N., Bratkov V.V., Analiz sostoyaniya lesnykh zemel' na ostrove Sakhalin (Analysis of state forest lands on the island of Sakhalin), *Vestnik Severo-Vostochnogo federal'nogo universiteta im. M.K. Ammosova. Seriya: Nauki o Zemle*, 2019, No. 2 (14), pp. 68–73.
- Monitoring biologicheskogo raznoobraziya lesov Rossii: metodologiya i metody* (Monitoring of the biological diversity of the forests of Russia: methodology and approaches), Moscow: Nauka, 2008, 453 p.
- Morozova O.V., Belyaeva N.G., Gnedenko A.E., Suslova E.G., Chernen'kova T.V., Sintaksonomiya i ekologiya chernool'shanikov Moskovskoi oblasti (Syntaxonomy and ecology of the Moscow region black alder communities), *Rastitel'nost' Rossii*, 2021, No. 42, pp. 42–62.
- Mucina L., Grabherr G., Wallnöfer S., Geisselbercht L., Grass V., Gutermann W., Justin Ch., Wirth J.M., *Die Pflanzengesellschaften Österreichs. Teil III. Jena: Wälder und Gebüsche*, 1993, 356 p.
- Nefedova T.G., Mkrtchan N.V., Migration of rural population and dynamics of agricultural employment in the regions of Russia, *Vestnik Moskovskogo universiteta*, 2017, pp. 58–67.
- Neshataev M.V., Neshataev V.Y., Kombinirovannyi metod kartografirovaniya rastitel'nosti (na primere Laplandskogo zapovednika) (Combined method of vegetation mapping (on the example of the Lapland Reserve)), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2012, No. 201, pp. 29–40.
- Neshataeva V.Y., Pesterov A., Golubev S., Boreal Vegetation of the Kamchatka Peninsula and Adjacent Areas and its Geobotanical Mapping, *Global Research Initiative in Alpine Environments (GLORIA)*, 2012, pp. 35.
- Neshatayev V.Y., Proekt Vserossiiskogo kodeksa fitotsenologicheskoi nomenklatury (The project of the All-Russian Code of phytosociological nomenclature), *Rastitel'nost' Rossii*, 2001, No. 1, pp. 62–70.
- Plugatar' Y.V., Ermakov N.B., Krestov P.V., Matveeva N.V., Martynenko V.B., Golub V.B., Neshataeva V.Y., Neshataev V.Y., Anenkhonov O.A., Lavrinenko I.A., Lavrinenko O.V., Chepinoga V.V., Sinel'nikova N.V., Morozova O.V., Belonovskaya E.A., Tishkov A.A., Chernen'kova T.V., Krivobokov L.V., Telyatnikov M.Y., Lapshina E.D., Onipchenko V.G., Koroleva N.E., Cherosov M.M., Semenishchenkov Y.A., Abramova L.M., Lysenko T.M., Polyakova M.A., Kontseptsiya klassifikatsii rastitel'nosti Rossii kak otrazhenie sovremennykh zadach fitotsenologii (The concept of vegetation classification of Russia as an image of contemporary tasks of phytocoenology), *Rastitel'nost' Rossii*, 2020, No. 38, pp. 3–12.
- Puliti S., Hauglin M., Breidenbach J. et al., Modelling above-ground biomass stock over Norway using national forest inventory data with ArcticDEM and Sentinel-2 data, *Remote Sensing of Environment*, 2020, Vol. 236, No. 111501.
- Puzachenko Yu.G., Sandlerskiy R., Krenke A., Puzachenko M. Yu., Multispectral remote information in forest research, *Contemporary Problems of Ecology*, 2014, Vol. 7, No. 7, pp. 838–854.
- Rastitel'nost' Moskovskoi oblasti. Masshtab 1 : 200000* (Vegetation of Moscow Oblast. Scale 1 : 200000), Moscow: "Ekor Moskva", 1996.
- Razumovskaya A.V., Podkhody k sostavleniyu obobshchennoi krupnomasshtabnoi karty rastitel'nosti territorii Kenozerskogo natsional'nogo parka (Approaches to the generalized large-scale vegetation mapping of the Kenozersky National Park), *Geobotanicheskoe kartografirovanie*, 2018, pp. 40–65.
- Reyers B. Polasky S., Tallis H. et al., Finding Common Ground for Biodiversity and Ecosystem Services, *BioScience*, 2012, Vol. 62, No. 5, pp. 503–507.
- Rysin L.P., Savel'eva L.I., Etalonnnye lesa, ikh znachenie i kriterii vybora (Standart forests, their significance and cri-

- teria for selection), *Botanicheskii zhurnal*, 1980, Vol. 65, No. 1, pp. 133–140.
- Ryzhkova V.A., Danilova I.V., Korets M.A., Klassifikatsiya i prostranstvennoe modelirovanie lesnogo pokrova na osnove GIS (printsipy i metodika) (Forest cover classification and spatial modelling based on GIS (principles and technique)), *InterKarto/InterGIS 21*, Krasnodar, Sochi, Suva (Fidzhi), Proc. of Int. Conf., November 12–19, 2015, Krasnodar, 2015, pp. 82–89.
- Semenishchenkov Y.A., Korsikov R.S., Sravnitel'nyi analiz dvukh podkhodov k krupnomasshtabnomu kartografirovaniyu lesnoi rastitel'nosti v Yuzhnom Nechernozem'e Rossii (Comparative analysis of two approaches to large-scale mapping of forest vegetation in the southern Nechernozemye of Russia), *Geobotanicheskoe kartografirovanie*, 2020, pp. 3–23.
- Shimada M., Itoh T., Motooka T., Watanabe M., Tomohiro S., Thapa R., Lucas R., New global forest/non-forest maps from ALOS PALSAR data (2007–2010), *Remote Sensing of Environment*, 2014, Vol. 155, pp. 13–31.
- Sirin A., Maslov A., Valyaeva N., Tsyganova O., Glukhova T., Mapping of peatlands in the Moscow oblast based on high-resolution remote sensing data, *Contemporary Problems of Ecology*, 2014, Vol. 7, No. 7, pp. 808–814.
- Smirnov V.E., Khanina L.G., Bobrovsky M.V., Obosnovanie sistemy ekologo-tsenoticheskikh grupp vidov rastenii lesnoi zony Evropeiskoi Rossii na osnove ekologicheskikh shkal, geobotanicheskikh opisaniy i statisticheskogo analiza (Validation of the ecological-coenotical groups of vascular plant species for European Russian forests on the basis of ecological indicator values, vegetation relevés and statistical analysis), *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*, 2006, Vol. 111, No. 2, pp. 36–47.
- Vasil'ev O.D., Ogureeva G.N., Chistov S.V., Otsenka tsenoticheskogo raznoobraziya lesnogo pokrova i ego dinamiki v etalonnykh landshaftakh Moskovskogo regiona po dan-nym distantsionnogo zondirovaniya (The assessment of forest coenotic diversity and its dynamics in Moscow region reference landscapes based on remote sensing data), *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Nauki o Zemle*, 2019, Vol. 64, No. 2, pp. 185–205.
- Vergel K., Zinicovscaia I., Yushin N., Frontasyeva M.V., Heavy Metal Atmospheric Deposition Study in Moscow Region, Russia, *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 2019, Vol. 103, pp. 435–440.
- Volkova E.A., Khramtsov V.N., Opyt otsenki dinamicheskogo sostoyaniya rastitel'nosti na osnove krupnomasshtabnoi karty sovremennogo rastitel'nogo pokrova (na primere territorii "Levashovskii les", Sankt-Peterburg) (Experience in assessing the dynamic state of vegetation based on a large-scale map of modern vegetation (On the example of the area "Levashovskiy les", St. Petersburg)), *Geobotanicheskoe kartografirovanie*, 2019, No. 2019, pp. 39–56.
- Wang K., Wang T., Liu X., A Review: Individual Tree Species Classification Using Integrated Airborne LiDAR and Optical Imagery with a Focus on the Urban Environment, *Forests*, 2019, Vol. 10, No. 1.

УДК 574.502.72:630

## БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ КОРЕННЫХ ТИПОВ ЛЕСА В ЗАПОВЕДНЫХ ЛЕСНЫХ УЧАСТКАХ МОСКОВСКОГО РЕГИОНА

© 2022 г. А. А. Маслов\*

*Институт лесоведения РАН, ул. Советская, д. 21, п/о Успенское, Московская обл., 143030 Россия**\*E-mail: amaslov@ilan.ras.ru*

Поступила в редакцию 14.03.2022 г.

После доработки 11.05.2022 г.

Принята к публикации 07.06.2022 г.

В результате маршрутных обследований заповедных лесных участков (лесных резерватов) Московского региона (зона хвойно-широколиственных лесов) получен массив геоботанических описаний в коренных типах леса, включая ельники, сосняки и широколиственные леса. Данные описания (применительно к региону) можно рассматривать в качестве “эталонных” при сравнении с молодыми, вторичными и антропогенно сильно нарушенными лесами. Цель работы – определить показатели видового разнообразия для ненарушенных (рубками, рекреацией) коренных лесных сообществ в основных типах леса на территории Московского региона. Разделение описаний на группы (типы леса) проведено в соответствии с принципами школы В.Н. Сукачева (на основе признаков местообитания и состава диагностических групп видов) с уточнением результатов путем ординации описаний в многомерных осях ДСА. Впервые для коренных типов леса Московского региона по единой методике рассчитаны показатели биоразнообразия (для площади описаний 300 м<sup>2</sup>): видовая насыщенность, индекс Шеннона, построены графики доминирования–разнообразия. Максимальная видовая насыщенность древесного яруса (А) наблюдается в сложных типах леса – сосняке (4.9) и ельнике (4.4), яруса кустарников (В2) – в ельниках сложном (6.1), кисличном (5.3), травяно-кустарничкового яруса (С) – в неморальных ельниках (более 29), яруса D (мохово-лишайникового) – в сосняке брусничном (7.6). В целом для типа леса (все ярусы) максимальная видовая насыщенность обнаружена в неморальных типах ельников – кисличном (43.0) и сложном (42.7). В этих же типах леса наблюдается максимальное видовое разнообразие по индексу Шеннона (2.80 и 2.82 соответственно), а форма кривых доминирования–разнообразия видов нижних ярусов (С + D) имеет минимальный наклон и близка к S-образной. Такая форма кривых характерна для зрелых природных сообществ.

*Ключевые слова:* коренные типы леса, Московский регион, биоразнообразие, видовая насыщенность, индекс Шеннона, кривые доминирования–разнообразия.

DOI: 10.31857/S0024114822060067

Расположенный в зоне хвойно-широколиственных лесов Московский регион<sup>1</sup> интересен для изучения биологического разнообразия тем, что на сравнительно небольшой равнинной территории в экотоне между подзоной южной тайги и зоной широколиственных лесов (Курнаев, 1982; Nytteborn et al., 2005) представлены самые разные типы ландшафтов и типы леса – от бореальных ельников до типичных дубрав.

Изучению лесов региона посвящено достаточно много исследований. На видовом (флористическом) уровне вопрос был рассмотрен в сводке Л.П. Рысина “Конспект лесной флоры...” (2009). На ценозитическом уровне первой работой стала статья Н.А. Коновалова (1929) о типах леса подмосковных лесничеств. Разнообразие типов леса

было рассмотрено в монографии С.Ф. Курнаева (1968) и в серии монографий “Леса Восточного Подмосковья” (1979), “Леса Западного Подмосковья” (1982), “Леса Южного Подмосковья” (1985), “Леса Северного Подмосковья” (1993) и в книге “Леса Москвы...” (2001). Все эти (и другие) публикации были обобщены в сводке Л.П. Рысина “Леса Подмосковья” (2012).

На первый взгляд кажется, что вопросы биоразнообразия лесов региона изучены очень подробно. Однако внимательное знакомство с “классическими” работами позволяет выявить ряд проблем. Почти все описания типов леса относятся к “ближнему” Подмосковию (территории бывшего лесопаркового пояса столицы), леса которого сильно нарушены рекреацией, рубками, загрязнением; размер площадок геоботанических описаний, как правило, не указан, или он может

<sup>1</sup> В понятие данного региона нами включаются г. Москва (с территорией “Новой Москвы”) и Московская обл.

быть очень велик (до 0.5–1 га), а отсутствие полноценных фитоценологических таблиц делает невозможным расчет показателей видового богатства. Таким образом, для, казалось бы, хорошо изученных лесов Московского региона сохраняется объективная потребность в количественной оценке биоразнообразия типов леса на площадках стандартизированного размера и по единой (или хотя бы сопоставимой) методике – аналогично тому, как это сделано для лесных сообществ Великобритании (Rodwell, 1991).

Первые попытки поставить анализ биологического разнообразия лесов Московского региона на количественную основу были предприняты в сборнике “Оценка и сохранение ...” (2000), где приводятся данные по видовому богатству и видовой насыщенности для леспаркхоза “Горки” и Приокско-Тerrasного заповедника. Дальнейшее развитие эти подходы получили в серии статей, где параметры описания лесных сообществ соответствуют стандартам проекта “European vegetation survey” (Rodwell et al., 1997) и базе данных “European vegetation archive” (Chytrý et al., 2016). Эти работы посвящены как отдельным районам Московского региона (Черненко и др., 2018) или отдельным типам сообществ (Морозова и др., 2021), так и лесам Московской области в целом (Черненко и др., 2020). В последней работе оценки средней видовой насыщенности (числа видов на единицу площади) даны для каждого синтаксона.

Переход к количественной оценке видового богатства делает актуальным вопрос о сравнении получаемых результатов между собой и с “эталоном” коренных заповедных сообществ (Рысин, Савельева, 1980), поскольку в малонарушенных заповедных сообществах биоразнообразие не является максимальным (Guo, 2005). О такой особенности коренных лесов упоминалось еще в классической монографии Э. Мэгарран (1992) на примере десяти лесных массивов в Северной Ирландии.

О том, какие именно типы леса можно считать “коренными”, в российской литературе имеются разные точки зрения. В данной работе мы соблюдаем традиции московской школы геоботаников, согласно которым к коренным типам леса принято относить сообщества, где (по эмпирическим представлениям авторов) древостой и нижние ярусы соответствуют типу условий произрастания при отсутствии явной сукцессионной динамики. При этом сообщества коренного типа могут иметь одновозрастный древостой и не являются “климаксом”<sup>2</sup>. В число коренных типов леса Московского региона традиционно включают не

только ельники, липняки и дубравы, но и различные типы сосновых лесов на относительно бедных почвах (Алехин, 1947; Курнаев, 1968; Рысин, 1979; Ильинская и др., 1982; Рекомендации ..., 1982; Огуреева и др., 1996).

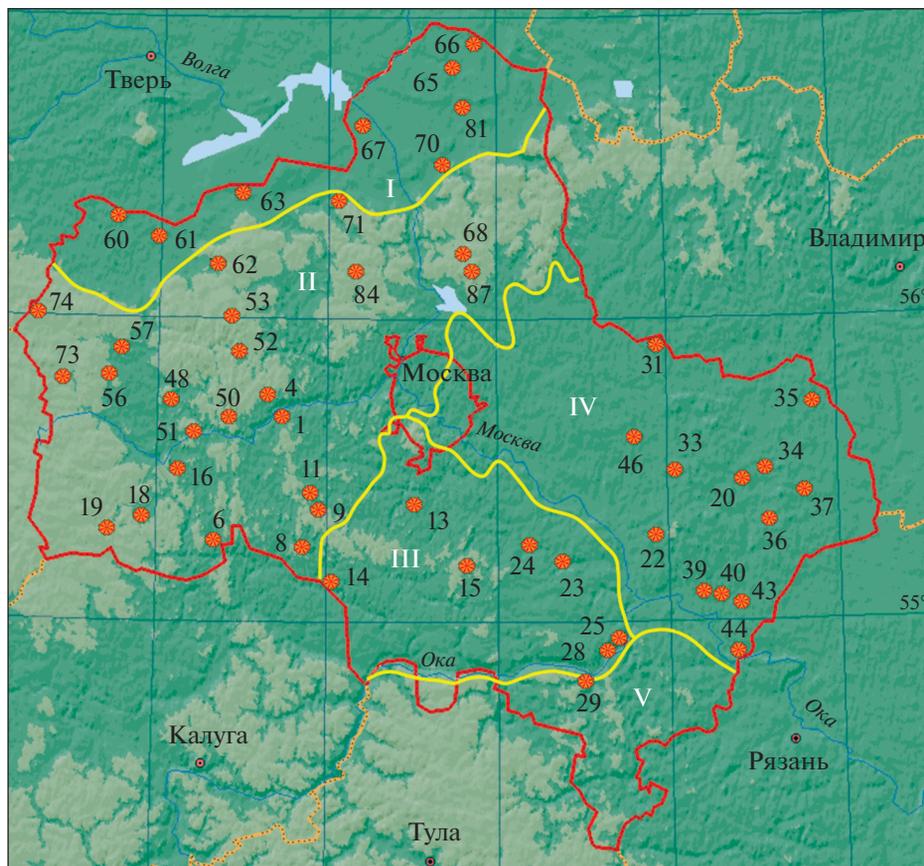
Цель настоящей работы – определить показатели видового разнообразия для ненарушенных (рубками, рекреацией) коренных лесных сообществ в основных типах леса на территории заповедных лесных участков Московского региона. В задачи работы входили: выполнение лесоводственно-геоботанических описаний, классификация (ординация) описаний для уточнения принадлежности к типу леса, отбор эталонных описаний, определение видовой насыщенности, индекса Шеннона и построение кривых доминирования–разнообразия.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводили на территории заповедных лесных участков (лесных резерватов) Московского региона (Рысин, Савельева, 1985; Маслов, 2009). Все резерваты находятся в “дальнем Подмосковье” – за пределами бывшего лесопаркового пояса, при этом часть резерватов теперь расположена в Новой Москве. Хорошо представлены все физико-географические районы, за исключением лесостепного Заокского (рис. 1). Лесоводственно-геоботанические описания были выполнены в ходе маршрутных исследований 1980–1992 гг. Таким образом, в полевых материалах зафиксировано состояние лесов Московского региона на конец XX в., что представляет (сейчас) и исторический интерес, имеется в виду, что большая часть старовозрастных ельников существенно пострадала или совсем исчезла в результате катастрофической вспышки короеда типографа в 2011–2013 гг.

Планирование маршрутов по территории резерватов для выполнения описаний осуществляли по картам и материалам лесоустройства с данными о составе и возрасте насаждений. Первоочередное внимание уделяли участкам естественных ненарушенных (рекреацией, рубками, выпасом) старовозрастных (старше 100 лет) насаждений из коренных пород деревьев (ель, сосна, липа, дуб). При отсутствии таких насаждений описания делали в средневозрастных коренных лесах. Еще более низкий приоритет имели старые насаждения из вторичных пород (осина, береза); в таких сообществах описания проводили лишь при отсутствии в резервате коренных насаждений. Дополнительными критериями при выборе места для описания были полнота насаждения и отсутствие свежих естественных нарушений, таких как ветровальные комплексы, усыхания или порои. Однако в местах находок редких и краснокниж-

<sup>2</sup> Другая точка зрения на “коренные леса” приравнивает этот термин к понятию климакса. Так, “Лесная энциклопедия” (1985) определяет коренные леса как “леса, длительное время произрастающие на одном месте без смены пород и развивающиеся почти без влияния человека”.



**Рис. 1.** Объекты исследований — сеть резерватов (заповедных лесных участков) Московской обл. (по состоянию на 2000 г.). Точками обозначены номера резерватов. Красная линия — границы области, желтые линии — границы физико-географических районов по Е.Д. Смирновой (Московская область, 1979): I. Верхневолжская низменность; II. Смоленско-Московская возвышенность; III. Москворецко-Окская равнина; IV. Мещерская низменность; V. Заокское плато.

ных видов растений описания делали независимо от характера древостоя и/или нарушенности.

Геоботанические описания выполняли путем закладки круговых площадок размером 300–400 м<sup>2</sup>, что соответствует практике описаний в лесах Европы (Chytrý, Otýrková, 2003). Учет видового состава проводили отдельно по ярусам: А — древостой, В1 — подрост (деревья с диаметром <6 см), В2 — подлесок, С — травы и кустарнички, D — мхи и лишайники (только напочвенные). Для каждого вида указывали обилие по шкале Браун-Бланке. Образцы трудных для определения видов брали в гербарий<sup>3</sup>. Дополнительно фиксировали параметры местообитания, а также (в ряде случаев) закладывали прикопки для описания почвы. Месторасположение описаний привязывали к карте масштаба 1 : 10000 и наносили на нее. Всего в ходе маршрутных исследований было сделано 205 опи-

саний в ельниках, сосняках, хвойно-широколиственных и широколиственных лесах.

Каждое описание с учетом комплекса признаков местообитания и растительности предварительно относили к определенному типу леса. Классификационная схема базировалась на принципах школы В.Н. Сукачева (Рысин, 1982), а также “Рекомендациях по выделению коренных и производных групп типов леса...” (1982). Тип леса в последней работе понимается относительно широко и включает восемь синтаксонов: сосняк лишайниковый, сосняк брусничный, сосняк черничный, сосняк сложный, ельник черничный, ельник кисличный, ельник сложный, дубняк липовый<sup>4</sup>. Материалы по болотным лесам не включены в настоящую публикацию в связи со значительной их спецификой.

<sup>3</sup> Березы повислая, пушистая и их гибриды учитывались как *Betula* sp. из-за проблем с определением таксономической принадлежности (Маслов, 2021).

<sup>4</sup> Согласно карте “Растительность Московской области” (Огуреева и др., 1996), сосняки лишайниковый, брусничный, черничный и ельник черничный относятся к хвойным бореальным лесам, ельник кисличный — к хвойным субнеморальным, а сосняк сложный и ельник сложный — к хвойно-широколиственным лесам.

По результатам маршрутных обследований лесных заповедных участков в нескольких типах леса были заложены постоянные пробные площади (ППП). Программа работ на ППП опубликована ранее (Маслов, 1990). На каждой ППП учеты видов нижних ярусов проводили на постоянных трансектах из нескольких тысяч площадок размером  $20 \times 20$  см, что позволяет детально оценивать значимость видов и строить кривые доминирования-разнообразия.

Для обработки и хранения данных по растительности и параметрам местообитания в качестве оболочки применяли специализированную базу данных TurboVeg for Windows (Hennekens, Schaminée, 2001). Данная база уже давно фактически стала стандартом для работ с геоботаническими массивами данных, в частности, в рамках проекта “European Vegetation Survey” (Schaminée et al., 2009).

Количественная обработка описаний выполнена в пакетах PC-ORD (McCune, Mefford, 2016) и в TurboVeg for Windows. Важнейшей задачей было формирование выборки “эталонных” описаний коренных типов леса; при этом отбор “эталонных” включал два этапа: 1) проверку (корректировку) принадлежности каждого описания к типу леса;

2) улучшение качества выборки описаний в рамках отдельного типа леса.

На первом этапе методом DCA (детрендового анализа соответствий) было осуществлено упорядочивание описаний вдоль многомерных осей максимального варьирования (Jongman et al., 1995). При проведении DCA, в соответствии с рекомендациями разработчиков, из общей сводной таблицы были исключены самые редкие виды (встреченные меньше, чем в 10 описаниях), для остальных редких видов применяли опцию взвешивания. Ординацию выполняли с учетом баллов обилия видов, конвертированных в % покрытия по стандартной шкале TurboVeg.

Корректировку признака “тип леса” для конкретного описания проводили по результатам ординации, при этом за координаты описания в пространстве ординации принимались его нагрузки на первые две оси. Положение описаний относительно осей зависит от сходства их видового состава. Чем более сходен видовой состав, тем ближе расположены в пространстве ординации, соответствующие описаниям точки. Выделив группы близких (в пространстве осей) описаний, можно уточнить тип леса, перейдя, таким образом, от процедуры ординации сообществ к процедуре классификации. Часть описаний, далеко отстоящих в пространстве ординации от коренных типов леса, была отбракована на этом этапе. Дополнительно при определении принадлежности описания к конкретному типу леса использовали признаки местообитания и состав диагно-

стических фитоцено-экологических групп видов (Маслов, 1998; Федорчук и др., 2002). Таким образом, включение описания, например, в тип леса “сосняк брусничный” не обязательно означает доминирование брусники в данном конкретном сообществе – в отличие от доминантного подхода, примененного, в частности, в монографии “Сосновые леса России” (Рысин, Савельева, 2008).

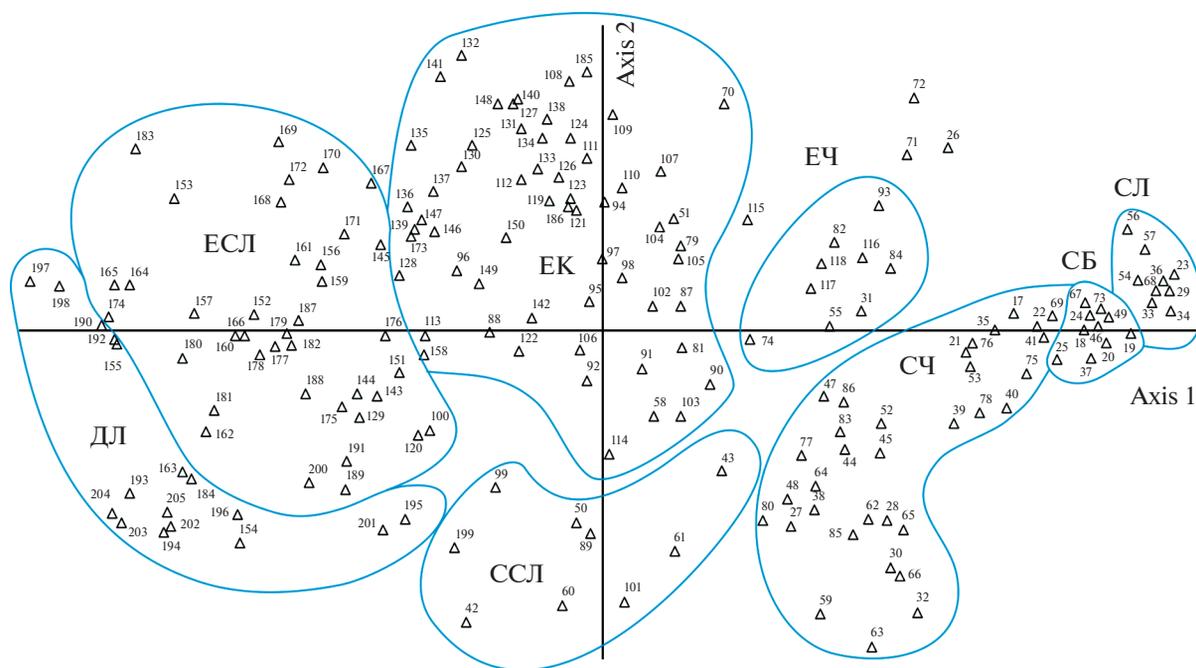
На втором этапе формирование выборки для каждого типа леса осуществляли путем ручной отбраковки описаний, в меньшей степени соответствующих критериям “эталонных” коренных ненарушенных насаждений. Отбракованы описания с потенциально неполным списком видов (сделанные ранней весной или поздней осенью) и описания с “выбросами” по числу видов. Описания из последней группы анализировали вручную на предмет флористического списка и исключали из обработки при “излишнем” количестве сорных и/или лугово-лесных видов (свидетельство давнего выпаса). На последнем шаге селекции для каждого типа леса были отобраны описания с большим возрастом древостоя и полнотой не менее 0.6. В ельниках и дубравах после селекции преобладающий возраст древостоев в описаниях составил 90–100 лет, а в сосняках – 70–80 лет. Всего по итогам селекции было исключено 25% описаний, и окончательный размер выборки для расчетов видового разнообразия составил 151 описание.

Показатели видового разнообразия определяли для каждого описания и каждого типа леса. Для описания выявляли видовую насыщенность (число видов) по ярусам и в целом для описания; видовую насыщенность в типе леса определяли как среднее из всех описаний типа. В качестве меры разнообразия был выбран индекс Шеннона, наиболее широко используемый в литературе (Мэгарран, 1992; Ханина и др., 2016). При расчете индекса ярусы A и B1 объединяли в один во избежание двойного учета одних и тех же древесных видов.

Ранговые кривые доминирования-разнообразия построены для отдельных ППП по данным учета встречаемости видов нижних ярусов (C и D) на площадках размером  $0.2 \times 0.2$  м. Количество площадок на каждой из ППП составляет от 2000 до 2800.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На рис. 2 представлены результаты ординации описаний незаболоченных заповедных лесов методом детрендового анализа соответствий (DCA). Группы точек, соответствующие предварительно выделенным типам леса, на диаграмме обведены, при этом диалектическое единство дискретности и континуальности растительного покрова наглядно видно из графика. Так, плавные переходы



**Рис. 2.** Ординация описаний в незаболоченных коренных типах леса Московского региона методом детрендового анализа соответствий (DCA). Обозначения типов леса: СЛ – сосняк лишайниковый, СБ – сосняк брусничный, СЧ – сосняк черничный, ССЛ – сосняк сложный, ЕЧ – ельник черничный, ЕК – ельник кисличный, ЕСЛ – ельник сложный, ДЛ – дубняк липовый. Цифрами обозначены номера описаний; часть полностью налегающих друг на друга описаний на диаграмме опущена.

в пространстве ординации наблюдаются между ельниками кисличными и ельниками сложными, а также между бореальными сосняками – лишайниковыми, брусничными, черничными. В то же время собственно бореальные сосняки и бореальные ельники достаточно изолированы в пространстве ординации от неморальных типов леса. По результатам ординации предварительные названия типов леса для ряда описаний на границах между типами были изменены, а часть описаний, далеко “улетающих” за пределы групп, исключена из дальнейшей обработки.

Показатели видового разнообразия коренных типов леса даны в табл. 1. Число описаний по типам существенно отличается. Максимальным числом описаний (46) в таблице представлены ельники кисличные, минимальным (8) – сосняки лишайниковые. Доля каждого типа леса в общем количестве описаний отражает примерно встречаемость коренных насаждений данного типа в пределах Московского региона. В колонке “число видов” дано количество видов во флористическом списке (ненормированное по числу описаний).

*Видовая насыщенность*

Максимальная видовая насыщенность древесного яруса (А) наблюдается в сложных типах леса – сосняке (4.9) и ельнике (4.4), что вполне ожидаемо,

исходя из определения данных типов. Минимальная видовая насыщенность (1.0) присутствует в типе леса сосняк лишайниковый, где, кроме сосны, в древостое нет других видов. Почти в том же порядке располагаются типы леса и по богатству видов подроста (В1), при этом в сложных типах леса видовая насыщенность подроста несколько меньше, чем насыщенность древостоя, а в сосняке лишайниковом – больше, так как, кроме сосны, в подросте встречаются дуб и береза. По богатству видов кустарников (В2) порядок расположения типов леса не совпадает с порядком расположения по богатству древесного яруса. Самый разнообразный подлесок мы наблюдаем в ельнике сложном (6.1), но на втором месте – ельник кисличный (5.3). Минимальная видовая насыщенность видов кустарников – в сосняке брусничном (2.4). Больше число видов кустарников в сосняке лишайниковом (4.1) связано с тем, что сообщества данного типа чаще встречаются в южных районах области и имеют в своем составе элементы флоры лесостепей (ракетник русский (*Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klásk.) и дрок красильный (*Genista tinctoria* L.)).

Видовая насыщенность травяно-кустарникового яруса (С) наибольших значений (более 29) достигает в неморальных типах ельников – кисличном и сложном. Наименьшее число видов (в интервале от 19 до 21) наблюдается в четырех бо-

**Таблица 1.** Видовое разнообразие коренных типов леса Московского региона

Тип леса	N	Число видов	Видовая насыщенность по ярусам и общая						H
			A	B1	B2	C	D	общая	
СЛ	8	69	1.0 ± 0.0	1.8 ± 0.3	4.1 ± 0.4	19.4 ± 1.7	6.5 ± 0.7	32.1 ± 1.9	2.26
СБ	11	88	2.5 ± 0.2	2.8 ± 0.3	2.4 ± 0.5	21.2 ± 2.5	7.6 ± 0.8	34.6 ± 2.5	2.42
СЧ	21	99	2.8 ± 0.2	2.5 ± 0.3	4.1 ± 0.2	20.2 ± 1.3	4.8 ± 0.4	32.8 ± 1.3	2.54
ССЛ	11	97	4.9 ± 0.2	4.1 ± 0.3	4.5 ± 0.6	24.7 ± 1.3	2.7 ± 0.6	37.9 ± 1.9	2.72
ЕЧ	9	73	3.2 ± 0.2	2.6 ± 0.5	3.1 ± 0.3	19.3 ± 2.2	6.0 ± 0.5	32.7 ± 2.1	2.61
ЕК	46	172	3.3 ± 0.1	2.4 ± 0.2	5.3 ± 0.3	29.7 ± 0.9	3.8 ± 0.3	43.0 ± 1.0	2.80
ЕСЛ	35	143	4.4 ± 0.3	3.4 ± 0.2	6.1 ± 0.3	29.1 ± 1.1	2.0 ± 0.2	42.7 ± 1.4	2.82
ДЛ	10	87	3.8 ± 0.3	3.0 ± 0.4	4.3 ± 0.6	22.5 ± 0.8	0.3 ± 0.2	32.1 ± 1.1	2.53

Обозначения: N – число описаний размером 300(400) м<sup>2</sup>, A – древостой, B1 – подрост, B2 – кустарниковый ярус, C – травяно-кустарничковый ярус, D – мохово-лишайниковый ярус, H – индекс Шеннона (при расчете объединялись ярусы A, B1). Обозначения типов леса см. на рис. 2. Для видовой насыщенности приводится среднее значение и его стандартная ошибка.

реальных типах леса – сосняке лишайниковом, черничном, брусничном и в ельнике черничном. Что касается мохово-лишайникового яруса (D), то для него – картина обратная. Наибольшая видовая насыщенность обнаружена в сосняке брусничном (7.6), сосняке лишайниковом (6.6), ельнике черничном (6.0), наименьшая – в дубо-липняке (0.3) и ельнике сложном (2.0).

Показатели видовой насыщенности в целом для типа леса даны в предпоследней колонке табл. 1. При этом общая видовая насыщенность не является в точности суммой оценок по отдельным ярусам, так как ярусы древостоя (A) и подрост (B1) частично включают одни и те же древесные виды. Как оказалось, максимальная видовая насыщенность на сообщество наблюдается в типах леса ельник кисличный (43.0) и ельник сложный (42.7). На третьем месте (с заметным отрывом) – сложный сосняк (37.9). Все остальные: борельные сосняки, ельник черничный и дубо-липняк – попадают в группу близких значений разнообразия в интервале 32.1–34.6. Можно отметить, что максимальная видовая насыщенность в кисличном и сложном ельниках положительно коррелирует с максимальным для данных типов числом видов во флористическом списке (даже с учетом больших размеров выборки в данных типах).

Результаты для относительно старовозрастных коренных лесов интересно сравнить с литературными данными по аналогичным синтаксонам, где описания не проходили столь строгий отбор на возраст и ненарушенность. Наиболее полно такие данные недавно представлены в работе Т.В. Черненкоковой с коллегами (Черненкокова и др., 2020). В этой работе нет данных по соснякам лишайниковым, брусничным, а в характеристиках синтаксонов представлены данные только по общей видовой насыщенности (без разбивки по

ярусам) и не дается ошибка средней. Несколько отличаются также размер площадки (400 м<sup>2</sup>), подход к выделению и объем синтаксонов. Тем не менее, шесть из восьми типов леса в табл. 1 имеют аналоги в виде групп ассоциаций (Черненкокова и др., 2020). Несмотря на различия в методах, результаты исследований принципиально сходны, что подтверждает их объективный характер. Так, совпадает расположение синтаксонов в порядке снижения общей видовой насыщенности. На первом месте – аналог кисличного ельника (ельник мелкотравно-широкотравный). Второе и третье место занимают аналоги ельника сложного и сложного сосняка (широкотравный ельник, елово-широколиственный широколиственный лес и широколиственный сосняк). На четвертом месте – аналог черничного ельника (ельник кустарничковый мелкотравно-зеленомошный).

По абсолютным значениям общей насыщенности сравнение результатов с данными Т.В. Черненкоковой и коллег (2020) привело к несколько неожиданным результатам. Сами значения – в целом близки. Но в четырех из шести синтаксонах общая видовая насыщенность в коренных типах леса несколько выше, чем в “широкой” выборке у коллег. Так, в типе леса “ельник-кисличный” она составила 43.0 (табл. 1) против 39 в синтаксоне “ельник мелкотравно-широкотравный”; в ельнике сложном – 42.7 (табл. 1) против 36 в синтаксоне “широкотравный ельник”. С учетом большего возраста, меньшей нарушенности и незначительно меньшей площади описаний мы ожидали, что в нашей выборке коренных сообществ видовая насыщенность будет меньше, чем в “широкой” выборке у коллег. Можно предположить, что более низкая видовая насыщенность в “широкой выборке” (Черненкокова и др., 2020) является следствием присутствия в описаниях большого числа лесных культур с обедненным видовым составом. Действительно, в описаниях

синтаксонов (особенно ельников) авторы часто упоминают культуры. Интересно, что в коренном типе леса “дубняк липовый” и синтаксоне широкой выборки “дубовые с липой леса” числа общей насыщенности совпали полностью (32 вида на описание).

#### *Индекс Шеннона*

Интегральная оценка видового разнообразия в изученных типах леса проводилась путем вычисления информационного индекса Шеннона. Во всех восьми типах леса значения индекса располагаются в диапазоне от 2.26 до 2.82. Не очень большие различия частично связаны с полевой методикой, так как балльные шкалы покрытия нелинейно зависят от покрытия (фитомассы) и потому (по мнению Э. Мэгарран, 1992) “дают не слишком точные результаты” при расчете индексов. Вторая причина небольшого разброса значений — присутствие во всех типах леса видов—доминантов с высоким баллом обилия. Как показали В.К. Шитиков и Г.С. Розенберг (2005), при сильном доминировании кривая зависимости индекса Шеннона  $H$  от числа видов  $S$  стремится к значению 2.0. Интересно, что разброс значений индекса мало зависит даже от группы изучаемых организмов: в монодоминантных еловых культурах Ирландии для видов птиц было получено значение индекса 2.056, а для естественных дубовых лесов — 2.404 (Batten, 1976; цит. по: Мэгарран, 1992).

Максимальное видовое разнообразие (равномерность распределения) по индексу Шеннона характерно для ельника сложного (2.82) и для ельника кисличного (2.80). Минимальное видовое разнообразие по Шеннону наблюдается в сосняке лишайниковом (2.26) и сосняке брусничном (2.42).

К сожалению, данные по расчетам индекса Шеннона для лесов Московского региона в литературе отсутствуют, а по другим регионам методически отличаются и фрагментарны, что затрудняет сравнение результатов. В одной из первых отечественных работ по расчету индекса (Дыренков и др., 1981) приводятся данные для трех типов коренных ельников южной тайги (Ленинградская обл.). Хотя сравнивать данные по всем ярусам (табл. 1) и по ярусу С не совсем корректно, значения индекса в аналогичных типах довольно близки. Так, в ельнике сложном (табл. 1) индекс Шеннона равняется 2.82; в аналогичном травяно-дубравном (Дыренков и др., 1981) — 2.91. В этой связи не очень понятно, как были получены значения индекса более 4.0 для ряда лесных сообществ в “Калужских засеках” (Ханина и др., 2016).

#### *Кривые доминирования-разнообразия*

Важную информацию о параметрах видового разнообразия в сообществах разных типов дает

построение кривых значимости видов (Уиттекер, 1980). Их называют также кривыми рангового распределения обилий (Мэгарран, 1992) или кривыми доминирования—разнообразия (Шитиков, Розенберг, 2005). В отечественной литературе такие кривые нередко используют для анализа видового разнообразия групп животных (Мухаметова, 2010; Трошкова и др., 2015), однако для видов лесных растений нам удалось обнаружить лишь график для сосняков лесотундры (Черненкова, 2002).

На рис. 3 представлены кривые доминирования—разнообразия видов нижних ярусов на постоянных пробных площадях в четырех типах леса. Порядок видов вдоль оси  $X$  соответствует рангу вида в ряду от видов с наибольшей значимостью до видов с наименьшей значимостью (Уиттекер, 1980).

Характер кривых в двух бореальных сосняках и двух неморальных ельниках существенно отличается, хотя сравнение каждого из распределений с теоретическими моделями (геометрический, логнормальный ряд) не позволило статистически достоверно отнести наблюдаемые распределения к одной из этих моделей.

Для сосняка брусничного и сосняка черничного характерен резкий наклон кривой с большими различиями значимости между соседними по рангу видами. Данная форма графиков более соответствует геометрическому ряду и гипотезе перехвата ниш сильными доминантами. Как правило, такое распределение наблюдается в бедных видами местообитаниях с явными лимитирующими факторами или на ранних стадиях сукцессии (Уиттекер, 1980). Оба критерия справедливы в отношении сосняка брусничного (Маслов, Логофет, 2020). Видовая насыщенность и индекс Шеннона в сосняках бореального типа находятся в группе самых низких значений.

В ельнике сложном и особенно в ельнике кисличном наклон кривой существенно меньше (рис. 3). В последнем сообществе вообще отсутствуют большие различия значимости между соседними по рангу видами, а форма пологой кривой близка к  $S$ -образной, характерной для логнормального распределения. Это означает, что встречаемость видов определяется в данном сообществе большим числом независимых переменных, которые неодинаково влияют на разные виды (Уиттекер, 1980). Такая форма кривой наблюдается в зрелых, разнообразных природных сообществах (Мэгарран, 1992). Видовая насыщенность и индекс Шеннона в ельниках неморального типа находятся в группе самых высоких значений. Интересно, что первый по рангу вид, кислица (*Oxalis acetosella* L.), имеет в кисличном ельнике встречаемость около 100%, то есть формально является доминантом. Однако общая форма кривой доминирования—разнообразия

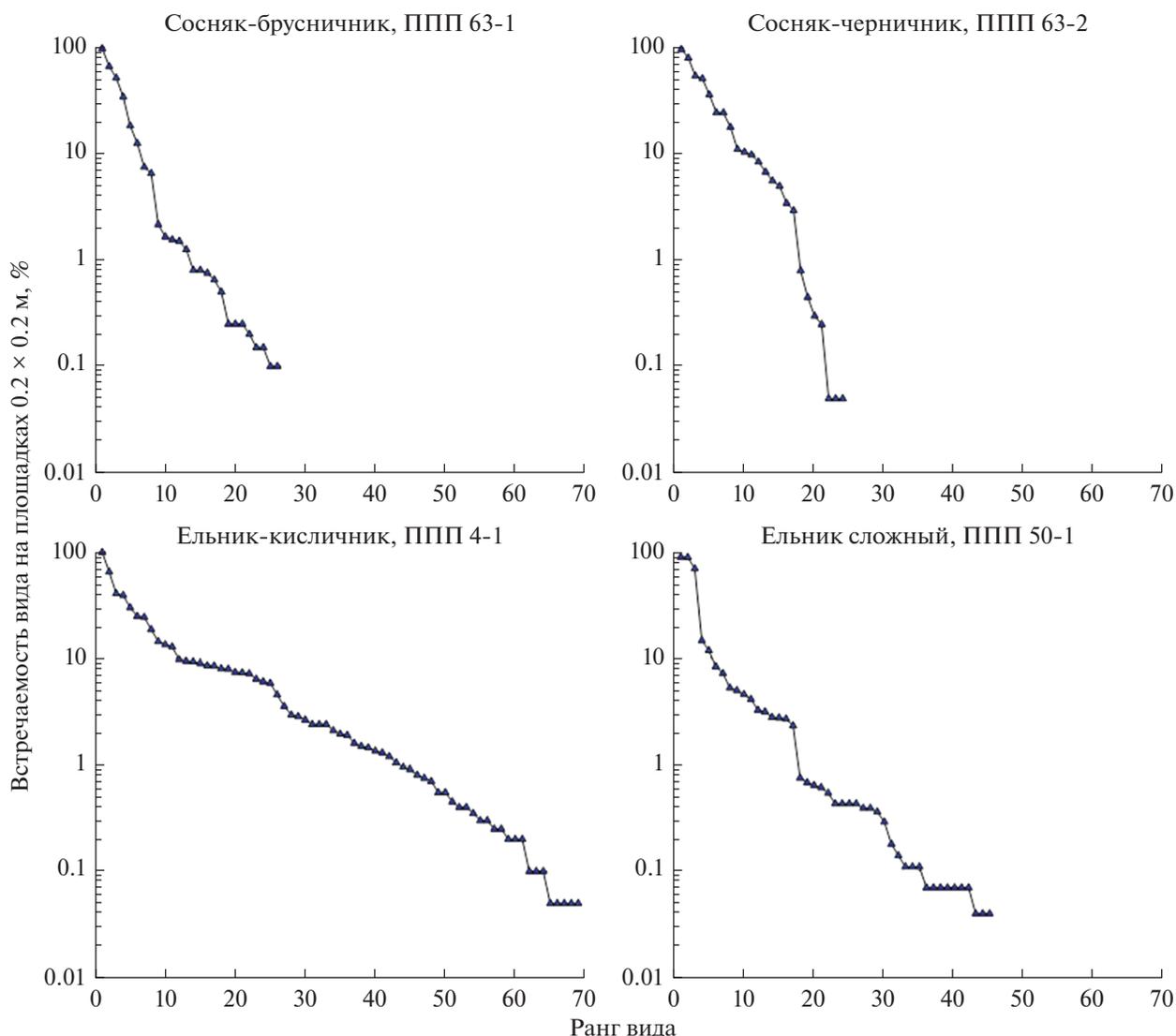


Рис. 3. Кривые доминирования–разнообразия нижних ярусов на постоянных пробных площадях в четырех типах леса. По оси X – ранг вида, по оси Y – встречаемость вида на площадках  $0.2 \times 0.2$  м, %.

свидетельствует о незначительных эдификаторных свойствах кислицы, что подтверждает работа Т.В. Черненковой (1982).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Массив геоботанических описаний в заповедных, наиболее сохранившихся коренных лесах Московского региона конца XX века представляет большую ценность в качестве “эталона” природных сообществ при сравнении с молодыми, вторичными и антропогенно нарушенными лесами. В настоящей работе представлены данные по оценке биоразнообразия на уровне видов растений. В дальнейшем предполагается провести анализ разнообразия на уровне синтаксонов, вклю-

чая и заболоченные леса. С учетом достаточно точной географической привязки данные о встречаемости отдельных видов можно использовать для уточнения ареалов, как это было сделано на примере ветреницы дубравной (*Anemone nemorosa* L.) (Маслов, 2010).

Впервые для коренных типов леса Московского региона по единой методике рассчитаны показатели биоразнообразия: видовая насыщенность, индекс Шеннона, построены графики доминирования–разнообразия.

Наибольшая видовая насыщенность древесного яруса (А) наблюдается в сложных типах леса – сосняке (4.9) и ельнике (4.4). Видовая насыщенность травяно-кустарничкового яруса (С) достигает наибольших значений (более 29) в немораль-

ных ельников — кисличном и сложном. Для яруса D (мохово-лишайникового) наибольшая видовая насыщенность обнаружена в типе леса сосняк брусничный (7.6).

В целом для типа леса (все ярусы) наибольшая видовая насыщенность обнаружена в неморальных типах ельников — кисличном и сложном (около 43). В этих же типах леса показано максимальное видовое разнообразие по индексу Шеннона (около 2.8), а форма кривых доминирования—разнообразия видов нижних ярусов имеет минимальный наклон. Такая форма кривой характерна для зрелых природных сообществ.

Наименьшая видовая насыщенность в целом для типа леса обнаружена в бореальных типах сосняков и ельников. Наименьших значений здесь достигает и индекс Шеннона, а форма кривых доминирования—разнообразия видов нижних ярусов характеризуется резким наклоном, что свойственно для бедных сообществ с явными лимитирующими факторами и/или сильными доминантами.

\* \* \*

Автор благодарен коллегам — участникам группы по изучению заповедных лесных участков — Ю.В. Петерсону, Л.И. Савельевой и Е.С. Комиссарову, а также Ю.Е. Алексееву и Е.А. Игнатовой — за помощь в определении трудных видов растений и С.М. Ненпекенс — за предоставленную возможность работы с лицензионной версией TurboVeg.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алехин В.В.* Растительность и геоботанические районы Московской и сопредельных областей. М.: МОИП, 1947. 71 с.
- Дыренков С.А., Федорчук В.Н., Григорьева С.О.* Видовое разнообразие растительных сообществ коренных таежных ельников // *Экология*. 1981. № 2. С. 26–33.
- Ильинская С.А., Матвеева А.А., Речан С.П., Орлова М.А., Казанцева Т.Н.* Типы леса // *Леса Западного Подмосковья*. М.: Наука, 1982. С. 20–150.
- Коновалов Н.А.* Типы леса подмосковных опытных лесничеств Ц.Л.О.С. М.; Л.: Сельхозгиз, 1929. 159 с.
- Курнаев С.Ф.* Основные типы леса средней части Русской равнины. М.: Наука, 1968. 355 с.
- Курнаев С.Ф.* Дробное лесорастительное районирование Нечерноземного центра. М.: Наука, 1982. 118 с.
- Леса Восточного Подмосковья* / Под ред. С.Ф. Курнаева. М.: Наука, 1979. 184 с.
- Леса Западного Подмосковья* / Под ред. Л.П. Рысина. М.: Наука, 1982. 236 с.
- Леса Москвы: Опыт организации мониторинга* / Под ред. Л.П. Рысина. М.: Грааль, 2001. 148 с.
- Леса Северного Подмосковья* / Под ред. Л.П. Рысина. М.: РАН, 1993. 316 с.
- Леса Южного Подмосковья* / Под ред. Л.П. Рысина. М.: Наука, 1985. 280 с.
- Лесная энциклопедия*. Т. 1. М.: Сов. энциклопедия, 1985. 563 с.
- Маслов А.А.* Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. М.: Наука, 1990. 160 с.
- Маслов А.А.* Динамика фитоцено-экологических групп видов и типов леса в ходе природных сукцессий заповедных лесов центра Русской равнины // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 1998. Т. 103. № 2. С. 34–43.
- Маслов А.А.* Мониторинг биоразнообразия и процессов природной динамики в заповедных лесных участках: программа и итоги работ за 25 лет // *Структура и функции лесов Европейской России*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. С. 172–190.
- Маслов А.А.* Ветреница дубравная *Anemone nemorosa* L. в заповедных лесных участках Московской области // *Восстановление и мониторинг природной флоры*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. С. 85–91.
- Маслов А.А.* Разграничение видов березы по форме листьев: сравнение дискриминантных методов // *Лесоведение*. 2021. № 5. С. 523–530.
- Маслов А.А., Логофет Д.О.* Совместная динамика популяций черники и брусники в заповедном послепожарном сосняке-зеленомошнике. Модель с осредненными вероятностями перехода // *Журнал общей биологии*. 2020. Т. 81. № 4. С. 243–256.
- Морозова О.В., Беляева Н.Г., Гнеденко А.Е., Сулова Е.Г., Чернышкова Т.В.* Синтаксономия и экология черноольшаников Московской области // *Растительность России*. 2021. № 42. С. 42–62.
- Московская область: Атлас* / Под ред. Э.Г. Галиуллиной, В.И. Юрченко. М.: ГУГК, 1979. 40 с.
- Мухаметова О.Н.* Сравнительная характеристика ихтиопланктона лагунных озер юго-восточной части Сахалина // *Вопросы ихтиологии*. 2010. Т. 50. № 5. С. 685–695.
- Мэгарран Э.* Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
- Огуреева Г.Н., Микляева И.М., Сулова Е.Г., Швергунова Л.В.* Растительность Московской области. Пояснительный текст к карте (м-б 1 : 200000). М.: Экор, 1996. 45 с.
- Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках европейской России* / Под ред. Л.Б. Заугольновой. М.: Научный мир, 2000. 196 с.
- Рекомендации по выделению коренных и производных групп типов леса лесной зоны европейской части РСФСР* / Побединский А.В., Лазарев Ю.А., Ханбеков Р.И., Орлов А.Я., Абатуров Ю.Д. М.: ВНИИЛМ, 1982. 40 с.
- Рысин Л.П.* Типы леса Восточного Подмосковья // *Леса Восточного Подмосковья*. М.: Наука, 1979. С. 39–125.
- Рысин Л.П.* Лесная типология в СССР. М.: Наука, 1982. 217 с.
- Рысин Л.П.* Конспект лесной флоры средней полосы Русской равнины (сосудистые растения). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 177 с.

- Рысин Л.П. Леса Подмосковья. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 256 с.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И. Эталонные леса, их значение и критерии выбора // Ботанический журнал. 1980. Т. 65. № 1. С. 133–140.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И. Лесные заповедные участки. М.: Агропромиздат, 1985. 168 с.
- Рысин Л.П., Савельева Л.И. Сосновые леса России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 290 с.
- Трошкова И.Ю., Трошков Н.Ю., Никитский Н.Б. Жу-желицы (Coleoptera, Carabidae) лесов приокской террасы в Серпуховском районе Московской области // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 2015. Т. 120. № 1. С. 26–34.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Федорчук В.Н., Егоров А.А., Гаубервилль К., Чернов И.М. Краткий определитель типов леса Ленинградской области. СПб: Арт Юнион, 2002. 36 с.
- Ханина Л.Г., Смирнов В.Э., Бобровский М.В. Оценка видового богатства растительных сообществ заповедника “Калужские засеки” на основе индексов Шеннона и Симпсона и чисел Хилла // Лесоведение. 2016. № 1. С. 65–73.
- Черненко Т.В. Влияние эколого-фитоценологических факторов на кислицу обыкновенную (*Oxalis acetosella* L.) // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. № 5. С. 59–66.
- Черненко Т.В. Реакция лесной растительности на промышленное загрязнение. М.: Наука, 2002. 190 с.
- Черненко Т.В., Морозова О.В., Беляева Н.Г., Пузаченко М.Ю. Современная организация лесных сообществ с участием широколиственных пород в зоне широколиственно-хвойных лесов (на примере Московской области) // Растительность России. 2018. № 33. С. 107–130.
- Черненко Т.В., Сулова Е.Г., Морозова О.В., Беляева Н.Г., Котлов И.П. Биоразнообразие лесов Московского региона // Экосистемы: экология и динамика. 2020. Т. 4. № 3. С. 61–144.
- Шутиков В.К., Розенберг Г.С. Оценка биоразнообразия: попытка формального обобщения // Количественные методы экологии и гидробиологии. Тольятти: СамНИЦ РАН, 2005. С. 91–129.
- Chytrý M., Otýpková Z. Plot sizes used for phytosociological sampling of European vegetation // Journal of Vegetation Science. 2003. V. 14. № 4. P. 563–570.
- Chytrý M. et al. European Vegetation Archive (EVA): an integrated database of European vegetation plots // Applied vegetation science. 2016. V. 19. № 1. P. 173–180.
- Guo Q. Ecosystem maturity and performance // Nature. 2005. V. 435. P. E6.
- Hennekens S.M., Schaminee J.H.J. TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data // Journal of Vegetation Science. 2001. V. 12. № 4. P. 589–591.
- Hyttborn H., Maslov A.A., Nazimova D.I., Rysin L.P. Boreal forests of Eurasia // Coniferous forests. Amsterdam, etc.: Elsevier, 2005. P. 23–99. (Ecosystems of the World, V. 6).
- Jongman R.H.G., Ter Braak C.J.F., van Tongeren O.F.R. Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. 299 p.
- McCune B., Mefford M.J. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data. Version 7. Gleneden Beach, Oregon: MjM Software Design, 2016. 34 p.
- Rodwell J.S. (ed.). British plant communities. V. 1. Woodlands and scrub. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1991. 395 p.
- Rodwell J.S., Mucina L., Pignatti S., Schaminée J.H.J., Chytrý M. European vegetation survey: The context of the case studies // Folia Geobot. et Phytotaxon. 1997. V. 32. № 2. P. 113–115.
- Schaminée J., Hennekens S., Chytrý M., Rodwell J. Vegetation-plot data and databases in Europe: An overview // Preslia. 2009. V. 81. № 3. P. 173–185.

## Biodiversity of the Native Forest Types in Strict Scientific Forest Reserves of the Moscow Region

A. A. Maslov\*

*Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences, Sovetskaya 21, Uspenskoe, Moscow region, 143030 Russia*

\*E-mail: amaslov@ilan.ras.ru

As a result of field surveys in strict scientific forest reserves of the Moscow region (boreal-nemoral zone), a relevés dataset was created for native forest types, including spruce, pine and broad-leaved forests. These relevés can be considered a “benchmark” of native forest communities in comparison with young, secondary and anthropogenically disturbed forests. The aim of the work is to determine the species diversity indicators for undisturbed (by logging or recreation) native forest communities in the main forest types in the Moscow region. Classification of relevés into syntaxa (forest types) was carried out according to the principles of the V.N. Sukachev’s school (based on habitat features and ecological species groups) with the further refinement of the results using detrended correspondence analysis (DCA). Biodiversity indicators (for area of 300 m<sup>2</sup>), such as the alpha diversity, the Shannon index, and the rank abundance curves were calculated for the first time for native undisturbed forest types of the Moscow region using a unified approach. The maximum species richness of the tree layer (A) was observed in mixed coniferous-broadleaved forest types – *Pineta com-*

*posita* (4.9) and *Piceeta composita* (4.4). The maximum species richness of the shrub layer (B2) was observed in *Piceeta composita* (6.1) and *Piceeta oxalidosa* forest type (5.3). The maximum species richness of the field layer (C) was observed in two nemoral spruce forest types – *Piceeta composita* and *Piceeta oxalidosa* (over 29). The maximum species richness of the bottom layer (D) was observed in *Vaccinium*-type pine forest (7.6). In general, the maximum species richness for a forest type (all layers) was observed in the nemoral spruce forest types – *Piceeta oxalidosa* and *Piceeta composita* (ca. 43) with the highest values of Shannon index (ca. 2.8), and the shape of rank abundance curve close to S-shaped. This shape of the curves is characteristic of mature natural communities.

**Keywords:** native forests, Moscow region, biodiversity, forest types, species richness, Shannon index, rank abundance curve.

**Acknowledgements:** The author is grateful to fellow members of the “scientific forest reserves study group”, Yu.V. Peterson, L.I. Savelyeva and E.S. Komissarov, as well as to Yu.E. Alexeev and E.A. Ignatova for help in problematic plant species identification and to S.M. Hennekens for providing the opportunity to work with the licensed version of TurboVeg.

## REFERENCES

- Alekhin V.V., *Rastitel'nost' i geobotanicheskiye rayony Moskovskoy i sopredel'nykh oblastey* (Vegetation and geobotanical regions of Moscow and adjacent regions), Moscow: Izd-vo MOIP, 1947, 71 p.
- Chernen'kova T.V., Morozova O.V., Belyayeva N.G., Puzachenko M.YU., *Sovremennaya organizatsiya lesnykh soobshchestv s uchastiyem shirokolistvennykh porod v zone shirokolistvenno-khvoynykh lesov* (na primere Moskovskoy oblasti) (Actual organization of forest communities with broad-leaved trees in broad-leaved-coniferous zone (with the Moscow region as an example)), *Rastitel'nost' Rossii*, 2018, No. 33, pp. 107–130.
- Chernen'kova T.V., *Reaktsiya lesnoy rastitel'nosti na promyshlennoye zagryazneniye* (Response of forest vegetation to industrial pollution), Moscow: Nauka, 2002, 190 p.
- Chernen'kova T.V., Suslova Ye.G., Morozova O.V. et al., *Bioraznoobrazie lesov Moskovskogo regiona* (Forest biodiversity of the Moscow region), *Ekosistemy: ekologiya i dinamika*, 2020, Vol. 4, No. 3, pp. 61–144.
- Chernen'kova T.V., *Vliyaniye ekologo-fitotsenoticheskikh faktorov na kislitsu obyknovennuyu (Oxalis acetosella L.)* (Influence of ecological and phytocenotic factors on wood sorrel (*Oxalis acetosella L.*)), *Byul. MOIP. Otd. biol.*, 1982, Vol. 87, No. 5, pp. 59–66.
- Chytrý M. et al., *European Vegetation Archive (EVA): an integrated database of European vegetation plots*, *Applied vegetation science*, 2016, Vol. 19, No. 1, pp. 173–180.
- Chytrý M., Otýpková Z., *Plot sizes used for phytosociological sampling of European vegetation*, *Journal of Vegetation Science*, 2003, Vol. 14, No. 4, pp. 563–570.
- Dyrenkov S.A., Fedorchuk V.N., Grigor'yeva S.O., *Vidovoye raznoobrazie rastitel'nykh soobshchestv korennykh tayezhnykh yel'nikov* (Species diversity of plant communities of native taiga spruce forests), *Ekologiya*, 1981, No. 2, pp. 26–33.
- Fedorchuk V.N., Yegorov A.A., Gaubervil' K., Chernov I.M., *Kratkiy opredelitel' tipov lesa Leningradskoy oblasti* (Brief guide to forest types in the Leningrad region), St. Petersburg: Art Yunion, 2002, 36 p.
- Guo, Q., *Ecosystem maturity and performance*, *Nature*, 2005, Vol. 435, p. E6.
- Hennekens S.M., Schaminee J.H.J., *TURBOVEG*, a comprehensive data base management system for vegetation data, *J. Veg. Sci.*, 2001, Vol. 12, No. 4, pp. 589–591.
- Hytteborn H., Maslov A.A., Nazimova D.I., Rysin L.P., *Boreal forests of Eurasia*, In: *Ecosystems of the World*, V. 6. Coniferous forests, Amsterdam, etc.: Elsevier, 2005, pp. 23–99.
- Il'inskaya S.A., Matveyeva A.A., Rechan S.P. et al., *Tipy lesa* (Forest types), In: *Lesa Zapadnogo Podmoskov'ya* (Forests of the Western Moscow region), Moscow: Nauka, 1982, pp. 20–150.
- Jongman R.H.G., ter Braak C.J.F., van Tongeren O.F.R., *Data analysis in community and landscape ecology*, Cambridge: Cambridge University Press, 1995, 299 p.
- Khanina L.G., Smirnov V.E., Bobrovskiy M.V., *Otsenka vidovogo bogatstva rastitel'nykh soobshchestv zapovednika "Kaluzhskiy zaseki" na osnove indeksov Shennona i Simpsona i chisel Khilla* (Species diversity of plant communities of Kaluga Zaseki Reserve: estimation based on Shannon and Simpson indices and Hill's numbers), *Lesovedeniye*, 2016, No. 1, p. 65–73.
- Konovalov N.A., *Tipy lesa podmoskovnykh opytnykh lesnichestv Ts.L.O.S.* (Types of forests of experimental forestries near Moscow Ts.L.O.S.), Moscow; Leningrad, 1929, 159 p.
- Kurnayev S.F., *Drobnoye lesorastitel'noye rayonirovaniye Nechernozemnogo tsentra* (Detailed forest regionalization of the Non-Chernozem center), Moscow: Nauka, 1982, 118 p.
- Kurnayev S.F., *Osnovnyye tipy lesa sredney chasty Russkoy ravniny* (The main forest types in the middle part of the Russian Plain), Moscow: Nauka, 1968, 355 p.
- Lesy Moskvy: Opyt organizatsii monitoringa* (Forests of Moscow: Experience in organizing monitoring), Moscow: Graal', 2001, 148 p.
- Lesy Severnogo Podmoskov'ya* (Forests of the Northern Moscow Region), Moscow: Nauka, 1993, 316 p.
- Lesy Vostochnogo Podmoskov'ya* (Forests of the Eastern Moscow Region), Moscow: Nauka, 1979, 184 p.
- Lesy Yuzhnogo Podmoskov'ya* (Forests of the Southern Moscow Region), Moscow: Nauka, 1985, 280 p.
- Lesy Zapadnogo Podmoskov'ya* (Forests of the Western Moscow region), Moscow: Nauka, 1982, 236 p.

- Lesnaya entsiklopediya* (Forest encyclopedia), Vol. 1, Moscow: Sov. entsiklopediya, 1985, 563 p.
- Magurran A.E., *Ekologicheskoye raznoobraziye i yego izmereniye* (Ecological diversity and its measurement), Moscow: Mir, 1992, 184 p.
- Maslov A.A., Dinamika fitotseno-ekologicheskikh grupp vidov i tipov lesa v khode prirodnykh suksessiy zapovednykh lesov tsentra Russkoy ravniny (Dynamics of ecological species groups and forest types during natural successions in Central Russia preserved forests), *Byul. MOIP. Otd. biol.*, 1998, Vol. 103, No. 2, pp. 34–43.
- Maslov A.A., *Kolichestvennyy analiz gorizonta'noy struktury lesnykh soobshchestv* (Quantitative analysis of horizontal structure of forest communities), Moscow: Nauka, 1990, 160 p.
- Maslov A.A., Logofet D.O., Joint population dynamics of *Vaccinium myrtillus* and *V. vitis-idaea* in the protected post-fire *Cladina-Vaccinium* pine forest. Markov model with averaged transition probabilities, *Biology Bulletin Reviews*, 2021, Vol. 11, No. 5, pp. 438–450.
- Maslov A.A., Monitoring bioraznoobraziya i protsessov prirodnoy dinamiki v zapovednykh lesnykh uchastkakh: programma i itogi rabot za 25 let (Monitoring of biodiversity and processes of natural dynamics in protected forest areas: Program and results of work for 25 years), In: *Struktura i funktsii lesov Yevropeyskoy Rossii* (Structure and functions of forests in European Russia), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2009, pp. 172–190.
- Maslov A.A., Razgranicheniye vidov berezy po forme list'yev: sravneniye diskriminantnykh metodov (Distinguishing between birch species by leaf shape: a comparison of two discriminant functions), *Lesovedenie*, 2021, № 5, pp. 523–530.
- Maslov A.A., Vetrenitsa dubravnyaya *Anemone nemorosa* L. v zapovednykh lesnykh uchastkakh Moskovskoy oblasti (Wood anemone *Anemone nemorosa* L. in strict scientific forest reserves of the Moscow region), In: *Vosstanovleniye i monitoring prirodnoy flory* (Restoration and monitoring of natural flora), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2010, pp. 85–91.
- McCune B., Mefford M.J., *PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data. Version 7*. Glenden Beach, Oregon: MjM Software Design, 2016, 34 p.
- Morozova O.V., Belyayeva N.G., Gnedenko A.Ye., et al., Sintaksonomiya i ekologiya chernool'shanikov Moskovskoy oblasti (Syntaxonomy and ecology of the Moscow region black alder communities), *Rastitel'nost' Rossii*, 2021, No. 42, pp. 42–62.
- Moskovskaya oblast': Atlas* (Moscow region: Atlas), Moscow: GUGK, 1979, 40 p.
- Mukhametova O.N., Sravnitel'naya kharakteristika ikhtio-planktona lagunnykh ozor yugo-vostochnoy chasti Sakhalina (Comparative characteristics of ichthyoplankton in lagoon lakes of the southeastern part of Sakhalin), *Voprosy ikhtiologii*, 2010, Vol. 50, No. 5, p. 685–695.
- Ogureyeva G.N., Miklyayeva I.M., Suslova Ye.G., Shvergunova L.V., *Rastitel'nost' Moskovskoy oblasti. Poyasnitel'nyy tekst k karte (m-b 1: 200000)* (Vegetation of the Moscow region. Explanatory text to the map (scale 1 : 200000)), Moscow: Ekor, 1996, 45 p.
- Otsenka i sokhraneniye bioraznoobraziya lesnogo pokrova v zapovednikakh yevropeyskoy Rossii* (Assessment and conservation of forest cover biodiversity in the reserves of European Russia), Moscow: Nauchnyy mir, 2000, 196 p.
- Rekomendatsii po vydeleniyu korennykh i proizvodnykh grupp tipov lesa lesnoy zony yevropeyskoy chasti RSFSR* (Recommendations for the identification of natural and secondary groups of forest types in the forest zone of the European part of the RSFSR), Moscow: VNIILM, 1982, 40 p.
- Rodwell J.S. (ed.). *British plant communities. Vol. 1. Woodlands and scrub*, Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1991, 395 p.
- Rodwell J.S., Mucina L., Pignatti S., Schaminée J.H.J., Chytrý M., European vegetation survey: The context of the case studies, *Folia Geobot. et Phytotaxon.*, 1997, Vol. 32, No. 2, pp. 113–115.
- Rysin L.P., *Konspekt lesnoy flory sredney polosy Russkoy ravniny (sosudistyye rasteniya)* (Synopsis of the forest flora of the middle zone of the Russian Plain (vascular plants)), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2009, 177 p.
- Rysin L.P., *Lesa Podmoskov'ya* (Forests near Moscow), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2012, 256 p.
- Rysin L.P., *Lesnaya tipologiya v SSSR* (Forest typology in the USSR), Moscow: Nauka, 1982, 217 p.
- Rysin L.P., Savel'yeva L.I., Etalonnyye lesa, ikh znachenkiye i kriterii vybora (Reference forests, their meaning and selection criteria), *Botanicheskiy zhurnal*, 1980, Vol. 65, No. 1, pp. 133–140.
- Rysin L.P., Savel'yeva L.I., *Lesnyye zapovednyye uchastki* (Strict scientific forest reserves), Moscow: Agropromizdat, 1985, 168 p.
- Rysin L.P., Savel'yeva L.I., *Sosnovyye lesa Rossii* (Pine forests of Russia), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2008, 290 p.
- Rysin L.P., Tipy lesa Vostochnogo Podmoskov'ya (Forest types in the Eastern Moscow Region), In: *Lesa Vostochnogo Podmoskov'ya* (Forests of the Eastern Moscow Region), Moscow: Nauka, 1979, pp. 39–125.
- Schaminée J., Hennekens S., Chytry M., Rodwell J., Vegetation-plot data and databases in Europe: An overview, *Preslia*, 2009, Vol. 81, No. 3, pp. 173–185.
- Shitikov V.K., Rozenberg G.S., Otsenka bioraznoobraziya: popytka formal'nogo obobshcheniya (Biodiversity assessment: an attempt of a formal generalization), In: *Kolichestvennyye metody ekologii i gidrobiologii* (Quantitative methods in ecology and hydrobiology), Tol'yatti: Samarskiy NTS RAN, 2005, pp. 91–129.
- Troshkova I.Yu., Troshkov N.Yu., Nikitskiy N.B., Zhuzhelitsy (Coleoptera, Carabidae) lesov priokskoy terrasy v Serpukhovskom rayone Moskovskoy oblasti (Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of prioksk terrace forests in the Serpukhov district of the Moscow region), *Byul. MOIP. Otd. biol.*, 2015, Vol. 120, No.1, pp. 26–34.
- Whittaker R.H., *Communities and ecosystems*, Moscow: Progress, 1980, 327 p.
- Chytrý M. et al., European Vegetation Archive (EVA): an integrated database of European vegetation plots, *Applied vegetation science*, 2016, Vol. 19, No. 1, pp. 173–180.

УДК 63\*630\*181.351

## ЦЕНОТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ДОЛГОВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА МАССИВА “ВЕПСКИЙ ЛЕС”<sup>1</sup>

© 2022 г. Е. В. Шорохова<sup>a, b, \*</sup>, А. А. Корепин<sup>a</sup>, Е. А. Капица<sup>a</sup>, Г. В. Березин<sup>a</sup>,  
А. А. Шорохов<sup>c</sup>, М. А. Шорохова<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова,  
Институтский пер., д. 5, Санкт-Петербург, 194021 Россия

<sup>b</sup>Институт леса КарНЦ РАН, ул. Пушкинская, д. 11, Петрозаводск, Республика Карелия, 185910 Россия

<sup>c</sup>ООО “ИКЕА Индастри Тихвин”, Шведский проезд, д. 15, Тихвин, Ленинградская обл., 187556 Россия

\*E-mail: shorohova@es13334.spb.edu

Поступила в редакцию 26.12.2021 г.

После доработки 19.02.2022 г.

Принята к публикации 07.06.2022 г.

В свете проблемы сохранения устойчивости наземных экосистем в условиях изменения климата особенно важно понимание механизмов поддержания биоразнообразия в массивах эталонных лесов, не затронутых хозяйственной деятельностью. Целью работы являлся синтез комплексных многолетних исследований структурно-функционального разнообразия и динамики массива коренных среднетажных лесов “Вепсский лес”. В задачи входил анализ: 1) режима естественных нарушений; 2) представленности биогеоценозов различных форм динамики, сопряженных с разными лесорастительными условиями, а также ветровальных окон; 3) возрастной структуры лесов массива; 4) динамики породного состава, запаса древесины, числа деревьев, крупных древесных остатков, естественного возобновления и отпада древостоя в массиве в целом и по типам биогеоценозов; 5) факторов, определяющих специфику пространственно-временной организации изучаемого лесного массива. Решение поставленных задач возможно лишь в рамках комплексного подхода. Использовали данные аэрофотосъемки, описаний на трансектах, маршрутных обследований, картирования состава и возрастной структуры лесов, типов местообитаний и почв, а также описаний на регулярно заложенных постоянных круговых пробных площадях фиксированного радиуса. Повторяемость и интенсивность ветров обуславливает структурное разнообразие и динамику изучаемого лесного массива. В свою очередь, ценотическое разнообразие массива определяет интенсивность ветровальных нарушений, характер и скорость восстановления сообществ после них. Преобладающие по площади ельники на дренированных местообитаниях подвержены ветровалам средней и сильной интенсивности – 19% их общей площади составляют ветровальные окна. В большинстве своем (43%) они имеют относительно разновозрастную структуру с преобладанием возрастного поколения 161–200 лет. Древостои, имеющие абсолютно разновозрастную структуру (15%), приурочены к недостаточно дренированным местообитаниям. Средний запас древостоев массива с 1991 по 2019 гг. уменьшился на 15% (с 321 до 274 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>) в результате ветровалов. Запас крупных древесных остатков, представленных, в основном, валежом и зависшими деревьями, составил в среднем 71% от запаса живых деревьев. Его вариация отражала фазы динамики древостоя в связи с ветровальными нарушениями. Число биогеоценозов, находящихся в фазе стабилизации, уменьшилось, в том время как доля биогеоценозов, находящихся в дигрессионных и демулационных фазах динамики, увеличилась. Преобладает “верховой” отпад, т.е. отмирают, в основном, более крупные деревья. Среднегодовой отпад на момент последнего учета составил 3.5% от общего запаса древостоя. Доля ели в составе древостоев массива остается достаточно стабильной. Результаты многолетних исследований в массиве “Вепсский лес” могут быть использованы для решения множества задач, в том числе для разработки оптимальных сценариев ведения лесного хозяйства, а также для сохранения и/или восстановления биоразнообразия в управляемых лесах.

*Ключевые слова:* старовозрастные леса, девственные леса, ельники, возрастная структура древостоев, режим нарушений, естественное возобновление, отпад.

DOI: 10.31857/S0024114822060109

Коренные леса, развивающиеся без существенного воздействия человека в течение време-

ни, сопоставимого с предельным биологическим возрастом преобладающей древесной породы, являются эталонами устойчивых лесных сообществ (Сукачев, Дылис, 1964; Дыренков, 1984; Пугачевский, 1992; Frelich, Reich, 2003; Potapov et al.,

<sup>1</sup> Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (22-26-00177).

2017; Watson et al., 2018). Вне зависимости от географического положения и флористического состава такие леса представляют собой множество несинхронно развивающихся элементов подвижной мозаично-ярусной структуры (patch mosaic) (Коротков, 1991; Бекмансуров и др., 2004; Manabe et al., 2009; Chambers et al., 2013; Král et al., 2014; Martin et al., 2018). Мозаики разных уровней качественно различаются по составляющим их компонентам, структуре, ведущим факторам и формам динамики, степени экологической однородности и характерному времени протекания ведущих процессов (Мазинг, 1988; Юрцев, 1992; Маслов, 1990; Spies, Turner, 1999; Trotsiuk et al., 2014; Meigs et al., 2017). Понимание естественных процессов, действующих внутри лесных сообществ разных уровней с оценкой их устойчивости к внешним воздействиям, – необходимое условие при планировании хозяйственной деятельности, нацеленной на сохранение всех экосистемных функций леса (Пугачевский, 2013; Лукина и др., 2020; Gauthier et al., 2021).

Структура и динамика относительно простого по видовому составу древесного яруса и сложных по структуре коренных таежных лесов хорошо исследована на уровне отдельных биогеоценозов (БГЦ) (Дыренков, 1984; Пугачевский, 1992; Shorohova et al., 2009, 2011; Martin et al. 2018, 2021). Лесной массив – пространственно единый комплекс лесных биогеоценозов на территории, однородной в ландшафтном и хозяйственно-историческом отношении (Федорчук и др., 2012), – остается наименее изученным объектом в иерархическом ряду лесных экосистем (Федорчук и др., 2012; Venier et al., 2018; Martin et al., 2021). Как в классических, так и в современных работах подчеркивается, что понятия “девственный”, “коренной”, “старовозрастный лес” корректнее относить не к отдельным БГЦ, а к лесным массивам (Морозов, 1930; Leibungut, 1982; Громцев, 2007; Martin et al., 2020, 2021). Выявление режимов естественных нарушений – событий, разрушающих или изменяющих структуру экосистемы, сообщества или популяции, изменяющих доступность ресурсов или субстрата или трансформирующих физическую среду (Pickett, White, 1985), – возможно только на уровне лесного массива (Shorohova et al., 2022). Последними достижениями лесной науки и в некоторой степени практики являются системы лесного хозяйства, направленные на сохранение устойчивого функционирования социально-экологических систем в условиях глобального изменения климата – ecosystem forest management с употребляемыми реже синонимами resilient forest management и adaptive forest management. Эти системы предполагают адаптацию к режимам нарушений и ведение лесного хозяйства на уровне лесного массива (Messier et al., 2013; Gauthier et al., 2021; Shorohova et al., 2022).

Режим нарушений, биоразнообразие, устойчивость и динамику естественно развивающихся лесных массивов характеризуют по ряду показателей. Для описания режима нарушений лесного массива используют следующие параметры: а) вид нарушения (пожар, ветровал, усыхание древостоев в результате воздействия насекомых и др.); б) пространственные характеристики (площадь нарушения, произошедшего за одно событие или за определенный период; пространственное распределение и сопряженность нарушенных структурных элементов, в связи с, например, экотопическими условиями); в) временные характеристики (частота нарушений, выражаемая как число событий за единицу времени; интервал между нарушениями); г) специфичность нарушения (по видовому составу, по сукцессионному состоянию экосистем, по элементам рельефа); д) величина нарушения (severity, степень нарушенности экосистемы) и др. (Pickett, White, 1985; Громцев, 2007; Shorohova et al., 2021).

Группа показателей, характеризующих структурно-динамическое разнообразие массива, включает площадь и пространственное расположение различных БГЦ и структурных элементов, например, “окон” – прорывов в пологе леса (McCarthy, 2001; Shorohova et al., 2011; Федорчук и др., 2012). Выделяют БГЦ, различающиеся по видовому составу растительных сообществ, пространственной структуре, сукцессионному состоянию и др. Распределение общей площади окон по размерам и времени образования может использоваться для реконструкции параметров прошлых нарушений и описания динамических процессов, выраженных на уровне комплекса лесных биогеоценозов. Возрастная структура основных лесообразующих пород характеризует динамическое состояние и устойчивость лесного массива, степень равномерности или дискретности возобновительного процесса в целом по массиву (Дыренков, 1984; Пугачевский, 1992). Общее количество, породный состав и состояние подроста отражают специфику возобновительного процесса и реакции экосистем различного динамического состояния на нарушения.

Динамика лесного массива описывается изменением общего запаса древесины, средних величин запаса на гектар и среднего возраста и их пространственной изменчивости, породного состава древостоев, структуры популяций, а также изменением соотношения разного рода структурных единиц (Федорчук и др., 1998, 2012). Запас и структурное разнообразие крупных древесных остатков (КДО) отражают историю развития массива и слагающих его БГЦ (Федорчук и др., 2011; Шорохова и др., 2021). Их характеристики в совокупности с характеристиками сообществ живых организмов, связанных с ними на всех этапах их разложения, рассматриваются как один из пока-

зателей устойчивости лесных экосистем (Устойчивость лесов ..., 2018).

Целью работы является синтез комплексных многолетних исследований структурно-функционального разнообразия и динамики массива коренных среднетаежных лесов “Вепсский лес”. В задачи входил анализ: 1) режима естественных нарушений; 2) представленности БГЦ различных форм динамики, сопряженных с разными лесорастительными условиями, а также ветровальных окон; 3) возрастной структуры лесов массива; 4) динамики породного состава, запаса древесины, числа деревьев, крупных древесных остатков (КДО), естественного возобновления и отпада древостоя в массиве в целом и по типам БГЦ; 5) факторов, определяющих специфику пространственно-временной организации изучаемого лесного массива. На основании литературных данных и ранее полученных результатов исследования массива “Вепсский лес” была сформулирована основная рабочая гипотеза. Предполагали, что ценотическое разнообразие массива, выраженное как площадное соотношение структурных единиц – древостоев различного динамического состояния (вариантов возрастной структуры и фаз возрастной циклической динамики), сопряженных с различными лесорастительными условиями, – определяет характер, направление и скорость сукцессионных процессов. Работа продолжает серию публикаций по результатам долговременных исследований в резервате “Вепсский лес”. Данные, представленные в статье, дополняют наблюдения ученых по ряду показателей (Федорчук и др., 1998, 2002, 2011, 2012, 2014; Березин и др., 2020; Корепин и др., 2020) и включают новые показатели, связанные с характеристикой КДО (Шорохова и др., 2021).

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

В качестве объекта исследования выбран лесной массив, находящийся в резервате “Вепсский лес” одноименного природного парка, расположенного в Балтийско-Белозерском таежном районе (60°12'19.8" N 35°08'04.7" E, площадь 889 га, рис. 1). Массив находится на высоте 220–260 м над уровнем моря, на приподнятом участке древнего карбонового плато (Федорчук и др., 1998). Среднегодовая температура составляет +2.8°C (1950–2021), среднегодовое количество осадков – 750 мм. На территории исследуемой части резервата, на площади около 600 га сохранились неза тронутые хозяйственной деятельностью естественно развивающиеся преимущественно еловые леса; около 300 га занимают болотные экосистемы (Федорчук и др., 2012). На XII-ом международном ботаническом конгрессе в Ленинграде в 1975 году лесной массив резервата “Вепсский лес” признан эталоном природы средней тайги. В лесном массиве преобладают относительно разновозрастные

еловые леса на дренированных и недостаточно дренированных почвах на моренных суглинках и двучленных наносах (серии типов леса – черничная, долгомошно-черничная), заболоченные торфянистые и болотно-торфяные почвы (серии типов леса – сфагново-черничная, сфагново-майниковая). Возраст основного поколения еловых древостоев достигает 200–300, а отдельных деревьев – более 400 лет (Федорчук и др., 1998).

Режим ветровальных нарушений изучали на основании данных аэрофотосъемки, описаний на трансектах и маршрутных обследований по просекам и визирным линиям. Число и давность пожаров реконструировали с помощью дендрохронологических методов: 1) анализа радиального прироста деревьев и 2) реконструкции пожаров по пожарным подсушинам.

Представленность различных БГЦ изучали на основании результатов картирования состава и возрастной структуры лесов, типов местообитаний и почв, а также по материалам наблюдений на 74-х регулярно заложенных постоянных круговых пробных площадях (КПП) фиксированного радиуса (17.85 м). Представленность ветровальных окон определяли на основании анализа спектрозональных аэрофотоснимков разных лет и учетов на трансектах.

Естественную динамику породного состава и запаса древостоя, естественного возобновления, КДО и древесного отпада в массиве в целом и по типам БГЦ, а также породную и возрастную структуры популяций лесообразующих древесных пород изучали по данным учетов на КПП. 74 КПП (каждая площадью 0.1 га) были заложены в 1991 году в еловых (ель европейская (*Picea abies* (L.) Karst), ель финская (*P. fennica* (*P. abies* × *P. obovata* Ledeb.)) и смешанных древостоях, имеющих значительное участие ели (более 30% по запасу) (рис. 1). Для КПП определяли тип леса, вариант возрастной структуры и фазу динамики древостоя. Выделяли условно одновозрастные (УО), относительно разновозрастные (ОР) и абсолютно разновозрастные (АР) древостои (Дыренков, 1984). Вариант возрастной структуры древостоя определяли на характерных участках вблизи пробных площадей глазомерно с уточняющим бурением отдельных деревьев. Отнесение БГЦ к одному из вариантов возрастной структуры имело предварительный характер и требовало дальнейшего уточнения. Фаза зрелости (ФЗ) характеризовалась относительно стабильной величиной запаса древостоя, а также равной вероятностью основных видов отпада (сухостоя или ветровала-бурелома). В фазе дигрессии (ФД1) наблюдалось уменьшение общего запаса древостоя за счет увеличения величины отпада (более 2–3% запаса древостоя в год), преобладание “верхового” отпада (более крупномерных деревьев). В конце



**Рис. 1.** Расположение объекта исследований и регулярно заложенных постоянных круговых пробных площадей (КПП) в рамках квартальной сети. На схеме показано пространственное расположение биогеоценозов, находящихся в разных фазах сукцессионной динамики древостоя по данным инвентаризации 2018–2019 гг. ФС – фаза стабилизации, ФД – фаза дигрессии с двумя подфазами – дигрессии запаса (ФД1) и активного формирования нового поколения древостоя (ФД2), ФН – фаза нарастания запаса.

фазы (ФД2) характерно преобладание в отпаде ветровальных и буреломных стволов, неоднородность полога крон деревьев (обилие “окон”), интенсивное появление и активное развитие подроста. Для фазы нарастания запаса характерно увеличение прироста и запаса древостоя, “низовой” отпад (преобладают тонкомерные деревья) преимущественно в виде сухостоя с небольшим объемом (1.0–1.5% от запаса древостоя в год), высокая сомкнутость древостоя, незначительная численность и медленное развитие подроста (Федорчук и др., 2011).

Характеристики древостоя получены с использованием стандартных методов таксации на основании перечетов деревьев по породам и элементам леса (ярусам) и (или) возрастным группам через каждые пять лет. Возрастное поколение деревьев определяли глазомерно, с уточняющим бурением 2–3 деревьев у шейки корня. Высоту

древостоя элемента леса (возрастного поколения каждой древесной породы) определяли по графику высот, построенному по результатам измерения высоты и диаметра 25–55 деревьев. Запас древесины рассчитывали по объемным таблицам по ступеням толщины и разрядам высот. Естественное возобновление и КДО учитывали на двух перпендикулярных трансектах шириной два (четыре для КДО) метра, проходящих через центры пробных площадей. Анализировали все экземпляры древесных растений основных лесобразующих пород, попадающие в границы трансекты по следующим категориям размерности по высоте: до 0.05 м, 0.06–0.25 м, 0.26–0.5 м, 0.51–1.5 м, более 1.5 м. По внешним признакам особи подразделяли на две категории: жизнеспособные и нежизнеспособные. КДО учитывали по породам, положению (сухостой, валеж, зависшие стволы и пни) и классам разложения.

Более подробно методики описаны в публикациях Федорчука с соавторами (1998, 2012) и Шороховой с соавторами (2021).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Режим естественных нарушений.** На территории лесного массива преобладающим видом нарушений являются ветровалы, приводящие к варьирующей во времени и пространстве оконной динамике лесов. На аэрофотоснимках разных лет не отмечено заметных прорывов в древесном пологе до 1980-х годов. В то же время возрастная структура массива, а именно значительная общая доля условно разновозрастных древостоев одного возрастного поколения предположительно отражает влияние сильных ветровалов, произошедших в период с 1800 по 1830 гг. (Федорчук и др., 2002). Начало очередного периода активизации ветровальных нарушений отмечено в 1982 г. Образовавшиеся в 1980–1990-х годах ветровальные окна увеличились в последующие десятилетия, отмечено увеличение размера существующих и появление новых прорывов в древесном пологе. В целом в массиве преобладают ветровалы средней интенсивности. Пространственное расположение окон отражает направление наиболее сильных ветров – большинство окон вытянуты с северо-запада на юго-восток. Наибольшая площадь окон отмечена в еловых древостоях, однако их относительная площадь максимальна в осинниках, где она достигает 55% площади, тогда как для ельников эта величина составляет 14%. Наиболее уязвимыми к ветровалам оказались ельники черничные: 19% их площади составляют окна. Более половины крупных (более 0.25 га) окон также приурочено к ельникам черничным. Наиболее подвержены ветровалам относительно разновозрастные (16% их площади) и условно разновозрастные (12%) ельники; в абсолютно разновозрастных древостоях окна занимают около 10% площади (Федорчук и др., 2012). Пожары 1869 и 1952 гг., зарегистрированные вблизи озер, носят локальный характер (Федорчук и др., 2012). В последние годы наблюдаются куртины усыхания елей.

Ветровальная динамика, наблюдаемая в массиве “Вепский лес”, характерна для таежных лесных массивов с преобладанием ельников (Скворцова и др., 1983; Георгиевский, 1992; Пугачевский, 1992; Сукцессионные процессы ..., 1999). Отрывочные сведения об интервале между ветровальными нарушениями в таежных лесах свидетельствуют о его высокой вариабельности (Смолоногов, 1995; Waldron et al., 2013; De Grandpré et al., 2018). Интенсивность ветровалов также отличается вариабельностью в зависимости от взаимодействия между скоростью ветра, топографией и почвенными условиями, историей нарушений и характеристиками древостоев и лесных

ландшафтов (Скворцова и др., 1983; Everham, Brokaw, 1996; Ruel, 2000; Ulanova 2000; Saad et al., 2017). Во многих работах отмечается, что ветровалы средней интенсивности являются характерной чертой сообществ коренных таежных лесов (Сукцессионные процессы ..., 1999; Girard et al., 2014).

Идея подражания природе и ведения лесного хозяйства в соответствии с режимами естественных нарушений широко обсуждается (Attiwill, 1994; Kuuluvainen, 2002; Gauthier et al., 2009). В вовлеченных в хозяйственный оборот лесных массивах с преобладанием ветровальных нарушений средней интенсивности наиболее перспективным представляется сочетание сплошного лесного хозяйства с применением выборочных, в том числе оконных (группово-выборочных) рубок, а также лесное хозяйство, нацеленное на сохранение лесной среды – variable retention felling (Shorohova et al., 2008; Koivula et al., 2014; Крышень и др., 2020). Поддержание ценотического разнообразия и устойчивости лесов при этом достигается определенным сочетанием на уровне лесного массива участков с различными режимами, интенсивностью и сроками хозяйственного вмешательства. Так, для наименее дренированных участков, в частности, чернично-сфагновых, майничково-сфагновых и долгомошно-черничных серий типов леса, следует выбирать самый жесткий режим ограничений по рубкам, ориентируясь в первую очередь на формирование в таких лесорастительных условиях наибольшей разновозрастности и пространственной неоднородности древостоев. Напротив, на дренированных участках, прежде всего, на вершинах холмов, перспективен вариант мелкоконтурных, сплошных (котловинных) рубок. При этом сроки их проведения должны быть максимально разнесены по десятилетним периодам для получения в долгосрочной перспективе равномерного распределения древостоев по группам возраста. Между двумя описанными крайними вариантами возможны выборочные формы хозяйства, представленность которых будет определяться степенью ландшафтной неоднородности лесного массива, а также целевым уровнем его устойчивости и структурного разнообразия.

**Структура и разнообразие БГЦ.** В исследуемом массиве преобладают ельники (82% – по данным лесоустройства и 99% – по данным учетов на КПП). При лесоустройстве выделены также сосняки (16%) и березняки (1%). Осинники составляют 1%.

Преобладающие в исследуемом массиве ельники на дренированных местообитаниях подвержены ветровалам средней интенсивности и в большинстве имеют относительно разновозрастную структуру (43%) с преобладанием поколения 161–200 лет (рис. 2). Древостои, имеющие абсо-

**Таблица 1.** Количество КПП (шт.) по изменению запаса древостоя

Изменение запаса, %	Годы учета				
	1991–1997	1997–2001	2001–2008	2008–2013	2013–2019
≤-10	7	12	14	16	22
≥+10	4	6	9	16	14
от -10 до +10	63	56	51	42	38

**Таблица 2.** Распределение КПП по фазам динамики БГЦ в резервате “Вепский лес” за период с 1991 по 2019 годы учета

Годы учета	Количество КПП по фазам динамики		
	1991–1992	2007–2008	2018–2019
Фаза стабилизации	46	32	17
Фаза дигрессии	14	14	14
Фаза дигрессии-2	0	13	25
Фаза нарастания	14	15	18

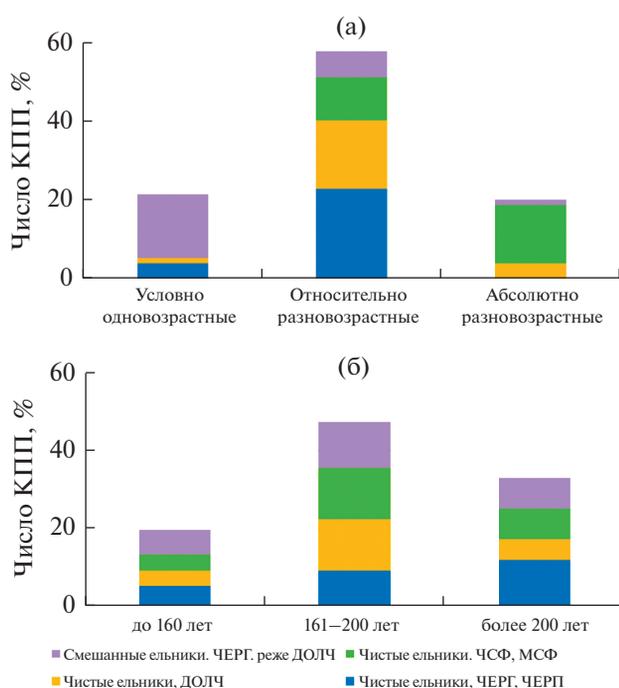
лютно разновозрастную структуру (15%), приурочены к недостаточно дренированным местообитаниям. Результаты, характеризующие представленность БГЦ разной возрастной структуры древостоя (рис. 2), полученные по материалам КПП, мало отличаются от материалов картирования (Фе-

дорчук и др., 2012). Вопрос о вероятности смены варианта возрастной структуры в процессе возрастной динамики БГЦ в исследуемом лесном массиве остается открытым до следующего учетного периода.

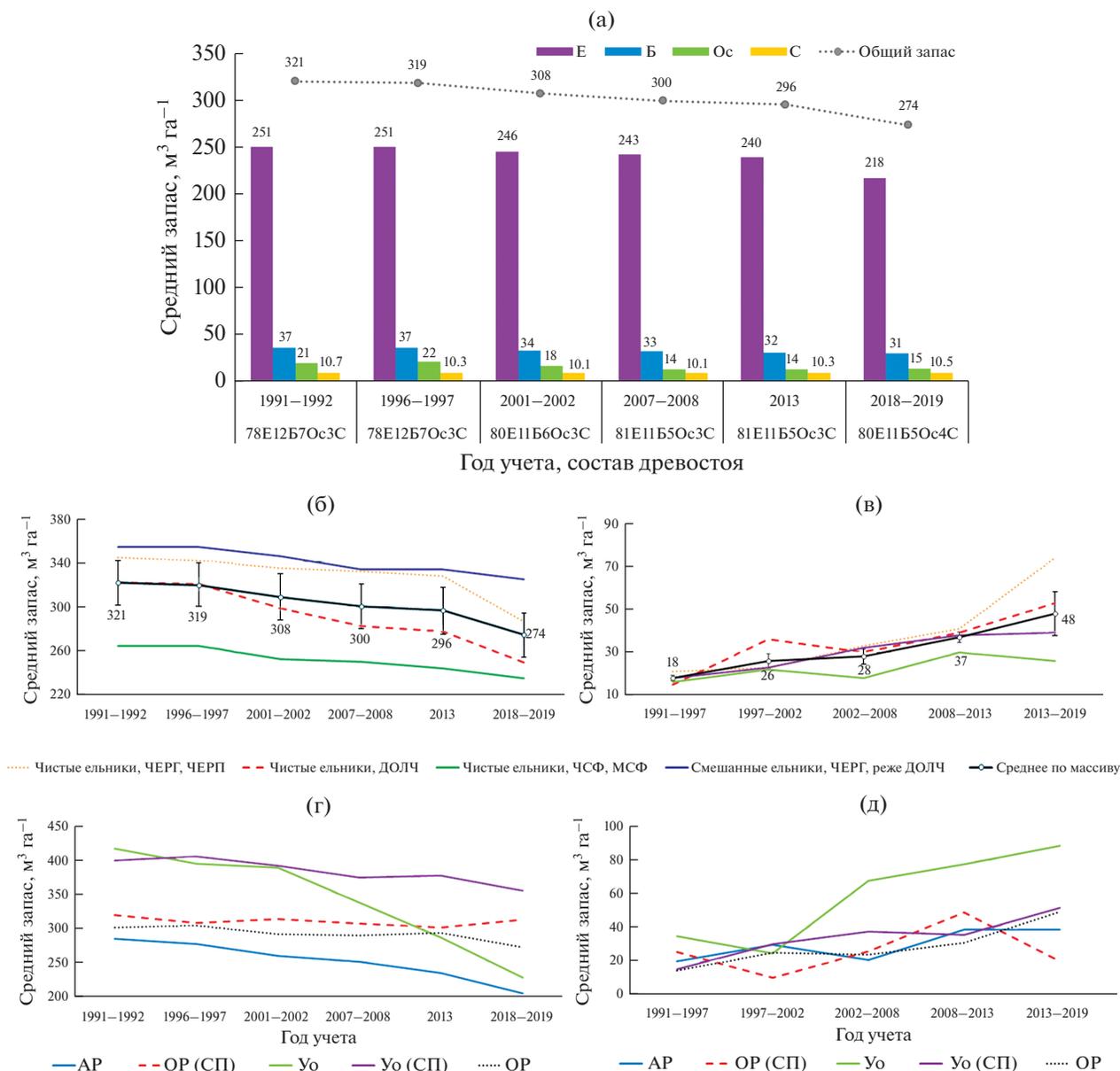
Породный состав древостоев массива и преобладание ели обуславливает породный состав КДО, представленный в основном елью: на долю березы, осины и сосны приходится в совокупности не более 12% от общего объема КДО. Интересно, что запас КДО, составляющий в среднем  $195 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$  (71% от запаса живых деревьев) и варьирующий от 30 до  $532 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ , отражает фазы динамики древостоя в связи с ветровальными нарушениями. Ветровальная динамика древостоев массива резервата “Вепский лес” обуславливает также структуру пула КДО, который представлен в основном валежом и зависшими деревьями. Более высокие объемы КДО в древостоях черничного типа леса, по сравнению с древостоями долгомошно-черничного и чернично-сфагнового типов леса, и в древостоях, находящихся в фазе дигрессии запаса, по сравнению с древостоями фаз стабилизации и нарастания запаса, отражают особенности возрастной динамики древостоев массива в связи с нарушениями (Шорохова и др., 2021).

**Динамика.** Анализ многолетней динамики состояния массива показывает уменьшение среднего запаса древостоев массива на 15% (табл. 1, рис. 3). Произошло также изменение соотношения площадей древостоев, находящихся в разных фазах возрастной циклической динамики (табл. 2).

Общее уменьшение среднего запаса древостоя в первую очередь связано с устойчивым снижением запаса ели, особенно усилившимся в последние годы (рис. 3). Сравнение среднего диаметра живых и перешедших в категорию “отпад” деревьев позволяет сделать вывод о преобладании в массиве “верхового” отпада (табл. 3). Процесс перехода деревьев из категории “живые” в категорию “отпад” ускорился в последние годы, о чем свидетельствует рост величины среднегодового отпада, который на момент последнего учета составил 3.5% от общего запаса древостоя (табл. 4), а также изменение формы распределения деревьев по диаметру – сглаживания пиков и приближение формы кривой к экспоненциальной (рис. 4). Вместе с тем доля ели в составе древостоев масси-



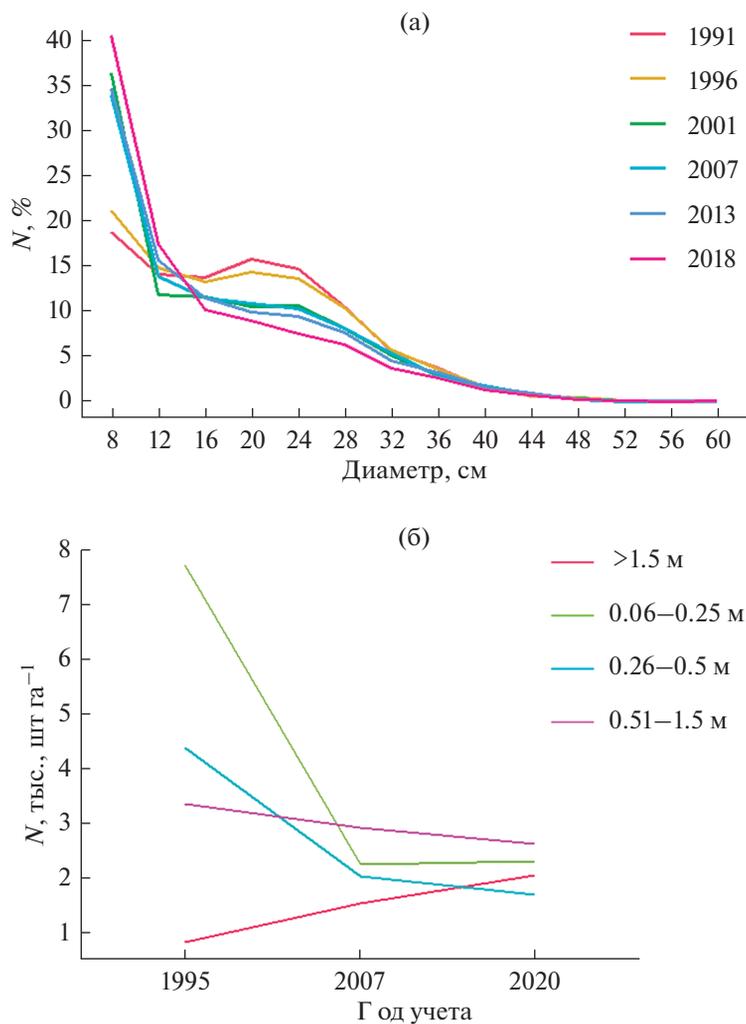
**Рис. 2.** Ценоотическое разнообразие лесного массива “Вепский лес”. (а) Распределение биогеоценозов по вариантам возрастной структуры древостоя и типам леса, (б) Распределение биогеоценозов по возрасту основного поколения ели и типам леса.



**Рис. 3.** Динамика (а) среднего запаса древостоя по породам, среднего запаса (б, г) и отпада (в, д) древостоя в зависимости от лесорастительных условий (б, в) и вариантов возрастной структуры древостоя (г, д) в массиве “Вепский лес” с 1991 по 2019 год, м³ га⁻¹. Е – Ель (*Picea abies* (L.) Н. Karst), Б – Береза (*Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh.), Ос – Осина (*Populus tremula* L.), С – Сосна (*Pinus sylvestris* L.). ДОЛЧ – долгомошно-черничные; ЧЕРГ – черничные типы леса на дренированных суглинках и двучленных наносах, ЧЕРП – то же на дренированных песках и супесях; ЧСФ – чернично-сфагновые; МСФ – майниково-сфагновые типы леса. АР – абсолютно разновозрастные; ОР (СП) – относительно разновозрастные, смена пород; Уо – условно одновозрастные; Уо (СП) – условно одновозрастные, смена пород; ОР – относительно разновозрастные.

ва остается достаточно стабильной (рис. 3). Устойчивость положения ели подтверждается фактом значительного увеличения числа новых деревьев, пополняющих пересчетную часть древостоя после учета 1996 г. (рис. 4) за счет интенсивного процесса естественного возобновления после периода ветровалов в 1980-х – начале 1990-х годов (Федорчук и др., 2012).

Отмечено влияние сильных ветров в конце 20-го века на динамику других малонарушенных лесных массивов. В этот период средний запас ельников и всех древостоев массивов Центрально-Лесного и Висимского заповедников и части национального парка “Водлозерский” уменьшался, а площадь еловых лесов первых двух классов возраста увеличивалась (Федорчук и др., 2012).



**Рис. 4.** Динамика (а) количества деревьев ели (*Picea abies* (L.) Н. Karst) по ступеням толщины (%) и (б) естественного возобновления по группам высот в резервате “Вепский лес” с 1991 по 2019 гг.  $N$  – число особей.

**Таблица 3.** Средний диаметр (см) деревьев в массиве “Вепский лес” в разные учетные периоды

Порода	Категория	Год учета					
		1991–1992	1996–1997	2001–2002	2007–2008	2013	2018–2019
		средний диаметр, см					
Ель	Живые	19.4	19.1	17.0	17.2	16.9	15.6
	Отпад	–	19.1	19.4	20.0	20.1	21.6
Береза	Живые	25.0	25.5	25.1	24.3	23.6	22.0
	Отпад	–	20.9	26.4	23.9	25.1	26.1
Осина	Живые	43.5	44.4	42.7	35.2	36.7	39.1
	Отпад	–	46.7	51.6	58.0	61.3	–
Сосна	Живые	39.0	38.4	39.9	40.3	41.6	42.3
	Отпад	–	38.7	40.0	–	34.0	32.0

Примечание. Ель (*Picea abies* L.), береза (*Betula pendula*), осина (*Populus tremula* L.), сосна (*Pinus sylvestris* L.).

**Таблица 4.** Распределение объема древесного отпада ( $\text{м}^3 \text{га}^{-1}$ ) по породам в массиве “Вепский лес” в разные учетные периоды

Порода	Год учета				
	1991–1997	1997–2002	2002–2008	2008–2013	2013–2019
	древесный отпад, $\text{м}^3 \text{га}^{-1}$				
Ель	13	18	20	31	44
Береза	3	4	3	4	3
Осина	1	4	5	2	0
Сосна	1	0	0	0	0
Итого	18	26	28	37	48

Примечание. Ель (*Picea abies* L.), береза (*Betula pendula*), осина (*Populus tremula* L.), сосна (*Pinus sylvestris* L.).

Наблюдается снижение численности мелкого подроста и увеличение численности крупного подроста ели (рис. 4; Березин и др., 2020). Таким образом, динамика естественного возобновления ели обеспечивает непрерывное пополнение материнского древостоя новыми деревьями.

Вышеперечисленные особенности характерны для лесных сообществ, находящихся на заключительных стадиях фазы дигрессии (Федорчук и др., 2011). По всей видимости, фаза дигрессии запаса в настоящее время выражена не только на уровне отдельных БГЦ, но и на уровне лесного массива в целом. Тем не менее, наличие лесных сообществ, находящихся в демутиационных фазах, позволяет судить о разнонаправленности динамических процессов на уровне массива (Корепин и др., 2020). Дальнейшее снижение запаса древостоев массива, вероятно, продолжится в ближайшие годы; на это указывает достаточно высокая доля древостоев с возрастом основного поколения старше 160–180 лет (рис. 2). Тенденция к увеличению количества пробных площадей с древостоями, постепенно переходящими в стадию нарастания запаса (табл. 2, рис. 1), может сохраниться за счет активизации процессов возобновления, формирования новых поколений на месте последних нарушений. Далее, по мере увеличения доли древостоев демутиационных фаз в структуре массива, наблюдаемое в последние годы снижение среднего по массиву запаса, возможно, замедлится. Со временем переход этих древостоев в фазу активного роста, предположительно, выразится в увеличении среднего по массиву запаса.

Ценотическое разнообразие массива определяет характер его долговременной динамики (рис. 3). Так, динамика запаса древостоев и интенсивность отпада деревьев наиболее выражены в ельниках черничного и долгомошно-черничного типов. Наиболее стабильными оказываются низко продуктивные заболоченные чернично-сфагновые и майниково-сфагновые ельники и

продуктивные БГЦ со смешанным составом древостоя (рис. 3б, 3в).

Структурное разнообразие ценозов является одним из механизмов поддержания их устойчивости и адаптации к существующему режиму естественных нарушений. Наиболее стабильными по динамике древесного запаса оказались относительно разновозрастные и смешанные по составу лесные сообщества. Возможно, это временное явление, связанное с процессом смены древесных пород в лесных сообществах. Достаточно устойчивой формой организации лесных сообществ также являлись относительно чистые абсолютно разновозрастные ельники, формирующиеся в данных ландшафтных условиях преимущественно в недостаточно дренированных местообитаниях. Часть таких биогеоценозов в настоящее время находится в дигрессивных фазах, но они менее выражены, по сравнению с более простыми по организации сообществами на дренированных местообитаниях. По величине древесного отпада особенно выделяются просто организованные БГЦ условно разновозрастных ельников (рис. 3г, 3д).

Таким образом, устойчивость лесного массива может определяться как относительной стабильностью всех составляющих его компонентов, так и уравновешенной разнонаправленностью динамических процессов, происходящих внутри отдельных БГЦ, составляющих массив (Дыренков, 1984; Федорчук и др., 2014; Корепин и др., 2020). Встречающиеся в лесных экосистемах различные по интенсивности и частоте естественные нарушения поддерживают их структурное разнообразие (Synek и др., 2020.; Shorohova et al., 2022).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные позволяют утверждать, что ветровальные нарушения в различные исторические периоды затрагивали большую часть древостоев исследуемого лесного массива. Цено-

тическое разнообразие массива, выраженное как площадное соотношение структурных единиц — древостоев различного динамического состояния (вариантов возрастной структуры и фаз возрастной циклической динамики), сопряженных с различными лесорастительными условиями, — определяет интенсивность ветровалов, характер и скорость восстановления сообществ после них.

Анализ динамики различных по лесорастительным условиям и структурной организации лесных сообществ показывает наибольшую выраженность динамических процессов в просто организованных условно одновозрастных еловых древостоях черничного типа леса, где последние 30 лет наблюдались значительное снижение запаса древостоя и рост древесного отпада. Наиболее стабильными по динамике древесного запаса оказались относительно разновозрастные смешанные древостои и чистые абсолютно разновозрастные ельники.

Динамические процессы на уровне лесного массива в целом зависят от степени участия в его структуре древостоев сходных форм динамики. Преобладание в лесном массиве древостоев старших возрастов позволяет предположить, что процессы дигрессии, выраженные в настоящее время не только на уровне отдельных биогеоценозов, но и на уровне лесного массива, будут продолжаться еще некоторое время. Однако успешность естественного возобновления в сочетании с увеличением количества пробных площадей, где древостои находятся в демулационных фазах динамики, свидетельствует об устойчивом восстановительном процессе.

Результаты работы могут быть использованы для разработки систем ведения лесного хозяйства в Балтийско-Белозерском и сходных по ландшафтным характеристикам таежных районах. Сохранение структурно-функционального разнообразия БГЦ на уровне массива и сохранение элементов БГЦ, специфичных для коренных лесов, в управляемых лесах позволит минимизировать различия между вовлеченными и не вовлеченными в хозяйственную деятельность лесами и сохранить их экосистемные функции (Burton et al., 1999; Bauhus et al., 2009; Puettmann et al., 2009; Kuuluvainen et al., 2011, 2012; Halme et al., 2013).

\*\*\*

Авторы выражают глубокую признательность одному из родоначальников исследований на территории “Вепсского леса” Виктору Николаевичу Федорчуку за идейное руководство и вдохновение, а также всем коллегам, принимавшим участие в полевых и организационных работах, в особенности А.А. Шварц, М.Л. Кузнецовой,

Г.В. Филиппову, А.А. Гладышеву, И.П. Коготько, Д.М. Докучаеву, А.М. Иванову, Л.А. Пегову.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бекмансуров М.В., Бобровский М.В., Браславская Т.Ю., Евстигнеев О.И., Заугольнова Л.Б., Коротков В.Н., Калущкова Н.Н., Леонова Н.А., Лихацкий Ю.П., Макарова В.А., Морозова А.С.* Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. 575 с.
- Березин Г.В., Шорохова Е.В., Шорохов А.А., Каница Е.А., Корепин А.А.* Естественное возобновление ели европейской в коренных лесах Балтийско-Белозерского таежного района. СПб.: Политех-пресс, 2020. 36–38 с.
- Георгиевский А.Б.* Фаза окон в коренных еловых лесах южной тайги // Ботанический журнал. 1992. Т. 77. № 6. С. 52–62.
- Громцев А.Н.* Динамика коренных таежных лесов в Европейской части России при естественных нарушениях // Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа-конференция. Лекции. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. С. 283–301.
- Дыренков С.А.* Структура и динамика таежных ельников. Л.: “Наука”, 1984. 174 с.
- Корепин А.А., Шорохов А.А., Шорохова А.А.* Анализ многолетней динамики массива коренных лесов эталонного значения Балтийско-Белозерского таежного района. СПб.: Политех-пресс, 2020. С. 147–150 с.
- Коротков В.Н.* Новая парадигма в лесной экологии // Биологические науки. № 8. 1991. Вып. 8. С. 7–20.
- Крышень А.М., Синькевич С.М., Шорохова Е.В.* Variable retention forestry — лесоводство, ориентированное на непрерывное в пространстве и во времени сохранение лесной среды // Растительные ресурсы. 2020. Т. 56. № 3. С. 1–7.
- Лукина Н.В., Гераськина А.П., Горнов А.В., Шевченко Н.Е., Курин А.В., Чернов Т.И., Чумаченко С.И., Шанин В.Н., Кузнецова А.И., Тебенькова Д.Н., Горнова М.В.* Биоразнообразие и климаторегулирующие функции лесов: актуальные вопросы и перспективы исследований // Вопросы лесной науки. 2020. Т.3. № 4. 90 с.
- Мазинг В.В.* Структура, состав и динамика бореальных растительных сообществ. Ученые записки Тарт. ун-та. Тарту, 1988. № 812. С. 122–141.
- Маслов А.А.* Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. М.: Наука, 1990. 160 с.
- Морозов Г.Ф.* Учение о лесе. М.-Л., 1930. 440 с.
- Пугачевский А.В.* Ценопопуляции ели: структура, динамика, факторы регуляции. Минск: Наука и техника, 1992. 204 с.
- Пугачевский А.В.* Оценка экологических рисков в системе информационного обеспечения лесного хозяйства // Ботаника (исследования): Сборник научных трудов. Минск: Ин-т эксперимент. бот. НАН Беларуси, 2013. № 42. С. 243–258.
- Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф.* Экологическая роль ветровалов. М.: Лесная промышленность, 1983. 192 с.
- Смолоногов Е.П.* Лесообразовательный процесс и ветровалы // Последствия катастрофического ветровала

- для лесных экосистем. Екатеринбург: УрО РАН, 2000. С. 12–18.
- Сукачев В.Н., Дылис Н.В. Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. 566 с.
- Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. О.В. Смирновой, Е.С. Шапошниковой. СПб.: РБО, 1999. 548 с.
- Устойчивость лесов. Теория и практика биогеоценологических исследований. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 171 с.
- Федорчук В.Н., Кузнецова М.Л., Андреева А.А., Моисеев Д.В. Резерват “Вепский лес”. Лесоводственные исследования. СПб: СПбНИИЛХ, 1998. 208 с.
- Федорчук В.Н., Шорохов А.А., Григорьева С.О. Охрана и изучение коренных еловых лесов Ленинградской области // Лесоведение. 2002. № 6. С. 23–28.
- Федорчук В.Н., Шорохов А.А., Шорохова Е.В., Кузнецова М.Л. Динамика коренных еловых лесов европейской России // Лесоведение. 2014. № 2. С. 11–19.
- Федорчук В.Н., Шорохов А.А., Шорохова Е.В., Кузнецова М.Л., Тетюхин С.В. Массивы коренных еловых лесов: структура, динамика, устойчивость // СПб.: Изд-во Политехнического ун-та, 2012. 140 с.
- Федорчук В.Н., Шорохова Е.В., Шорохов А.А., Кузнецова М.Л. Возрастная динамика еловых древостоев северо-западной части Русской равнины // Лесоведение. 2011. № 3. С. 3–13.
- Шорохова М.А., Березин Г.В., Капица Е.А., Шорохова Е.В. Характеристики крупных древесных остатков в лесном массиве “Вепский лес” – эталоне природы средней тайги // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии, 2021. № 236. С. 198–211.
- Юрцев Б.А. Эколого-географическая структура биологического разнообразия и стратегия его учета и охраны // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб., 1992. С. 7–21.
- Attwill P.M. The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management // Forest Ecology and Management. 1994. V. 63. № 2–3. P. 247–300.
- Bauhus J., Puettmann K., Messier C. Silviculture for old-growth attributes // Forest Ecology and Management. 2009. V. 258. № 4. P. 525–537.
- Burton P.J., Kneeshaw D.D., Coates K.D. Managing forest harvesting to maintain old growth in boreal and sub-boreal forests // For Chron. 1999. V. 75. № 4. P. 623–631.
- Chambers J.Q., Negron-Juarez R.I., Marra D.M., Di Vittorio A., Tews J., Roberts D., Ribeiro G.H., Trumbore S.E., Higuchi N. The steady-state mosaic of disturbance and succession across an old-growth Central Amazon forest landscape // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2013. V. 110. № 10. P. 3949–3954.
- De Grandpré L., Waldron K., Bouchard M., Gauthier S., Beaudet M., Ruel J.C., Hébert C., Kneeshaw D.D. Incorporating insect and wind disturbances in a natural disturbance-based management framework for the boreal forest // Forests. 2018. V. 9. № 8. P. 471.
- Everham E.M., Brokaw N.V.L. Forest damage and recovery from catastrophic wind // The Botanical Review. 1996. V. 62. № 2. P. 113–185.
- Frelich L.E., Reich P.B. Perspectives on development of definitions and values related to old-growth forests // Environmental Reviews. 2003. V. 11. № 1. P. S9–S22.
- Gauthier S., Leduc A., Bergeron Y., Kuuluvainen T., Vaillancourt M.A., Montoro Girona M., Macdonald E., Bêlisle A.C., Shorohova E., Shvidenko A. The boreal forests in the face of global change: Is ecosystem management still part of the solution? In: Sustainable forest management of the boreal forests in the face of climate change. Springer, 2021 (in press).
- Gauthier S., Vaillancourt M.A., Kneeshaw D.D., Drapeau P., Grandpré L. De, Claveau Y., Paré D. Forest ecosystem management: origins and foundations // Ecosystem management in the boreal forest. Presses de l'Université du Québec. Quebec. 2009. P. 13–18.
- Girard F., De Grandpré L., Ruel J.C. Partial windthrow as a driving process of forest dynamics in old-growth boreal forests // Canadian Journal of Forest Research. 2014. V. 44. № 10. P. 1165–1176.
- Halme P., Allen K.A., Auniš A., Bradshaw R.H.W., Brumelis G., Čada V., Clear J.L., Eriksson A.M., Hannon G., Hyvärinen E., et al. Challenges of ecological restoration: Lessons from forests in northern Europe // Biological Conservation. 2013. V. 167. P. 248–256.
- Koivula M., Kuuluvainen T., Hallman E., Kouki J., Siitonen J., Valkonen S. Forest management inspired by natural disturbance dynamics (DISTDYN) – a long-term research and development project in Finland // Scandinavian Journal of Forest Research. 2014. V. 29. P. 579–592.
- Král K., McMahon S.M., Janík D., Adam D., Vrška T. Patch mosaic of developmental stages in central European natural forests along vegetation gradient // Forest Ecology and Management. 2014. V. 330. P. 17–28.
- Kuuluvainen T. Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia // Silva Fennica. 2002. V. 36. № 1. P. 97–125.
- Kuuluvainen T., Aakala T. Natural forest dynamics in boreal Fennoscandia: a review and classification // Silva Fennica. 2011. V. 45. № 5. P. 823–841.
- Kuuluvainen T., Tahvonon O., Aakala T. Even-Aged and Uneven-Aged Forest Management in Boreal Fennoscandia: A Review // Ambio. 2012. V. 41. № 7. P. 720–737.
- Leibundgut H. Europäische Urwälder der Bergstufe. Bern, Stuttgart: Verlag Paul Haupt, 1982. 308 p.
- Manabe T., Shimatani K., Kawarasaki S., Aikawa S.I., Yamamoto, S.I. The patch mosaic of an old-growth warm-temperate forest: patch-level descriptions of 40-year gap-forming processes and community structures // Ecological research. 2009. V. 24 № 3. P. 575–586.
- Martin M., Boucher Y., Fenton N.J., Marchand P., Morin H. Forest management has reduced the structural diversity of residual boreal old-growth forest landscapes in Eastern Canada // Forest Ecology and Management. 2020. V. 458. P. 1–10.
- Martin M., Fenton N.J., Morin H. Structural diversity and dynamics of boreal old-growth forests case study in Eastern Canada // Forest Ecology and Management. 2018. V. 422. P. 125–136.
- Martin M., Girona M.M., Morin H. Driving factors of conifer regeneration dynamics in eastern Canadian boreal old-growth forests // PLoS ONE. 2020. V. 15. № 7. P. e0230221.

- Martin M., Shorohova E., Fenton N.J. Boreal old-growth forests are ecosystems of exceptional ecological and social value. In: Sustainable forest management of the boreal forests in the face of climate change. Springer. 2021 (in press).
- McCarthy J. Gap dynamics of forest trees: a review with particular attention to boreal forests // *Environmental Reviews*. 2001. V. 9. № 1. P. 1–59.
- Meigs G.W., Morrissey R.C., Bače R., Chaskovskyy O., Čada V., Després T., Donato D.C., Janda P., Lábusová J., Seedre M. et al. More ways than one: Mixed-severity disturbance regimes foster structural complexity via multiple developmental pathways // *Forest Ecology and Management*. 2017. V. 406. P. 410–426.
- Messier C., Puettmann K., Coates D.J. Managing forests as complex adaptive systems: building resilience to the challenge of global change // London, 2013. 368 p.
- Pickett S.T.A., White P. The ecology of natural disturbance and patch dynamics // Orlando: Academic Press, 1985. 632 p.
- Potapov P., Hansen M.C., Laestadius L., Turubanova S., Yaroshenko A., Thies C., Smith W., Zhuravleva I., Komarova A., Minnemeyer S. et al. The last frontiers of wilderness: Tracking loss of intact forest landscapes from 2000 to 2013 // *Science Advances*. 2017. V. 3. № 1. P. 1–14.
- Puettmann K.J., Coates K.D., Messier C. A Critique of Silviculture: Managing for Complexity. Washington D.C.: Island Press, 2009. 190p.
- Ruel J.C. Factors influencing windthrow in balsam fir forests: from landscape studies to individual tree studies // *Forest Ecology and Management*. 2000. V. 135. P. 169–178.
- Saad C., Boulanger Y., Beaudet M., Gachon P., Ruel J.C., Gauthier S. Potential impact of climate change on the risk of windthrow in eastern Canada's forests // *Climatic Change*. 2017. V. 143. P. 487–501.
- Shorohova E., Kuuluvainen T., Kangur A., Jõgiste K. Natural stand structures, disturbance regimes and successional dynamics in the Eurasian boreal forests: a review with special reference to Russian studies // *Annals of Forest Science*. 2009. V. 66. № 2. P. 1–20.
- Shorohova E., Aakala T., Gauthier S., Kneeshaw D., Koivula M., Ruel J.C., Ulanova N. Natural Disturbances from the Perspective of Forest Ecosystem-based Management. In: Sustainable forest management of the boreal forests in the face of climate change. Springer. 2022 (in press).
- Shorohova E., Kneeshaw D., Kuuluvainen T., Gauthier S. Variability and dynamics of old-growth forests in the circumboreal zone: implications for conservation, restoration and management // *Silva Fennica*. 2011. V. 45. № 5. P. 785–806.
- Shorohova E., Fedorchuk V.N., Kuznetsova M.L., Shvedova O. Wind-induced successional changes in pristine boreal *Picea abies* forest stands: evidence from long-term permanent plot records // *Forestry*. 2008. V. 81. P. 335–359.
- Spies T.A., Turner M.A. Dynamic forest mosaics // In the book "Maintaining biodiversity in forest ecosystem". Ed by L. Malcol & J. Hunter: Cambridge Univ. Press., 1999. P. 95–160.
- Synek M., Janda P., Mikolas M., Nagel T.A., Schurman J.S., Pettit J.L., Trotsiuk V., Morrissey R.C., Bače R., Čada V., Brang P., Bugmann H., Begovic K., Chaskovskyy O., Dusatko M., Frankovic M., Kameniar O., Knir T., Kozak D., Langbehn T., Malek J., Rodrigo R., Saulnier M., Teodosiu M., Vostarek O., Svoboda M. Contrasting patterns of natural mortality in primary *Picea* forests of the Carpathian Mountains // *Forest Ecology and Management*. 2020. V. 457. P. 117734.
- Trotsiuk V., Svoboda M., Janda P., Mikolas M., Bače R., Rejzek J., Samonil P., Chaskovskyy O., Korol M., Myklush S. A mixed severity disturbance regime in the primary *Picea abies* (L.) Karst. forests of the Ukrainian Carpathians // *Forest Ecology and Management*. 2014. V. 334. P. 144–153.
- Ulanova N.G. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review // *Forest Ecology and Management*. 2000. V. 135. P. 155–168.
- Venier L.A., Walton R., Thompson I.D., Arsenault A., Titus B.D. A review of the intact forest landscape concept in the Canadian boreal forest: Its history, value, and measurement // *Environmental Review*. 2018. V. 26. № 4. P. 369–377.
- Waldron K., Ruel J.C., Gauthier S. The effects of site characteristics on the landscape-level windthrow regime in the North Shore region of Quebec, Canada // *Forestry*. 2013. V. 86. № 2. P. 159–171.
- Watson J.E.M., Evans T., Venter O., Williams B., Tulloch A., Stewart C., Thompson I., Ray J.C., Murray K., Salazar A., et al. The exceptional value of intact forest ecosystems // *Nature Ecology & Evolution*. 2018. V. 2. № 4. P. 599–610.
- Weldon J., Grandin U. Major disturbances test resilience at a long-term boreal forest monitoring site // *Ecology and Evolution*. 2019. V. 9. № 7. P. 4275–4288.

## Cenotic Diversity and the Long-Term Dynamics of the Primeval Middle Boreal Forests

E. V. Shorohova<sup>1, 2, \*</sup>, A. A. Korepin<sup>1</sup>, E. A. Kapitsa<sup>1</sup>, G. V. Berezin<sup>1</sup>,  
A. A. Shorohov<sup>3</sup>, and M. A. Shorohova<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Saint-Petersburg Forestry University, Institutskiy ln. 5, Saint-Petersburg, 194021 Russia

<sup>2</sup>Forest Research Institute, Karelian Research Centre of the RAS, Pushkinskaya st. 11, Petrozavodsk, 185910 Russia

<sup>3</sup>IKEA Industry Tikhvin ltd., Shvedskiy ln. 15, Tikhvin, Leningradsky region, 187556 Russia

\*E-mail: shorohova@es13334.spb.edu

In light of the problem of maintaining the resilience of terrestrial ecosystems in the face of changing climate, it is especially important to understand the mechanisms for maintaining biodiversity in intact forests that are not affected by commercial forestry. Our objective was to synthesize the complex long-term studies of the structural-functional diversity and dynamics of the primeval middle boreal Vepssky Forest landscape. The specific objectives included the analysis of: 1) the natural disturbances regime; 2) the representation of biogeocenoses with various dynamics types, associated with different site conditions, as well as the windfall gaps; 3) the age

structure of the landscape; 4) the species composition dynamics, timber stock, number of trees, coarse woody debris, natural regeneration and tree mortality on the levels of the whole landscape and in different types of biogeocenoses; 5) the factors regulating the spatio-temporal organisation of the studied forest landscape. Fulfilling these objectives is possible only within the framework of an integrated complex approach. We used the data from aerial photography, inventories on the transects, route surveys, mapping of the forests' composition and age structure, types of habitats and soils, as well as regularly established permanent circular sample plots of a fixed radius. The frequency and intensity of winds determines the structural diversity and dynamics of the studied forest landscape. In turn, the cenotic diversity of the landscape determines the severity of wind disturbances, as well as the pathways and speed of post-disturbance successions. Spruce forests prevailing on well-drained sites are subject to windthrows of medium and high severity – 19% of their total area are windfall gaps. For the most part (43%), they have a relatively uneven aged structure with a predominance of the 161–200 years old trees. The forest stands, which have an all-aged structure (15%), are associated with poorly drained sites. Average tree volume of the landscape has decreased by 15% (from 321 to 274 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>) from 1991 to 2019 as a result of windthrows. The volume of coarse woody debris, represented mainly by lying and leaning fallen trees, averaged 71% of the live tree stock. Its variations reflected the phases of forest stand dynamics due to wind disturbances. The number of biogeocenoses in the stabilisation phase has decreased, while the proportion of biogeocenoses in the digression and demutation phases of dynamics has increased. The “top storey” mortality prevails, i.e. mainly larger trees die off. The average annual tree mortality at the time of the last inventory was 3.5% of the total growing stock. The spruce share in the forest stands remains quite stable. The results of the long-term research in the Vepssky Forest can be used to solve many problems, including the development of optimal scenarios for forest management, as well as for the conservation and/or restoration of biodiversity in managed forests.

*Keywords:* old-growth forests, primeval forests, spruce forests, age structure of forest stands, disturbance regime, natural regeneration, mortality.

**Acknowledgements:** The study has been carried out with the financial support from the RSF (22-26-00177).

## REFERENCES

- Attiwill P.M., The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management, *Forest Ecology and Management*, 1994, Vol. 63, No. 2–3, pp. 247–300.
- Bauhus J., Puettmann K., Messier C., Silviculture for old-growth attributes, *Forest Ecology and Management*, 2009, Vol. 258, No. 4, pp. 525–537.
- Berezin G.V., Shorokhova E.V., Shorokhov A.A., Kapitsa E.A., Korepin A.A., Estestvennoe vozobnovlenie eli evropeiskoi v korennykh lesakh Baltiisko-Belozerskogo taezhnogo raiona (Natural regeneration of European spruce in the primary forests of the Baltic-Belozersky taiga region), *Lesa rossii: politika, promyshlennost', nauka, obrazovanie* (Forests of Russia: politics, industry, science, education), Saint Petersburg, Proc. of V Sci.-Tech. Conf.-Webinar, Saint Petersburg: Politekh.-press, pp. 36–38.
- Burton P.J., Kneeshaw D.D., Coates K.D., Managing forest harvesting to maintain old growth in boreal and sub-boreal forests, *For Chron*, 1999, Vol. 75, No. 4, pp. 623–631.
- Chambers J.Q., Negron-Juarez R.I., Marra D.M., Di Vittorio A., Tews J., Roberts D., Ribeiro G.H., Trumbore S.E., Higuchi N., The steady-state mosaic of disturbance and succession across an old-growth Central Amazon forest landscape, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2013, Vol. 110, No. 10, pp. 3949–3954.
- De Grandpré L., Waldron K., Bouchard M., Gauthier S., Beaudet M., Ruel J.C., Hébert C., Kneeshaw D.D., Incorporating insect and wind disturbances in a natural disturbance-based management framework for the boreal forest, *Forests*, 2018, Vol. 9, No. 8, pp. 471.
- Dyrenkov S.A., *Struktura i dinamika taezhnykh el'nikov* (Structure and dynamics of the boreal spruce forest), Leningrad: Nauka, 1984, 174 p.
- Everham E.M., Brokaw N.V.L., Forest damage and recovery from catastrophic wind, *The Botanical Review*, 1996, Vol. 62, No. 2, pp. 113–185.
- Fedorchuk V.N., Kuznetsova M.L., Andreeva A.A., Moiseev D.V., *Rezervat "Vepsskii les"*. *Lesovodstvennye issledovaniya* (Vepsian forest reserve. Forestry studies), Saint-Petersburg: Izd-vo SPbNIIKKh, 1998, 208 p.
- Fedorchuk V.N., Shorokhov A.A., Grigor'eva S.O., Okhrana i izuchenie korennykh elovykh lesov Leningradskoi oblasti (Protection and study of native spruce forests of the Leningrad region), *Lesovedenie*, 2002, No. 6, pp. 23–28.
- Fedorchuk V.N., Shorokhov A.A., Shorokhova E.V., Kuznetsova M.L., *Dinamika korennykh elovykh lesov evropeiskoi Rossii* (Dynamics of pristine spruce forests of European part of Russia), *Lesovedenie*, 2014, No. 2, pp. 11–19.
- Fedorchuk V.N., Shorokhov A.A., Shorokhova E.V., Kuznetsova M.L., Tetyukhin S.V., *Massivy korennykh elovykh lesov: struktura, dinamika, ustoichivost'* (Intact spruce woodlands: structure, dynamics, resilience), Saint-Petersburg: Izd-vo Politekhicheskogo un-ta, 2012, 140 p.
- Fedorchuk V.N., Shorokhova E.V., Shorokhov A.A., Kuznetsova M.L., *Vozrastnaya dinamika elovykh drevostoev severo-zapadnoi chasti Russkoi ravniny* (Age dynamics of spruce stands in Northwestern Russian Plain), *Lesovedenie*, 2011, No. 3, pp. 3–13.
- Frelich L.E., Reich P.B., Perspectives on development of definitions and values related to old-growth forests, *Environmental Reviews*, 2003, Vol. 11, No. 1, pp. S9–S22.
- Gauthier S., Leduc A., Bergeron Y., Kuuluvainen T., Vaillancourt M.A., Montoro Girona M., Macdonald E., Béilise A.C., Shorokhova E., Shvidenko A., The boreal forests in the face of global change: Is ecosystem management still part of the solution?, In: *Sustainable forest management*

- of the boreal forests in the face of climate change, Springer, 2021 (in press).
- Gauthier S., Vaillancourt M.A., Kneeshaw D.D., Drapeau P., Grandpré L. De, Claveau Y., Paré D., Forest ecosystem management: origins and foundations, *Ecosystem management in the boreal forest*, Quebec: Presses de l'Université du Québec, 2009, pp. 13–18.
- Georgievskii A.B., Faza okon v korennykh elovykh lesakh yuzhnoi taigi (The phase of gaps in the canopy of the primary spruce forests of southern taiga), *Botanicheskii zhurnal*, 1992, Vol. 77, No. 6, pp. 52–62.
- Girard F., De Grandpré L., Ruel J.C., Partial windthrow as a driving process of forest dynamics in old-growth boreal forests, *Canadian Journal of Forest Research*, 2014, Vol. 44, No. 10, pp. 1165–1176.
- Gromtsev A.N., Dinamika korennykh taezhnykh lesov Evropeiskoi chasti Rossii pri estestvennykh narusheniyakh (Dynamics of intact forests in taiga of European part of Russia under natural disturbance), *Aktual'nye problemy geobotaniki* (Urgent challenges of geobotany), Petrozavodsk, 24–28 September 2007, Petrozavodsk: Izd-vo KarNTs RAN, 2007, pp. 283–301.
- Halme P., Allen K.A., Auniņš A., Bradshaw R.H.W., Brumelis G., Čada V., Clear J.L., Eriksson A.M., Hannon G., Hyvärinen E., et al., Challenges of ecological restoration: Lessons from forests in northern Europe, *Biological Conservation*, 2013, Vol. 167, pp. 248–256.
- Koivula M., Kuuluvainen T., Hallman E., Kouki J., Siitonen J., Valkonen S., Forest management inspired by natural disturbance dynamics (DISTDYN) – a long-term research and development project in Finland, *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2014, Vol. 29, pp. 579–592.
- Korepin A.A., Shorokhov A.A., Shorokhova A.A., Analiz mnogoletnei dinamiki massiva korennykh lesov etalonnogo znacheniya Baltiisko-Belozerskogo taezhnogo raiona (Analysis of the long-term dynamics of the massif of primary forests of the reference value of the Baltic-Belozersky taiga region), *Lesa rossii: politika, promyshlennost', nauka, obrazovanie* (Forests of Russia: politics, industry, science, education), Saint Petersburg, Proc. of V Sci.-Tech conf.-webinar, Saint Petersburg: Politekh.-press, pp. 147–150.
- Korotkov V.N., Novaya paradigma v lesnoi ekologii (A new paradigm in forest ecology), *Biologicheskie nauki*, 1991, Vol. 8, No. 8, pp. 7–20.
- Král K., McMahon S.M., Janík D., Adam D., Vrška T., Patch mosaic of developmental stages in central European natural forests along vegetation gradient, *Forest Ecology and Management*, 2014, Vol. 330, pp. 17–28.
- Kryshen' A.M., Sin'kevich S.M., Shorokhova E.V., Variable retention forestry — lesovodstvo, orientirovannoe na nepreryvnoe v prostranstve i vo vremeni sokhranenie lesnoi sredy (Variable retention forestry is targeted to preserve the temporal and spatial continuity of forest habitats and ecosystem functions), *Rastitel'nye resursy*, 2020, Vol. 56, No. 3, pp. 1–7.
- Kuuluvainen T., Aakala T., Natural forest dynamics in boreal Fennoscandia: a review and classification, *Silva Fennica*, 2011, Vol. 45, No. 5, pp. 823–841.
- Kuuluvainen T., Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia, *Silva Fennica*, 2002, Vol. 36, No. 1, pp. 97–125.
- Kuuluvainen T., Tahvonen O., Aakala T., Even-Aged and Uneven-Aged Forest Management in Boreal Fennoscandia: A Review, *Ambio*, 2012, Vol. 41, No. 7, pp. 720–737.
- Leibundgut H., *Europäische Urwälder der Bergstufe*, Bern, Stuttgart: Verlag Paul Haupt, 1982, 308 p.
- Lukina N.V., Geras'kina A.P., Gornov A.V., Shevchenko N.E., Kuprin A.V., Chernov T.I., Chumachenko S.I., Shanin V.N., Kuznetsova A.I., Teben'kova D.N., Gornova M.V., Bioraznoobrazie i klimatoreguliruyushchie funktsii lesov: aktual'nye voprosy i perspektivy issledovaniia (Biodiversity and climate regulating functions of forests: current issues and prospects for research), *Voprosy lesnoi nauki*, 2020, Vol. 3, No. 4, pp. 1–90.
- Manabe T., Shimatani K., Kawarasaki S., Aikawa S.I., Yamamoto, S.I., The patch mosaic of an old growth warm temperate forest: patch level descriptions of 40 year gap forming processes and community structures, *Ecological research*, 2009, Vol. 24, No. 3, pp. 575–586.
- Martin M., Boucher Y., Fenton N.J., Marchand P., Morin H., Forest management has reduced the structural diversity of residual boreal old-growth forest landscapes in Eastern Canada, *Forest Ecology and Management*, 2020, Vol. 458, pp. 1–10.
- Martin M., Fenton N.J., Morin H., Structural diversity and dynamics of boreal old-growth forests case study in Eastern Canada, *Forest Ecology and Management*, 2018, Vol. 422, pp. 125–136.
- Martin M., Girona M.M., Morin H., Driving factors of conifer regeneration dynamics in eastern Canadian boreal old-growth forests, *PLoS ONE*, 2020, Vol. 15, No. 7, P. e0230221.
- Martin M., Shorohova E., Fenton N.J., Boreal old-growth forests are ecosystems of exceptional ecological and social value, In: *Sustainable forest management of the boreal forests in the face of climate change*, Springer, 2021 (in press).
- Maslov A.A., *Kolichestvennyi analiz gorizonta'noi struktury lesnykh soobshchestv* (Quantitative analysis of horizontal structure of forest communities), Moscow: Nauka, 1990, 160 p.
- Mazing V.V., Struktura, sostav i dinamika boreal'nykh rastitel'nykh soobshchestv (Structure, composition and dynamics of boreal plant communities), *Uchenye zapiski Tart. un-ta*, 1988, No. 812, pp. 122–141.
- McCarthy J., Gap dynamics of forest trees: a review with particular attention to boreal forests, *Environmental Reviews*, 2001, Vol. 9, No. 1, pp. 1–59.
- Meigs G.W., Morrissey R.C., Bače R., Chaskovskyy O., Čada V., Després T., Donato D.C., Janda P., Lábusová J., Seedre M. et al., More ways than one: Mixed-severity disturbance regimes foster structural complexity via multiple developmental pathways, *Forest Ecology and Management*, 2017, Vol. 406, pp. 410–426.
- Messier C., Puettmann K., Coates D.J., *Managing forests as complex adaptive systems: building resilience to the challenge of global change*, London, 2013, 368 p.
- Morozov G.F., *Uchenie o lese* (Study of forest), Moscow-Leningrad, 1930, 440 p.
- Pickett S.T.A., White P., *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, Orlando: Academic Press, 1985, 632 p.
- Potapov P., Hansen M.C., Laestadius L., Turubanova S., Yaroshenko A., Thies C., Smith W., Zhuravleva I., Komarova A., Minnemeyer S. et al., The last frontiers of wilder-

- ness: Tracking loss of intact forest landscapes from 2000 to 2013, *Science Advances*, 2017, Vol. 3, No. 1, pp. 1–14.
- Puettmann K.J., Coates K.D., Messier C., *A Critique of Silviculture: Managing for Complexity*, Washington D.C.: Island Press, 2009, 190p.
- Pugachevskii A.V., Otsenka ekologicheskikh riskov v sisteme informatsionnogo obespecheniya lesnogo khozyaistva (Assessment of environmental risks in the forestry information support system), In: *Botanika (issledovaniya)* (Botany (research), Minsk: In-t eksperiment. bot. NAN Belarusi, 2013, No. 42, pp. 243–258.
- Pugachevskii A.V., *Tsenopopulyatsii eli: struktura, dinamika, faktory regulyatsii* (Spruce coenopopulations: structure, dynamics, regulatory factors), Minsk: Nauka i tekhnika, 1992, 204 p.
- Ruel J.C., Factors influencing windthrow in balsam fir forests: from landscape studies to individual tree studies, *Forest Ecology and Management*, 2000, Vol. 135, pp. 169–178.
- Saad C., Boulanger Y., Beaudet M., Gachon P., Ruel J.C., Gauthier S., Potential impact of climate change on the risk of windthrow in eastern Canada's forests, *Climatic Change*, 2017, Vol. 143, pp. 487–501.
- Shorohova E., Kuuluvainen T., Kangur A., Jõgiste K., Natural stand structures, disturbance regimes and successional dynamics in the Eurasian boreal forests: a review with special reference to Russian studies, *Annals of Forest Science*, 2009, Vol. 66, No. 2, pp. 1–20.
- Shorohova E., Aakala T., Gauthier S., Kneeshaw D., Koivula M., Ruel J.C., Ulanova N., Natural Disturbances from the Perspective of Forest Ecosystem-based Management, In: *Sustainable forest management of the boreal forests in the face of climate change*, Springer, 2022 (in press).
- Shorohova E., Fedorchuk V.N., Kuznetsova M.L., Shvedova O., Wind-induced successional changes in pristine boreal *Picea abies* forest stands: evidence from long-term permanent plot records, *Forestry*, 2008, Vol. 81, pp. 335–359.
- Shorohova E., Kneeshaw D., Kuuluvainen T., Gauthier S., Variability and dynamics of old-growth forests in the circumboreal zone: implications for conservation, restoration and management, *Silva Fennica*, 2011, Vol. 45, No. 5, pp. 785–806.
- Shorokhova M.A., Berezin G.V., Kapitsa E.A., Shorokhova E.V., Kharakteristiki krupnykh drevesnykh ostatkov v lesnom massive "Vepsskii les" – etalone prirody srednei taigi (Characteristics of coarse woody debris in the "Vepssky Forest" reserve, a reference of primeval middle boreal forests), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2021, No. 236, pp. 198–211.
- Skvortsova E.B., Ulanova N.G., Basevich V.F., *Ekologicheskaya rol' vetrovalov* (Ecological role of windthrows), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1983, 192 p.
- Smolonogov E.P., Lesoobrazovatel'nyi protsess i vetrovaly (Forest formation process and windblows), In: *Posledstviya katastroficheskogo vetrovala dlya lesnykh ekosistem* (Consequences of a catastrophic windblow for forest ecosystems), Ekaterinburg: UrO RAN, 2000, pp. 12–18.
- Spies T.A., Turner M.A., Dynamic forest mosaics, In: *Maintaining biodiversity in forest ecosystem*, Cambridge Univ. Press., 1999, pp. 95–160.
- Sukachev V.N., Dylis N.V., *Osnovy lesnoi biogeotsenologii* (Fundamentals of forest biogeocoenology), Moscow: Nauka, 1964, 574 p.
- Suktsessionnye protsessy v zapovednikakh Rossii i problemy sokhraneniya biologicheskogo raznoobraziya* (Succession processes in Russian nature reserves: challenges in biodiversity conservation), Saint Petersburg: RBO, 1999, 549 p.
- Synek M., Janda P., Mikolas M., Nagel T.A., Schurman J.S., Pettit J.L., Trotsiuk V., Morrissey R.C., Bace R., Cada V., Brang P., Bugmann H., Begovic K., Chaskovskyy O., Dusatko M., Frankovic M., Kameniar O., Knir T., Kozak D., Langbehn T., Malek J., Rodrigo R., Saulnier M., Teodosiu M., Vostarek O., Svoboda M., Contrasting patterns of natural mortality in primary *Picea* forests of the Carpathian Mountains, *Forest Ecology and Management*, 2020, Vol. 457, pp. 117734.
- Trotsiuk V., Svoboda M., Janda P., Mikolas M., Bace R., Rejzek J., Samonil P., Chaskovskyy O., Korol M., Myklush S., A mixed severity disturbance regime in the primary *Picea abies* (L.) Karst. forests of the Ukrainian Carpathians, *Forest Ecology and Management*, 2014, Vol. 334, pp. 144–153.
- Ulanova N.G., The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review, *Forest Ecology and Management*, 2000, Vol. 135, pp. 155–168.
- Ustoichivost' lesov. Teoriya i praktika biogeotsenoticheskikh issledovaniy* (Sustainability of forests. Theory and practice of biogeocoenotic studies), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2018, 171 p.
- Venier L.A., Walton R., Thompson I.D., Arsenaault A., Titus B.D., A review of the intact forest landscape concept in the Canadian boreal forest: Its history, value, and measurement, *Environmental Review*, 2018, Vol. 26, No. 4, pp. 369–377.
- Vostochnoevropayskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* (Eastern European forest in the Holocene and modern history), Moscow: Nauka, 2004, Vol. 2, 575 p.
- Waldron K., Ruel J.C., Gauthier S., The effects of site characteristics on the landscape-level windthrow regime in the North Shore region of Quebec, Canada, *Forestry*, 2013, Vol. 86, No. 2, pp. 159–171.
- Watson J.E.M., Evans T., Venter O., Williams B., Tulloch A., Stewart C., Thompson I., Ray J.C., Murray K., Salazar A., et al., The exceptional value of intact forest ecosystems, *Nature Ecology & Evolution*, 2018, Vol. 2, No. 4, pp. 599–610.
- Weldon J., Grandin U., Major disturbances test resilience at a long-term boreal forest monitoring site, *Ecology and Evolution*, 2019, Vol. 9, No. 7, pp. 4275–4288.
- Yurtsev B.A., *Ekologo-geograficheskaya struktura biologicheskogo raznoobraziya i strategiya ego ucheta i okhrany* (Ecological and geographical structure of biological diversity and the strategy of its accounting and protection), In: *Biologicheskoe raznoobrazie: podkhody k izucheniyu i sokhraneniyu* (Biological diversity: approaches to the study and conservation), Saint Petersburg, 1992, pp. 7–21.

УДК 630:628.8:911.5(581.5)

## ФРАГМЕНТАЦИЯ И РАЗНООБРАЗИЕ ЛЕСОВ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА “ВАЛДАЙСКИЙ”<sup>1</sup>

© 2022 г. Е. А. Белоновская<sup>а</sup>, \*, А. Н. Кренке<sup>а</sup>, А. А. Тишков<sup>а</sup>,  
Н. Г. Царевская<sup>а</sup>, И. Г. Хмельщикова<sup>б</sup>

<sup>а</sup>Институт географии РАН, Старомонетный пер., д. 29, Москва, 119017 Россия

<sup>б</sup>Национальный парк “Валдайский”, ул. Победы, д. 5, Валдай, Новгородская обл., 175400 Россия

\*E-mail: belena@igras.ru

Поступила в редакцию 25.03.2022 г.

После доработки 28.04.2022 г.

Принята к публикации 07.06.2022 г.

В статье рассматриваются актуальная мозаика, синтаксономическое разнообразие и формирующие их элементы современной динамики лесов национального парка “Валдайский”. При помощи дистанционных методов мониторинга лесного покрова проведена оценка степени его унаследованной природной и антропогенной фрагментации, соотношения площадей, занятых разными лесными сообществами, интенсивности облесения лугов после 1990 г. (годы создания национального парка). По материалам космических снимков Sentinel-2B (2017) высокого разрешения (10–60 м) построен фрагмент карты лесов Валдайского лесничества, фиксирующий их современное состояние, природную и антропогенную мозаику и сукцессионные тренды. Для оценки многообразия лесных сообществ выделены основные синтаксоны флористической классификации растительности парка и непосредственно лесов и уточнено их соотношение с единицами доминантной классификации и лесохозяйственной типологии. Дается краткий ретроспективный анализ аграрного освоения региона и его последствий для структуры и динамики лесов территории парка. Сделан вывод о развитии в последние десятилетия резерватогенных сукцессий (залесение лугов) и усилении рекреационной дигрессии лесов береговой зоны озер Велье, Валдайское, Ужин и др. Отмечено, что парк теряет веками формирующийся на Валдайской возвышенности древнерусский лесо-поле-луговой ландшафт, обладающий высоким биологическим и ландшафтным разнообразием. Выявление закономерностей природной и антропогенной ландшафтной мозаики позволит более обоснованно регулировать разрешенную хозяйственную, в том числе рекреационную, деятельность на землях, входящих в границы парка, и не допускать снижения исходного биоразнообразия.

*Ключевые слова:* структура, разнообразие и динамика лесов, национальный парк “Валдайский”, природная и антропогенная фрагментация, сукцессии, дигрессивно-демутационные процессы, дистанционные методы, синтаксоны лесной растительности.

DOI: 10.31857/S002411482206002X

Суть современной структуры и динамики лесов национального парка “Валдайский” лежит в области их истории и хозяйственного использования. Делать вид, что мы заповедовали и сохраняем здесь коренные леса, — ошибка и с научных, и с прикладных природоохранных позиций. Понятно, что для эффективной охраны лесного покрова парка важно знать и учитывать при планировании мероприятий по мониторингу состояния, сохранения и рекреационного использования экосистем генезис местных лесов и их природное и антропогенное разнообразие.

История изучения лесов Валдайской возвышенности в отношении состава флоры, структу-

ры и динамики покрова сравнительно короткая. Известный ботаник Христофор Гоби в работе “О влиянии Валдайской возвышенности на географическое распространение растений ...” (1876) отмечал, что, как и во времена путешествия И.А. Гюльденштедта (1768), П. Палласа и С.Г. Гмелина, возвышенная часть от Едрово до Яжелбиц была почти безлесна. Академик И.П. Бородин, стоявший у истоков заповедного дела в России (Чибилев, Тишков, 2012, 2018), опубликовал работы “Добавление к флоре Валдайского уезда Новгородской губернии” (1894) и “Ботанические экскурсии в Валдайском и Вышневолоцком уездах летом 1895 г.”, в которых отмечал природоохранную ценность Валдая. Его идея создания национальных парков, памятников природы

<sup>1</sup> Статья выполнена по теме Госзадания FMGE-2019-0007 (AAAA-A19-119021990093-8).

и заповедных участков в лесах воплотилась в проекте географической сети заповедных территорий России 1917 г. (Чибилев, Тишков, 2012), в котором в качестве перспективной “местности” фигурировал и национальный парк “Валдайский моренный”.

Еще в XIX в. многими исследователями обосновывалась важная водоохранная и водорегулирующая роль лесов Валдая. Здесь в 1890-х гг. работал выдающийся ученый-лесовед М.К. Турский, который изучал гидрологическую роль лесов для выявления источников питания главнейших рек Европейской России и определял оптимальную лесистость их истоков. Изучением лесов Валдайской возвышенности в конце XIX в. занимался выдающийся ботаник и географ В.Л. Комаров. В его работе “Дополнение к списку растений западных уездов Новгородской губернии” (Комаров, 1896) отмечено, что еловые леса были и остаются основной формацией Валдая, но сохраняется и их “неморальный” облик, особенно участков, занятых дубом черешчатым (*Quercus robur* L.), вязами и другими широколиственными породами.

На Валдае работали известный геоботаник, в 1930-х годах сотрудник Института географии, Ю.Д. Цинзерлинг (1934), ученый-лесовод Н.П. Кобранов, который выделил разные формы ели переходных форм от ели европейской (*Picea abies* L.) к ели сибирской (*P. obovata*) и считал регион “музеем генетических форм ели”. Как отмечал Б.Н. Моисеев (2005), все это было учтено при создании в 1936 г. Валдайского государственного заповедника общей площадью 5,2 тыс. га. Но архивные источники (ГАНУ, ф. Р-3294, оп.15 д.1) свидетельствуют, что еще в 1919 г. постановлением Главного Комитета по делам музеев и охраны памятников природы леса на островах Валдайского озера были признаны памятником природы. Территория заповедника располагалась по берегам озера, а острова и 200-метровая зона вокруг них относилась к заповедной зоне. При устройстве лесов заповедника было установлено, что возраст отдельных деревьев сосны достигал 300, а ели — 250 лет, их наибольшие диаметры составляли около 1 метра, а высота — до 36 м. На острове Рябиновый была обнаружена рябина высотой до 18 м и диаметром ствола 44 см и 400-летний можжевельник высотой 12 м и диаметром 28 см. В 1938 г. к заповеднику были присоединены лесные участки урочища “Красные горы” Боровенской дачи площадью 700 га, где имелись участки леса с преобладанием дуба, ясеня и клена. В 1940 г. Валдайский заповедник был включен в состав вновь организованного Валдайского лесхоза на правах лесничества с ведением заповедного хозяйства. Штатные единицы научных сотрудников были сокращены, и исследовательская деятельность завершилась. В 1977 г. на территории быв-

шего заповедника был выделен комплексный заказник (Авдеев, 1998).

Существенные для понимания динамики леса сведения были собраны в книге А.А. Молчанова (Молчанов, 1973), где автор представил результаты гидрологических исследований, проводимых Валдайской научно-исследовательской лабораторией (ныне Валдайский филиал ГГИ Росгидромета). С 1937 г. С.Ф. Федоров (1977) обобщил данные многолетних (1955–1974 гг.) исследований влияния местных лесов на осадки, испарение и сток. В 1969 г. в лесах Валдая были начаты работы сотрудников кафедры геохимии ландшафтов и географии почв географического факультета под руководством М.А. Глазовской и кафедры общего почвоведения биолого-почвенного факультета МГУ по Международной биологической программе (Экология и продуктивность ..., 1980). А в 1973 г. по инициативе профессора Ю.А. Исакова и под руководством М.В. Глазова был создан Валдайский стационар Института географии РАН. Первоначально здесь проводились исследования продуктивности еловых лесов и верховых болот, их структуры, функционирования и динамики. Результаты исследований лесов опубликованы в книгах (Базилевич и др., 1986; Глазов, 2004), тематических сборниках (Организация экосистем ..., 1979; Структура и функционирование ..., 1986) и статьях (Тишков, 1979, 2010 и др.).

Б.Н. Моисеев (1988, 2005) отмечает, что старт обоснованию создания на Валдае национального парка был дан в начале 1980-х гг. В 1983 г. ВНИИ охраны природы и заповедного дела (ВНИИприрода) развивал исследование биологической продуктивности лесов Валдайской возвышенности, начатые МГУ и Институтом географии РАН. Было заложено более 200 временных и постоянных пробных площадей, которые были размещены с учетом естественных сукцессионных рядов лесов (Моисеев, 1988). А идея создания парка, как пишет автор (Моисеев, 2005), родилась на стационаре Института географии, на лесном кордоне на берегу р. Валдайки, и была поддержана сотрудниками ВФ ГГИ и руководством Валдайского района. Официальное представление в Правительство РФ было подготовлено ВНИИприроды в 1989 г. Проектные работы осуществил институт “Союзгипролесхоз” при участии всех научных организаций, проводивших исследования на Валдае.

На момент создания парка вошедшие в него лесные земли занимали 136,2 тыс. га (85,9%), в т. ч. покрытых лесной растительностью — 133,2 тыс. га (84,1%). В растительном покрове были представлены еловые, сосновые и березовые леса, участки северных дубрав с лещиной, ясенем, неморальным разнотравьем, верховые болота, суходольные луга. Насаждения с преобладанием ели занимали 28%, березы — 36%, сосны — 17%, ольхи се-

рой — 16%, осины — 3%. Эти данные сейчас интересны только с позиций ретроспективного мониторинга заповедных земель. В границы парка, но не в состав его территории вошли и земли поселений, и сельскохозяйственные земли, занятые в основном водораздельными лугами и полями. Большинство полей с момента создания парка были заброшены, а луга перестали выкашиваться. Следует добавить, что перед организацией парка лесозаготовительные компании вырубili несколько тысяч га старовозрастных ельников и сосняков и провели выборочные рубки леса вблизи местных автомобильных дорог, соединенных с магистралью М-10 “Россия” для удобства вывоза древесины.

Эта ситуация добавила динамичности лесному покрову и привела к тому, что его структура существенно менялась все последние десятилетия. А если учесть, что значительные лесные площади парка представляют собой вырубки 1930–1950-х гг. (например, озера Валдайское и Ужин после подпора стока на р. Валдайке и поднятия уровня воды использовались для молевого сплава древесины, вырубавшей по их берегам), то доминирующим процессом динамики заповедных лесов парка остается демутация.

Все перечисленное выше важно для понимания современной многолетней динамики, природной и антропогенной фрагментации лесов центральной части национального парка “Валдайский”. Этому и посвящена настоящая статья.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Материалами исследований послужили результаты дистанционного и наземного (полевого) изучения флоры национального парка “Валдайский” в последние десятилетия (Тишков, 1979, 1986, 2010, 2015; Морозова и др., 2010; Белоновская и др., 2014, 2019а, б; и др.). Исследования проводились на территории национального парка “Валдайский” в 2000–2021 гг., занимающего 158500 га в пределах Валдайского, Демянского и Окуловского районов Новгородской области. Он организован для сохранения лесных, болотных и озерных экосистем, а также традиционного древнерусского ландшафта. Исследуемая территория лежит в пределах Валдайско-Онежской ботанико-географической подпровинции Северо-европейской таежной провинции. Наиболее широко распространенным зональным типом лесной растительности здесь являются еловые леса (Растительность ..., 1980).

Оценка степени фрагментированности и размерности природных и антропогенных контуров лесного покрова детально освещена в нашей работе (Белоновская и др., 2014). В ней использовался метод итеративной дихотомической классифика-

ции (Кренке, Пузаченко, 2008). Его алгоритм — последовательное разделение всего множества объектов космического снимка на две группы. При обработке данных дистанционного зондирования (ДДЗ) эти объекты являются пикселями, содержащими различные каналы съемки, производные от них индексы и т.п. На первом этапе классификации все множество изображений разбивается на два класса, исходя из их контрастности и отличий друг от друга. На следующем этапе каждый полученный класс делится еще раз пополам по такому же принципу. Таким образом, количество классов на этапе с номером “ $n$ ” =  $2^n$ . Данный метод позволяет отделить на каждом этапе наиболее “различные” группы объектов и потом уже осуществлять деление внутри них. Следовательно, если на некотором этапе выделится класс “Лесной растительности”, то дальнейшее деление внутри него будет выделять относительно небольшие спектральные различия между разными типами леса. Практика (Козлов и др., 2008) показывает, что при использовании ДЗЗ и результатов полевых (в нашем случае геоботанических) наблюдений можно различать элементы растительного покрова.

Для первичной классификации спектральных изображений территории национального парка “Валдайский” и прилегающих территорий использованы две сцены LANDSAT 8. Мозаика этих двух сцен отражает состояние растительного покрова на конец августа. Изначальное разрешение сцен составляло 30 м, но для удобства обработки оно было уменьшено до 60 м. Мозаика сцен в дальнейшем обрезана по границам парка. В связи с необходимостью получения информации о разнообразии растительного покрова, процедура дихотомической классификации была остановлена на 4 уровне (16 классов), когда средняя доля класса составила 6% от территории, а средняя площадь “гомогенного контура” — около 1,9 га. Полученные 16 классов, описывающие различные состояния поверхности были обобщены до 9 основных элементов лесного покрова через использование спектральных образов, полученных ранее (Козлов и др., 2008; Кренке, Пузаченко, 2008).

В статье использован индекс фрагментированности, учитывающий и разнообразие растительных сообществ на площади, и компактность их размещения. Индекс ведет в “плавающем квадрате” поиск смежных пикселей одного типа и поиск границ одного типа с другим, так у пиксела одного типа, окруженного восемью пикселями другого типа, индекс “границности” будет максимальным (+8), а индекс смежности будет равным нулю. В свою очередь, если окружающие его пиксели будут все разных типов, то их индекс “границности” также возрастает, если нет, то увеличится индекс смежности. Таким образом, происходит учет и смежности, и разнообразия типов.

Индекс вычисляется как разность индекса “граничности” ( $B_r$ ) и индекса смежности ( $P_t$ ), нормируется индексом “граничности”:  $(B_r - P_t)/B_r$ . Следовательно, он принимает значения от 0 до 1, при этом нулю соответствует полностью не фрагментированные объекты. Методика анализа фрагментации лесов Валдая была апробирована ранее и опубликована (Белоновская и др., 2014).

Для составления карты растительности и выявления ее актуальной мозаики на участке Валдайского лесничества применены мультиспектральные данные спутника Sentinel-2B, дата съемки 25 сентября 2017 года; номер сцены: S2B\_tile\_20170925\_36VWK\_0 с разрешением от 10 до 60 м. Система координат WGS 84 UTM zone 36N. Используются спектральные каналы 1–8, 11, 12.

Для создания полигональных слоев (“Луга”, “Сырые луга и Низинные болота”, “Верховые и Переходные болота”, “Водоемы”, “Ельники”, “Сосняки”, “Ольшаники”, “Березняки”, “Смешанный лес”) проводилась контролируемая классификация методом максимального подобия в программе *ArcGIS for Desktop* 10.3.1.4959 дважды для отдельных групп полигональных слоев, в первую очередь – водных объектов. Результат классификации уточнялся по космическим снимкам *AcrImagery*. Для классификации слоев “Ельники”, “Сосняки”, “Ольшаники”, “Березняки”, “Смешанный лес” был подготовлен растр, исключавший водные объекты, селитебные участки, а также луга.

Классификация проводилась методом максимального подобия, для которой был создан слой обучающей выборки. Оценка классов в обучающей выборке осуществлялась с помощью гистограммы и диаграммы рассеивания. Большинство классов выборки разграничены. Исключение составлял класс “Смешанный лес”, он перекрывал остальные классы, поэтому приоритет в выделении контуров классов отдавался сообществам с доминированием ели и серой ольхи. Постклассификационная обработка изображения состояла из фильтрации полученной информации, сглаживания границ классов и генерализации данных (в программе *Quantum GIS 2.14.8-Essen*).

Реконструкция голоценовой динамики лесов и история их хозяйственного освоения представлена по публикациям (Зайцев, 2009; Климанов и др., 2010; Tishkov et al., 2021).

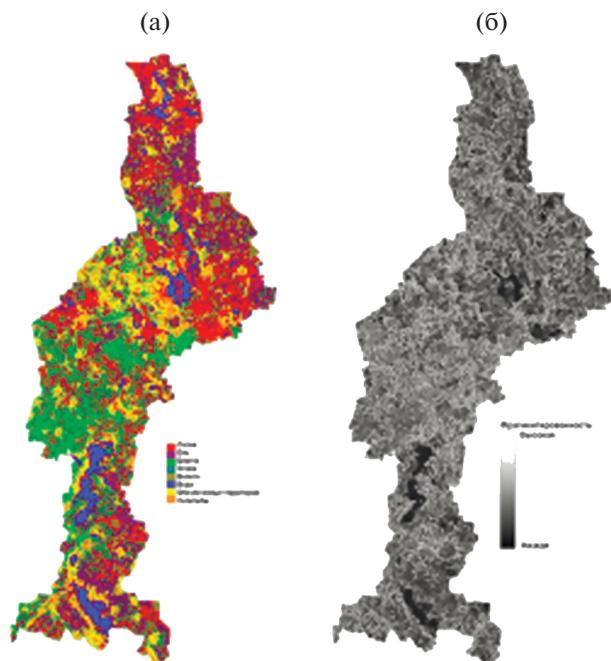
Геоботанические и флористические исследования парка и прилегающих территорий проводились стандартными методами и к настоящему времени обобщены в ряде статей (Тишков и др., 2011; Белоновская и др., 2014, 2016, 2019а, б). Методы и результаты анализа синтаксономического разнообразия лесов Валдая изложены в известной работе К. Короткова (1991) и в последних публикациях авторов статьи (Белоновская и др., 2019а, б).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

*Голоценовая история лесов Валдая и их аграрного освоения.* Споро-пыльцевой анализ торфяных разрезов голоцена на Валдае (Климанов и др., 2010; Tishkov et al., 2021) позволяет выделить этапы естественных изменений лесов, обусловленные климатическими, а с началом хозяйственного освоения – и антропогенными изменениями. В раннем голоцене, в бореальном периоде (10300–8800 кал. л. н.), Валдай был покрыт преимущественно березовыми лесами. Потепление климата в течение атлантического периода (8800–5700 кал. л. н.) способствовало появлению здесь дуба, вяза, липы, ясеня, ольхи, лещины и формированию зональных широколиственных, хвойно-широколиственных и неморальных ельников. Несмотря на похолодание в суббореальное время, в течение периода 5700–4000 кал. л. н., роль широколиственных пород в лесных формациях оставалась достаточно высокой. В то же время увеличение содержания пыльцы ели в спектрах на Валдайской возвышенности (Tishkov et al., 2021) и в бассейне Верхней Волги отражает активную экспансию ели – “верхний максимум ели”. Климатогенная деградация широколиственных сообществ была даже более глубокой. На этой территории господствующими растительными формациями стали южно-таежные ельники.

Существенные изменения лесов Валдая выявлены в интервале 4000–3000 кал. л. н. (средний суббореал). Они индицированы сокращением доли пыльцы ели и новым этапом увеличения содержания пыльцы широколиственных пород (липы, дуба и вяза) и березы (Климанов и др., 2010). В период после 3000 кал. л. н. еловые леса восстановили свои позиции на Валдае и в целом в Верхнем Поволжье (Гуман, Хотинский, 1981).

Глубокие изменения спорово-пыльцевых спектров происходят почти синхронно в торфяных разрезах Северо-запада Европейской России, в т. ч. и на Валдае, относятся к рубежу 1800–1500 кал. л. н. и, очевидно, могут быть связаны с влиянием хозяйственной деятельности (Tishkov et al., 2021). Выше этой хроностратиграфической границы в спектрах зафиксировано резкое сокращение участия пыльцы ели и снижение содержания пыльцы широколиственных пород, увеличение процентных соотношений пыльцы березы и сосны (пионерных пород деревьев на гарях и залежах). Особенно ярко уничтожение широколиственных лесов проявилось по пыльцевым данным разрезов в границах национального парка “Валдайский” (Климанов и др., 2010; Tishkov et al., 2021). В настоящее время хвойно-широколиственные леса и ельники неморальной группы занимают наиболее благоприятные для земледелия участки, и на заре становления сельского хозяй-



**Рис. 1.** Карта современной растительности национального парка “Валдайский” (а) и ее унаследованная фрагментированность (б). Цветом выделены контуры растительности по доминирующей породе (леса) и преобладающим биоморфам (луга, болота): красным – сосняки, фиолетовым – ельники, салатовым – березняки, темно-серым – осинники, коричнево-желтым – болота, желтым – луга.

ства в регионе они уничтожались в первую очередь (Носова и др., 2014).

После 1500 кал. л. н. кривая пыльцы культурных злаков в рассмотренных разрезах становится непрерывной, существенно увеличивается содержание пыльцы травянистых растений, в том числе подъем кривых мятликовых (*Poaceae*), маревых (*Chenopodiaceae*) и полыни (*Artemisia*). Появляются такие индикаторы нарушенных грунтов и поселений человека, как виды рр.: подорожник (*Plantago*), щавель (*Rumex*), спорыш (*Polygonum*), и крапива (*Urtica*). Следует отметить, что единичные пыльцевые зерна культурных злаков (*Cerealia*) и сорных (например, сложноцветные (*Asteraceae*)) видов отмечены на спорово-пыльцевых диаграммах ряда разрезов уже начиная с 2300–2600 кал. л. н., что позволяет предположить, что земли обрабатывались под посевы несколько раньше, в течение всего субатлантического периода.

По нашим данным, массовое сведение лесов на Валдае началось только в последние две тысячи лет – верхние горизонты торфяных разрезов характеризуются высоким содержанием пыльцы березы, сосны и трав. Участие пыльцы ели и широколиственных пород остается низким, а в отложениях, соответствующих последним 400–500 гг.,

доля этих таксонов еще уменьшается. Для этого же временного интервала выявлена максимальная концентрация пыльцы культивируемых растений, луговых трав и сорняков. Подобные изменения спорово-пыльцевых спектров свидетельствуют о том, что в течение последних столетий естественные растительные сообщества постепенно были уничтожены на больших территориях, и их место заняли вторичные леса и сельскохозяйственные угодья. В итоге анализ споро-пыльцевых диаграмм Валдая (Климанов и др., 2010; Tishkov et al., 2021) позволил уточнить их “характерное время” и вслед за авторами (Гуман, Хотинский, 1981; Александровский и др., 1991) – некоторые индикаторы агрогенной динамики лесов (табл. 1) для периода последних 2000 лет, когда их климатогенная динамика перестала доминировать.

*Естественная и антропогенная наследуемая фрагментация лесов Валдая.* Выявленные с помощью анализа космических снимков и первичной классификации спектральных изображений элементы растительного покрова национального парка “Валдайский” представлены на рис. 1а, 1б. Подтверждается наша гипотеза о том, что современные размеры элементов мозаики растительного покрова и степень его фрагментации определяется не только природными, но и антропогенными (постагрогенными) факторами (Белоновская и др., 2014). Сопоставление размерности контуров растительного покрова на сельскохозяйственных и лесотаксационных планах подтверждает это (Тишков, 1994).

Во-первых, *природные факторы мозаики* растительного покрова национального парка “Валдайский” связаны с: (1) региональным климатом, (2) распределением четвертичных отложений, (3) ледниковыми формами рельефа, (4) современной эрозийной деятельностью рек, (5) мозаикой почвенного покрова, (6) распределением растительности по градиентам среды и др. Большинство механизмов природной фрагментации лесов образуют контуры площадью в десятки и сотни га, за исключением таких ландшафтных элементов, как облесенные экотоны верховых болот и карстовые воронки, подтопленные участки вокруг бобровых плотин и пр.

На современной карте растительности парка (рис. 1а) природными факторами определяется существование вторичных еловых и сосновых лесов в северной и северо-восточной частях на песчаных и супесчаных флювиогляциальных отложениях. Леса и болотные массивы здесь занимают сотни и даже тысячи га каждый, описывая контуры геоморфологической, геохимической и почвенной мозаики. Однако на карте фрагментированности лесов парка (рис. 1б) “природные” элементы мозаики имеют четкую агрогенную “внутриконтурную” фрагментацию сходной размерности.

**Таблица 1.** Индикаторы проявлений агрогенной динамики лесов Валдая, отражаемых в споро-пыльцевой диаграмме позднего голоцена, и их характерное время (по: Tishkov et al., 2021, с уточнениями)

Форма антропогенной трансформации	Дигрессивно-демутационная динамика лесов	Индикаторы	“Характерное время” сукцессионных стадий и циклов
Сплошная рубка, выжигание, расчистка	Вторичная сукцессия, начало формирования антропогенных модификаций лесных сообществ – агрогенных, пирогенных, пасквальных	Рост доли пыльцы сосны обыкновенной ( <i>Pinus sylvestris</i> L.), березы повислой ( <i>Betula pendula</i> ), ольхи серой ( <i>Alnus incana</i> L.); сокращение доли пыльцы ели европейской ( <i>Picea abies</i> L.), дуба черешчатого ( <i>Quercus robur</i> L.) и других широколиственных пород,	Продолжительность: (1) замещения коренных пород (дуб, ель) на вырубках вторичными породами (сосна, береза, осина, ольха) – 30–50 лет; (2) полного цикла вторичной сукцессии – 80–120 лет; (3) начало плодоношения молодняка на залежах и лугах (выделение пыльцы): сосна – 20, ель – 20–30, береза – 15, дуб – 30, липа и клен – 20.
Режим пашни и перелого	Цикл перелого с восстановлением растительности до длительно-производной (луговой) стадии	Пыльца культивируемых растений – злаков рр. ржи ( <i>Secale</i> ), пшеницы ( <i>Triticum</i> ), ячменя ( <i>Hordeum</i> ), проса ( <i>Panicum</i> ), овса ( <i>Avena</i> ), овощей – рр. капусты ( <i>Brassica</i> (редко доводились до образования пыльцы)), сорняков и луговых видов (из мятликовых ( <i>Poaceae</i> ), бобовых ( <i>Fabaceae</i> ), капустных ( <i>Brassicaceae</i> ), сложноцветных ( <i>Asteraceae</i> ) и др.)	За счет фронтального освоения территории под пашню (режим 7–15 лет) и параллельного существования перелого (до 20–30 лет) фиксируется сначала как “событие”, а потом как постоянно действующий фактор и элемент структуры растительного покрова
Режим после-лесного лугового сенокоса и выпаса (коров, лошадей)	“Управляемое” с помощью сенокосения, выпаса и палов существование послелесных лугов – кормовых угодий (обязательного элемента аграрного хозяйства)	Доминирование пыльцы луговых злаков и разнотравья – рр. овсяницы ( <i>Festuca</i> ), мятлика ( <i>Poa</i> ), спорыша ( <i>Polygonum</i> ), одуваника лекарственного ( <i>Taraxacum officinale</i> ), подорожника ( <i>Plantago</i> ), клевера ( <i>Trifolium</i> ), шавеля ( <i>Rumex</i> ); на сырых местах – малосъедобных и ядовитых растений рр. лабазника ( <i>Filipendula</i> ), осоки ( <i>Carex</i> ), лютика ( <i>Ranunculus</i> ), щучки ( <i>Deschampsia</i> )	Сначала как элемент перелого, а в дальнейшем как постоянно действующий фактор и существенный элемент растительного покрова. Цикл демутации вторичного леса “по лугу” – 30–50 лет, коренного леса – 80–120 лет
Режим подкормового выпаса в лиственных лесах (коров, свиней) и заготовка веточно-листового корма для скота	Эвтрофирование леса, уничтожение подроста и подлеска, дигрессия первичных (дубрав) и вторичных (травяных березняков) лесов	Крапива ( <i>Urtica</i> sp.sp.), рост доли пыльцы неподаемых и ядовитых растений – лютика, шавеля, щучки, вейника ( <i>Calamagrostis</i> ), орляка ( <i>Pteridium</i> ), исчезновение пыльцы лещины ( <i>Corylus</i> ) и других видов подлеска, образующих пыльцу	Постоянно действующий сезонный фактор, вызывающий “волны” плодоношения не только по климатическим причинам (засухи), но и благодаря эвтрофированию (больше плюсовых деревьев). Переложное использование возможно совпадало и с циклами плодоношения (15–20–30 лет)

Таблица 1. Окончание

Форма антропогенной трансформации	Дигрессивно-демутационная динамика лесов	Индикаторы	“Характерное время” сукцессионных стадий и циклов
Сельско-хозяйственные стоки с полей и пастбищ	Эвтрофирование прибрежной полосы озер и влажных западин, развитие полосы макрофитов и образование сплавины на мелководьях озер (феномен “второго” после раннего голоцена всплеска образования болот)	Рдест ( <i>Potamogeton</i> ), ряска ( <i>Lemna</i> ), тростник ( <i>Phragmites</i> ), камыш ( <i>Scirpus</i> ), водокрас ( <i>Hydrocharis</i> ), кубышка ( <i>Nuphar</i> ), хвощ ( <i>Equisetum</i> ), рогоз ( <i>Typha</i> ), сабельник ( <i>Comarum</i> ), осока, а из мохообразных – виды рр. каллиергон ( <i>Calliergon</i> ), сфагнум ( <i>Sphagnum</i> (например, сфагнум тупой ( <i>Sph. obtusum</i> )), дрепанокладус ( <i>Drepanocladus</i> sp.sp.) и др.	Цикл нового заболачивания охватывает около 2000 лет с короткой – несколько сот лет – “эвтрофной” фазой. Эвтрофирование озер и обводненной каймы мелкоконтурного верхового болота – несколько сот лет, что находит отражение в споро-пыльцевой диаграмме
Выжигание леса, лесные и луговые палы, палы для лесной пастбы	Постпирогенные сукцессии, формирование пирогенных субклимаксов, например, сосняков – брусничных и белошников	Пыльца рр. бриевых ( <i>Briales</i> ) и печеночницы ( <i>Hepatica</i> ) – пиррофитов – рр. политрихума ( <i>Polypodium</i> ), фунарии ( <i>Funaria</i> ), маршанции ( <i>Marchantia</i> ). Для лугов с частыми палами – виды рр. вейника, шавеля, хвоща ( <i>Equisetum</i> ).	Восстановление вторичного молодого леса на гари 30–50 лет, коренного леса – 100–120 лет. “Оборот огня”, не позволяющий восстанавливаться под пологом сосняка дубрав и ельников – 30–50 лет, для лугов – 5–10 лет.

Последствия антропогенной фрагментации лесов Валдая представлены на рис. 16. Выявляется центральная часть национального парка с высокой фрагментированностью, занятая в настоящее время молодыми березняками и зарастающими кустарниками лугами. На картах XVII–XIX вв. леса в этом районе отсутствовали (Тишков, 1994, 2014; Белоновская и др., 2014).

Выявляемый средний размер гомогенного выдела безлесных элементов ландшафта – водоемов, болот и лугов – составил 25,7, 2,8 и 2,5 га соответственно. Для современных контуров осино-вых, березовых, сосновых и еловых лесов парка эти показатели – 0,8, 1,2, 2,3, и 2,7 га соответственно, что свидетельствует о генетической связи данных участков с забрасываемыми аграрными землями. Данный вывод подтверждается и тем, что на одном уровне по индексу фрагментированности находятся луга, а также еловые и сосновые леса, которые располагаются в границах древних контуров лесных расчисток и представляют собой начальные и конечные этапы залежной (постагрогенной) сукцессии (Тишков, 1979, 1994; Белоновская и др., 2014; Matuszkiewicz et al., 2014). Отметим, что на картах масштаба мельче М 1 : 10 000 такая мелкоконтурность не прослеживается.

Агрогенные факторы, по данным споро-пыльцевого анализа (Tishkov et al., 2021) и датировкам археологических памятников, начали действовать наиболее интенсивно на природный лесной

покров Валдая в I–II вв. н. э. (железный век). На этом рубеже в споро-пыльцевых диаграммах наметился резкий тренд снижения доли пыльцы ели европейской, дуба черешчатого, орешника (*Corylus avellana* L.) и рост участия в составе растительного покрова сосны обыкновенной, злаков, осок и зеленых мхов (в основном пиррофитов, обильно продуцирующих споры, – рр. фунарии, бриума, политрихума). Можно предположить, что именно в этот период Валдай стал ареной расселения славянских и славяно-балтских (и прусских) народов, успешно осваивавших под пашню хвойно-широколиственные и широколиственные леса конечно-моренного ландшафта от Средней Вислы и Мазурских озер (на севере нынешней Польши) до Валдая и Мсты (Седов, 2000; Зайцев, 2009). К II–III вв. н.э. с благоприятными климатическими условиями (т.н. “Римскому” оптимуму) были приурочены эти переломные для лесной растительности Валдая события, когда за счет аграрного преобразования ландшафта начал формироваться лесо-поле-луговой агроландшафт с ведущей ролью сосновых лесов на старых пашнях с обедненными после использования почвами. Последнее отразилось и на системе местной топонимики – в ней преобладают названия, в основе которых слова “бор” и “гора”. Это сближает валдайскую топонимику с таковой в Псковской области и в районах Мазурских озер на севере Польши.

Вторым важным для современной динамики лесной растительности и характера ее антропогенной мозаики стал период аграрного освоения, сложившегося в процессе интенсивного подсечно-огневого земледелия новгородскими словенами в VIII–IX вв. агроландшафта. Они не только преемственно восприняли уже измененный лесной покров Валдая, но и совместно с исконно населявшими эти земли финно-угорскими народами существенно расширили границы его преобразования, внося в естественную мозаику конечно-моренного ландшафта значительную антропогенную составляющую. Причем именно славянам и славяно-балтам принадлежала роль *необратимого преобразования природного ландшафта*, роль конструкторов *лесо-поле-лугового древнерусского агроландшафта*, тогда как финно-угорскому населению отводилась роль ведения *адаптивного (очагового) хозяйства* в малоизмененном лесном ландшафте Валдая.

Антропогенная мозаика лесов окончательно сложилась в период VIII–XII вв., когда отмечались благоприятные климатические условия (“раннесредневековой оптимум”), более теплые и влажные относительно современных. Количество поселений этой эпохи превосходило даже количество современных поселений (Седов, 2000; Зайцев, 2009). В более поздние периоды, в XIV–XV вв. и в XVII–XIX вв., характер аграрного освоения отличался сравнительно высокой интенсивностью, что приводило к сокращению площади коренных лесов, замещению их вторичными, в основном сосновыми и березовыми лесами, а главное – к преобладанию в ландшафте безлесных земель. По нашим расчетам, в отдельные периоды лесистость Валдая составляла менее 40%. Это подтверждается архивными изысканиями (Цветков, 1957) и старыми картами. На карте Генерального плана Валдайского уезда 1788 г. – владений Иверского монастыря (Тишков, 1994) и на карте России 1853 г. леса вокруг озер Валдайское и Ужин отсутствуют (Зайцев, 2009).

В среднем трехпольный участок однолошадного крестьянина Валдая составлял около 7 га. Вместе с сенокосами и пашнями на одну семью могло приходиться более 12–15 га. Поля располагались возле поселения, а выпас и сенокосы – в нескольких километрах от поселения, которые из-за возникшего уже на этапе первичного расселения дефицита пригодных для аграрного производства земель не разрастались. Ресурсы природы Валдая способствовали дисперсному (хуторскому) типу расселения (Зайцев, 2009), что приводило к равномерному использованию ресурсов пространства леса и в целом переложной системе хозяйства, когда “оборот” земель соответствует периоду “созревания” леса для подсеки. Если представить период использования расчистки после пала до 6–7 лет, а средний возраст подсеки – в 50–

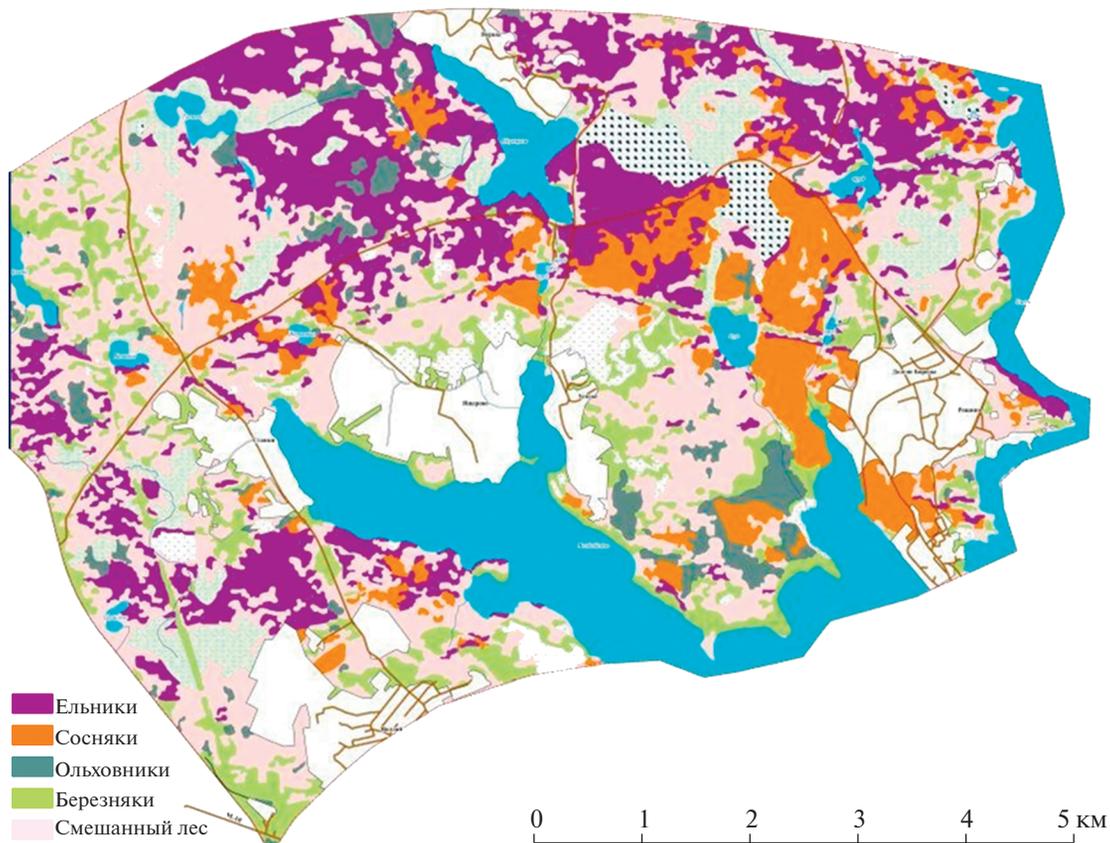
60 лет, то одновременно доля пашни на удобных для аграрного использования землях могла составлять 10–15% (в современных границах национального парка “Валдайский” это примерно 15–20 тыс. га). Также следует добавить наличие кормовых угодий для питания тягловых и мясных лошадей, коров и овец – всего не менее 5 тысяч лошадей (на каждую – 2–3 га пастбища и 2 га сенокоса) и столько же коров. Даже при том, что скот частично выпасался и под пологом леса (особенно в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах) и шли обязательные заготовки веточных кормов, безлесные земли в период аграрного освоения Валдая (например, в X в.) должны были составлять здесь не менее 55–60 тыс. га (т.е. около 40%).

Максимум хозяйственного освоения территории Валдая (существенно больший по размаху, чем современный) был достигнут в древнерусский период (X–XV вв.), когда при подсечно-огневом земледелии сохранялась трехпольная система вокруг поселений. Обилие жальников (общинных кладбищ), городищ и поселений этого периода, выявленных археологами на Валдае, говорит о повсеместности хозяйственной деятельности в эту эпоху. Особое внимание обращает на себя плотность древних поселений по берегам озер Валдайское, Ужин, Велье, Боровно, рек Полометь, Валдайка, Щегринка и др. Эти территории были одними из самых густонаселенных в конце I тысячелетия н.э.

Одним из факторов, влияющим на состояние лесов, является плотность населения Валдая, о чем свидетельствует содержание Новгородской берестяной грамоты № 740 1140–1160-х гг., в которой идет речь о долге или налоге с Валдая в 15 кун (Тишков, 2014). Сама по себе высокая плата “налога” подразумевает наличие здесь в это время административного центра, обширных аграрных угодий и многих хозяйствующих субъектов.

*Составление карты растительности и выявление ее актуальной мозаики.* Для западного участка Валдайского лесничества по данным мультиспектральной съемки спутника Sentinel-2В (2017 г.) была построена карта современной растительности, в которую вошли и территории поселений, и аграрных земель в границах парка, но не принадлежащих ему (рис. 2). Это было важно для оценки современной динамики растительности в условиях прекращения хозяйственной деятельности в 1990 г.

На основании данной проекции (рис. 2) получены следующие значения площадей для каждой группы растительных сообществ и земель, а также оценена доля их площади от общей площади участка Валдайского лесничества национального парка (табл. 2).



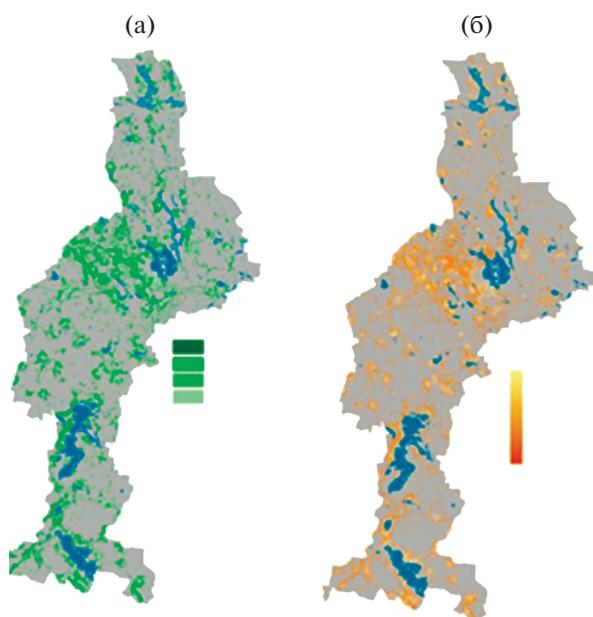
**Рис. 2.** Фрагмент карты растительного покрова участка Валдайского лесничества (голубой – водоемы (в основном – заливы оз. Валдайское), фиолетовый – еловые, оранжевый – сосновые, серый – сероольховые, салатовый – молодые березняки, бледно-розовый – смешанные елово-мелколиственные леса, белый – луга, точки – болота).

*Современная динамика лесов Валдая.* Выявляется как минимум 3 группы явлений современной динамики лесов. Во-первых, развитие *резерватогенных сукцессий*, проходящих в условиях запо-

ведности, полного прекращения аграрных и лесохозяйственных нагрузок и борьбы с лесными пожарами (например, формирование дубового подроста в молодых сосняках, замещение соснового древо-

**Таблица 2.** Площади выявленных на основании анализа космических снимков Sentinel-2В растительных сообществ участка Валдайского лесничества

№	Элементы растительного покрова по данным съемки спутника Sentinel-2В	Площадь, м <sup>2</sup>	%
1	Ельники	9275574	16
2	Сосняки	4107247	7
3	Сероольшаники	2128999	4
4	Березняки (молодняк)	5540075	10
5	Елово-мелколиственные леса	15481774	28
6	Селитебные земли, дороги, ЛЭП и другие линейные сооружения (суммарно)	6662228	12
7	Водоемы	7969907	14
8	Суходольные луга	1420627	3
9	Сырые луга и травяные (низинные) болота	2828922	5
10	Верховые и переходные болота	821512	1
11	Всего	56236865	100



**Рис. 3.** Оценка интенсивности облесения водораздельных лугов национального парка “Валдайский” по измерению с помощью дистанционных методов запасов надземной фитомассы ((а) 4-е градации шкалы: от 25 т/га луга до 100 т/га молодой березняк) и интенсивности транспирации ((б) максимум – у молодой березняка, средние показатели – луга с зарослями кустарников, низкие – луга без древесной растительности).

стоя еловым на зандрах и двучленах и т.д.). Во-вторых, широкое развитие *демутационных* (*постагрогенных, постпирогенных, после сплошных рубок и пр.*) процессов, которые представлены сейчас на разных стадиях, в т. ч. предклимаксных. “Плужный след” и следы многочисленных пожаров в разновозрастных лесах парка показывают, что они широко охвачены вторичной сукцессией, в некоторых случаях еще ее длительно-производными стадиями (березняков, осинников, сероольшаников, сосняков и пр.). В-третьих, на залежах и на водораздельных послелесных лугах в границах парка происходит *постепенное облесение – формирование загущенных насаждений березы – жердяка или редких насаждений сосны*. Эти процессы также можно отнести к демутации, но часто они носят *дигрессивно-демутационный характер*. Нами с помощью оригинальной методики анализа дистанционной информации (многолетних изменений запасов надземной фитомассы и параметров транспирации растительности) проведены измерения интенсивности облесения водораздельных лугов (рис. 3), которая с 1990 г. в целом в границах парка составила около 10–15% площади суходольных лугов.

*Разнообразие синтаксонов фрагментированного лесного покрова Валдая.* В нашей с профессором

Я. Матушкевичем статье (Matuszkiewicz et al., 2014) показана близость синтаксономического разнообразия лесов Северной Польши и Валдая (в границах Новгородской области). В значительной степени она определяется сходством и возрастом аграрного освоения хвойно-широколиственных восточно-европейских лесов, сформировавшихся на конечно-моренных ландшафтах, образовавшихся после последнего оледенения. На Валдае представлены следующие классы лесных синтаксонов: бореальные хвойные леса Евразии – *Vaccinio-Piceetea*, неморальные леса Европы – *Quercio-Fagetea*, заболоченные леса *Alnetea glutinosa* (табл. 3).

Как было показано ранее, многовековое аграрное использование лесов Валдая привело к формированию здесь исключительного синтаксономического разнообразия луговой (Белоновская и др., 2014, 2016, 2019а, б) и лесной (Коротков, 1991; Морозова, 2016) растительности. Класс *Vaccinio-Piceetea* в наше время представлен здесь двумя широко распространенными ассоциациями: асс. *Monotropo hypopitys-Pinetum sylvestris* союза *Dicrano-Pinion* и асс. *Maianthemo bifolii-Piceetum abietis* союза *Vaccinio-Piceion*. Они занимают доминирующие позиции в холмистом конечно-моренном ландшафте, на зандровых и флювиогляциальных равнинных участках, на ранее доступных для распашки песчаных и супесчаных почвах и, как показывает повсеместное распространение здесь “плужного слоя”, прошедших длительный период использования под пашню. Аналогичным образом в союзе *Quercio-Fagetea* в сфере аграрного освоения оказались практически все контуры лесной растительности на богатых карбонатных почвах, в т.ч. дубравы – на “звонцах” асс. *Trollio-Quercetum*, ельники травяные – на слабоподзоленных суглинках и супесях асс. *Rhodobryo-Piceetum*, и в меньшей степени травяные сероольшаники асс. *Urtico-Alnetum*, которые вовлекались в сельскохозяйственное использование при приозерном расселении и создании огородов на берегах озер. Конечно, сукцессионный статус, фитоценотическое разнообразие и ботанико-географические особенности местных сероольшаников, распространенных в различных местообитаниях и расширяющих свои позиции в связи с феноменом зарастания залежей, требуют уточнения.

Близкая картина синтаксономического разнообразия постагрогенной лесной растительности на эродированных склонах и равнинах отмечается и в других регионах конечно-моренных образований – “поозерьях”: на севере Германии, на Мазурских озерах в Польше ((Matuszkiewicz et al., 2014), Латвии, Литве, Белоруссии, Псковской, Ленинградской и Тверской областях.

**Таблица 3.** Основные таксоны флористической классификации лесов национального парка “Валдайский” и их соотнесение с типами лесов по доминантной и лесохозяйственной классификации

Основные синтаксоны флористической классификации лесов национального парка “Валдайский” (Коротков, 1990 с добавлениями и уточнениями)					Сообщества доминантной классификации	Лесохозяйственные типы леса
класс	порядок	союз	подсоюз	ассоциация		
<i>Vaccinio-Piceetea</i>	<i>Cladonio-Vaccinietalia</i>	<i>Dicrano-Pinion</i>		<i>Monotropo-Pinetum</i>	Сосняки кустарничково-зеленомошные	Сосняк (с елью) чернично-брусничный, вересково-лишайниковый или чернично-ландышевый на дренированных песках
	<i>Vaccinio-Piceetalia</i>	<i>Vaccinio-Piceion</i>	<i>Sphagno-Piceenion</i>	<i>Carici-canescens-Betuletum</i>	Березняки (с елью) долгомошно-сфагновые	Березняк (с елью) осоково-сфагновый на низинных торфах
			<i>Eu-Piceenion</i>	<i>Maianthemo-Piceetum</i>	Ельники кустарничково-зеленомошные	а) Ельник с сосной зеленомошный на дренированных супесях, ельник майниково-зеленомошный на дренированных супесях и суглинках; б) березняк (с елью) чернично-брусничный на дренированных супесях и суглинках
<i>Quercus-Fagetea</i>	<i>Fagetalia sylvatica</i>	<i>Alno-Padion</i>	<i>Alnenion glutinoso-incanae</i>	<i>Urtico-Alnetum</i>	Сероольшаники травяные	Сероольшаник высокотравный или травяной на слабо дренированных суглинках, березняк травяно-дубравный на дренированных суглинках
			<i>Carpinion betuli</i>		<i>Rhodobryo-Piceetum</i>	Ельники мелко-травно-зеленомошные
				<i>Trollio-Quercetum</i>	Дубняки на “звонцовых” глинах	Широколиственные леса на “звонцовых” глинах
	<i>Quercetalia robori-petraeae</i>	<i>Luzulo-Fagion</i>		<i>Rubus saxatilis-Populetum</i>	Осинникитравяные	Осинник травяной на слабо дренированных супесях
<i>Alnetea glutinosae</i>	<i>Alnetalia glutinosae</i>	<i>Alnion glutinosae</i>		<i>Climacio-Piceetum</i>	Березняки болотно-травяные	Ельник черноольшаник или березняк таволгово-вейниковый на низинных торфах или травяной на сырых перегнойных почвах
<i>Vaccinietea uliginosi</i>	<i>Vaccinietalia uliginosi</i>	<i>Pino-Ledetum</i>		<i>Chamaedaphno-Ledetum</i>	Сосняки долгомошно-сфагновые или кустарничково-сфагновые	Сосняк багульниковый на верховых торфах

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Фрагментация лесов национального парка “Валдайский”, как и всей Валдайской возвышенности, и современная структура ее растительного покрова развивались около 2000 лет. Сформировался уникальный лесо-луго-полевой ландшафт — емкий в отношении биологического и ценоtiche-

ского (синтаксономического) разнообразия. Выявляемые особенности природной и антропогенной мозаики лесов позволяют более обоснованно регулировать хозяйственную, в т.ч. и рекреационную деятельность в границах парка, и не допускать снижения биоразнообразия из-за потерь вторичных по генезису, но важных для природоохран-ных целей растительных сообществ. Современные

процессы зарастания лесом залежей, сенокосов и пастбищ меняют пространственную структуру растительного покрова, где лесистость уже достигает 80%. Из-за этих процессов снижаются рекреационные качества исторически сложившегося на Валдае древнерусского лесо-луго-полевого ландшафта озерного края, который был и остается привлекательным для туристов и ценным объектом сохранения природно-культурного наследия.

По результатам исследований можно сделать следующие выводы:

1. Агрогенная трансформация лесов территории национального парка “Валдайский”, согласно материалам споро-пыльцевого анализа (Климанов и др., 2010; Носова и др., 2014; Tishkov et al., 2021), проявляется уже с 2300–2600 кал. л. н., а после 1800–1500 кал. л. н., судя по доминированию пыльцы вторичных лесов и непрерывному присутствию в диаграммах пыльцы трав и культурных растений, климатогенная динамика перестает доминировать, а агрогенная динамика становится повсеместной и местами необратимой.

2. Выявляемые индикаторы агрогенной трансформации лесной растительности в спорово-пыльцевых спектрах (табл. 1) касаются не только соотношения сумм древесной пыльцы и пыльцы трав, отражающего пропорцию площадей элементов лесо-луго-полевого ландшафта, прежде всего – водораздельных лугов, но и изменений доли пыльцы разных групп древесных пород, индицирующих сведение зональных лесов – дубрав и ельников – и их замещение вторичными лесами – березняками, сосняками, сероольшаниками.

3. Устойчивое (в некоторых случаях “волнообразное”) появление в спектрах спор и пыльцы пиропитных растений: зеленых мхов, орляка соснякового (*Pteridium pinetorum*), иван-чая (*Onagraceae*) и др. – свидетельствует о подсечно-огневом типе землепользования и сложившейся ритмике вовлечения в него лесов.

4. Все прочие индикаторы агрогенной трансформации лесов в прошлом (присутствие пыльцы культивируемых растений, сорняков, луговых трав и видов растений, свойственных разным стадиям пасквальной дигрессии) не могут рассматриваться по-отдельности, а лишь в совокупности с анализом изменений растительности и “характерного времени” проявления их форм.

5. В дополнение к ранее высказанным предположениям о наследовании “полевой” структуры ландшафта (Тишков, 1994; Белоновская и др., 2014) в современном лесном покрове Валдая доказана антропогенная природа размерности его современных контуров и индекса их фрагментированности. Оригинальные методы анализа космической информации позволили выявить размерность современных контуров лесной растительности. Средняя площадь условно гомогенного

контура составила около 1.9 га (от 0.8–1.2 га для осинников и березняков до 2.3–2.7 га для сосновых и еловых лесов), что совпадает со средними размерами аграрных контуров, выявляемых при оценке структуры агроландшафта вокруг поселений до начала функционирования национального парка “Валдайский”. Индекс фрагментированности растительности Валдая в границах контуров современного покрова (сосновых, еловых, осиновых и березовых лесов и лугов) составил 0.18–0.24, что показывает не только единство их аграрного генезиса (на месте лесных расчисток и пашни), но и многовековое существование этих мелких участков в цикле аграрного использования.

6. Синтаксономический анализ лесной растительности позволил определить исходное соотношение, разнообразие синтаксонов леса и место актуальной пространственной структуры лесов Валдая, в т. ч. в условиях повсеместного развития демулационных процессов.

7. Элементы ландшафта, определяемые природными факторами (геологическими, палеогеографическими, геоморфологическими и геохимическими), площади которых колеблются в пределах сотен и тысяч га, до хозяйственного освоения занимались однородными в синтаксономическом отношении лесами, т.е., например, массивы коренных дубрав и, возможно, елово-широколиственных лесов до появления оседлых земледельцев на Валдае занимали полностью однородные элементы мезорельефа и контура четвертичных отложений.

8. В современной динамике лесов территории парка выявляются 3 группы явлений: (1) развитие резерватогенных сукцессий, проходящих в условиях заповедности, полного прекращения аграрных и лесохозяйственных нагрузок и борьбы с лесными пожарами, (2) широкое развитие демулационных (постагрогенных, постпирогенных, после сплошных рубок и осушения болот процессов, которые представлены сейчас на разных стадиях, в т.ч. предклимаксных), (3) постепенное облесение залежей и суходольных лугов, которое носит часто дигрессивно-демулационный характер.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авдеев А.Н. В лесах Новгородчины. Краткий очерк истории развития лесных отношений и науки о лесе на Новгородской земле. Старая Русса, 1998. 176 с.
- Александровский А.Л., Анненков В.В., Глушко В.В., Истомина Э.Г., Николаев В.И., Постников А.В., Хотинский Н.А. Антропогенные индикаторы пыльцевых спектров голоценовых отложений // Источники и методы исторических реконструкций изменений окружающей среды. М., 1991. Т. 8. С. 7–18.
- Базилевич Н.И., Гребенщиков О.С., Тишков А.А. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М.: Наука, 1986. 297 с.

- Белоновская Е.А., Кренке-мл. А.Н., Тишков А.А., Царевская Н.Г.* Природная и антропогенная фрагментация растительного покрова Валдайского поозерья // Изв. РАН. Сер. геогр. 2014. № 5. С. 67–82.
- Белоновская Е.А., Тишков А.А., Царевская Н.Г.* Луга в системе сохранения традиционного агроландшафта национального парка Валдайский (Новгородская область) // Проблемы региональной экологии. 2016. № 4. С. 112–122.
- Белоновская Е.А., Виноградова В.В., Пономарев М.А., Тишков А.А., Царевская Н.Г.* Оценка рекреационного потенциала национального парка “Валдайский” // Известия РАН. Сер. геогр. М.: Наука, 2019а. № 4. С. 97–111.
- Белоновская Е.А., Тишков А.А., Царевская Н.Г.* Разнообразие лугов национального парка “Валдайский” // Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада. 2019б. № 149. С. 30–40.
- Глазов М.В.* Роль животных в экосистемах еловых лесов. М.: ИГРАН, 2004. 239 с.
- Гоби Х.Я.* О влиянии Валдайской возвышенности на географическое распространение растений в связи с очерком флоры западной части Новгородской губернии: Дис. на степ. магистра ботаники. Санкт-Петербург: тип. В. Демакова, 1876. 168 с.
- Гуман М.А., Хотинский Н.А.* Антропогенные изменения растительности центра Русской равнины в голоцене (по палинологическим данным) // Антропогенные факторы в истории развития современных экосистем. М.: Наука, 1981. С. 7–19.
- Зайцев В.М.* Культурное наследие Валдая. Валдай, НПВ. 2009. 108 с.
- Климанов В.А., Кожаринов А.В., Тишков А.А.* Палеогеоэкологические реконструкции динамики растительности и климата Валдайского поозерья в позднеледниковье в голоцене // Тр. национального парка “Валдайский”: Вып. 1. СПб, 2010. С. 254–261.
- Козлов Д.Н., Пузаченко М.Ю., Федяева М.В., Пузаченко Ю.Г.* Отображение пространственного варьирования свойств ландшафтного покрова на основе дистанционной информации и цифровой модели рельефа // Изв. РАН. Сер. геогр. 2008. № 4. С. 112–124.
- Комаров В.Л.* Дополнение к списку растений западных уездов Новгородской губернии. Санкт-Петербург: тип. В. Демакова, 1896. 15 с.
- Кренке А.Н., Пузаченко Ю.Г.* Построение карты ландшафтного покрова на основе дистанционной информации // Экологическое планирование и управление. 2008. № 2. С. 10–25.
- Коротков К.О.* Леса Валдая. М.: Наука, 1991. 160 с.
- Моисеев Б.Н.* Динамика продуктивности лесных биогеоценозов Валдая // Вопр. охраны и рац. использ. раст. мира. 1988. С. 64–70.
- Моисеев Б.Н.* Исследования лесов Валдая как научная основа создания национального природного парка. 2005. <http://biodat.ru/doc/lib/moiseev2.htm>. Дата обращения 12.03.2022 г.
- Молчанов А.А.* Влияние леса на окружающую среду. М., 1973. 353 с.
- Морозова О.В., Белоновская Е.А., Царевская Н.Г.* Сосудистые растения национального парка Валдайский. Флора и фауна национальных парков (Аннотированный список видов). Вып. 7. М.: Изд. Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия ИПЭЭ РАН М. 2010. 95 с.
- Морозова О.В.* Леса широколиственно-хвойной зоны Европейской России (синтаксономический обзор) // Сборник научных трудов государственного никитского ботанического сада. 2016. Т. 143. С. 118–125.
- Носова М.Б., Новенко Е.Ю., Зерницкая В.П., Дюжова К.В.* Палинологическая индикация антропогенных изменений растительности восточно-европейских хвойно-широколиственных лесов в позднем голоцене // Изв. РАН. Сер. геогр. 2014. № 4. С. 35–43.
- Организация экосистем ельников южной тайги / Под ред. Базилевич Н.И., Исакова Ю.А. М.: Ин-т географии АН СССР, 1979. 220 с.
- Седов В.В.* Ранний этап славянского расселения в лесной зоне Восточной Европы // Археология и история Пскова и Псковской земли. Псков, 2000. С. 183–190.
- Структура и функционирование экосистем южной тайги Валдая. М.: ИГАН, 1986. 293 с.
- Тишков А.А.* Естественная и антропогенная динамика еловых лесов Валдая // Организация экосистем ельников южной тайги. М.: Ин-т географии АН СССР, 1979. С. 30–69.
- Тишков А.А.* Продуктивность экосистем болот экспериментального бассейна “Таежный лог” (Новгородская обл., Валдай) // Структура и функционирование экосистем южной тайги. М.: Ин-т географии АН СССР, 1986. С. 177–201.
- Тишков А.А.* Оптимизация агроландшафта Валдая. Структура сельскохозяйственных угодий // Изв. РАН. Сер. геогр. 1994. № 3. С. 74–84.
- Тишков А.А.* К истории биогеографических и экологических исследований Института географии РАН на территории национального парка “Валдайский” // Тр. национального парка “Валдайский”. Вып. 1. СПб, 2010. С. 151–161.
- Тишков А.А.* Ландшафтная основа происхождения названия “Валдай” // Изв. РАН. Сер. геогр. 2014. № 1. С. 109–119.
- Тишков А.А.* Как и какое сохранять биоразнообразие лесов Европейской России? Реплика сторонника актуальной биогеографии // Лесоведение. 2015. № 5. С. 379–387.
- Тишков А.А., Белоновская Е.А., Морозова О.В., Царевская Н.Г.* К истории геоботанических исследований в Институте географии РАН // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Мат-лы Всерос. конф. (Санкт-Петербург, 20–24 сентября 2011 г.). Том 1: Разнообразие типов растительных сообществ и вопросы их охраны. География и картография растительности. История и перспективы геоботанических исследований. СПб, 2011. С. 453–455.
- Федоров С.Ф.* Исследование элементов водного баланса в лесной зоне Европейской территории СССР. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 264 с.
- Чибилев А.А., Тишков А.А.* Столетие Постоянной природоохранительной комиссии ИРГО. М.: Русское географическое общество, 2012. 94 с.
- Чибилев А.А., Тишков А.А.* История заповедной системы России. М.: Постоянная природоохранительная комиссия РГО, 2018. 218 с.

Цветков М.А. Изменение лесистости Европейской России с конца XVII столетия по 1914 год. М.: АН СССР, 1957. 213 с.

Экология и продуктивность лесов Нечерноземья (на примере Валдая) / Под ред. М.А. Глазовской. М.: МГУ, 1980. 142 с.

Matuszkiewicz J.M., Bielonska E., Kowalska A., Carievska N., Baranowski J., Winogradova V., Tishkov A., Litvinova E. Bi-  
ałowieża Forest (NE-Poland) and Valdaj (NW-Russia) –

biogeographical characteristics of eutrophic deciduous forests // *Quaestiones Geographicae*. 2014. V. 33. № 3. P. 111–123.

Tishkov A.A., Tsarevskaya N.G., Novenko E.Yu., Belonovskaya E.A. Diagnostics of the beginning of agricultural development of the northwest of the East European plain by spore–pollen spectra // *Doklady Earth Sciences*. 2021. V. 499. № 2. P. 686–692.

## Fragmentation and Diversity of the “Valdaisky” National Park Forests

Ye. A. Belonovskaya<sup>1, \*</sup>, A. N. Krenke<sup>1</sup>, A. A. Tishkov<sup>1</sup>, N. G. Tsarevskaya<sup>1</sup>, and I. G. Khmelshchikova<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Geography of the RAS, Staromonetny ln. 29, Moscow 119017, Russia*

<sup>2</sup>*“Valdaisky” National Park, Pobedy st. 5, Valdaj, Novgorodsky region, 175400 Russia*

\*E-mail: belena@igras.ru

The article discusses the current mosaic, syntaxonomic diversity and their forming elements in the modern dynamics of the forests of the Valdaisky National Park. With the help of the remote methods of the forest cover monitoring, a complex assessment was carried out, covering the degree of its inherited natural and anthropogenic fragmentation, the ratio of areas occupied by different forest communities, and the intensity of meadow afforestation after 1990 (the year when the national park was created). Based on high-resolution Sentinel-2B (2017) space images (10–60 m), a fragment of the Valdai forestry unit’s map was created, recording their current state, natural and anthropogenic mosaicity and successional trends. To assess the diversity of forest communities, the main syntaxa of the floristic classification of the park’s vegetation and the forests themselves were identified, and their correlation with the dominant classification and forestry typology units was clarified. A brief retrospective analysis of the region’s agrarian development and its consequences for the structure and dynamics of the park’s forests was given. The conclusion was made about the development of the conservation-driven successions (afforestation of meadows) in recent decades and the strengthening of the recreational digression of forests in the coastal zone of lakes Velye, Valdaiskoye, Uzhin, etc. It was also noted that the park’s old-Russian forest-field-meadow landscape that has been forming for centuries on the Valdaj upland, the one characterised by high biological and landscape diversity, is currently deteriorating. Identifying the regularities in the natural and anthropogenic landscape mosaic should make it possible to regulate the permitted economic activities on the park lands, including recreational, in a more rational manner, and prevent a decrease in the initial biodiversity.

*Keywords: structure, diversity and dynamics of forests, “Valdaisky” national park, natural and anthropogenic fragmentation, successions, digressive-demutational processes, remote methods, syntax of the forest vegetation.*

**Acknowledgements:** The paper has been prepared within the framework of the State contract FMGE-2019-0007 (AAAA-A19-119021990093-8).

## REFERENCES

Aleksandrovskii A.L., Annenkov V.V., Glushko V.V., Istomina E.G., Nikolaev V.I., Postnikov A.V., Khotinskii N.A., Antropogennye indikatory pyl'tsevykh spektrov golotse-novykh otlozhenii (Anthropogenic indicators of pollen spectra of Holocene deposits), In: *Istochniki i metody istoricheskikh rekonstruktsii izmenenii okruzhayushchei sredy* (Sources and methods of historical reconstructions of environmental changes), Moscow, 1991, Vol. 8, pp. 7–18.

Avdeev A.N., *V lesakh Novgorodchiny. Kratkii ocherk istorii razvitiya lesnykh otoshenii i nauki o lese na Novgorodskoi zemle* (In the forests of the Novgorod region. A brief outline of the history of the development of forest relations and forest science on Novgorod land), Staraya Russa, 1998, 176 p.

Bazilevich N.I., Grebenshchikov O.S., Tishkov A.A., *Geograficheskie zakonomernosti struktury i funktsionirovaniya ekosistem* (Geographic patterns of ecosystems' structure and functioning), Moscow: Nauka, 1986, 296 p.

Belonovskaya E.A., Krenke-Ml. A.N., Tishkov A.A., Tsarevskaya N.G., Prirodnaya i antropogennaya fragmentatsiya rastitel'nogo pokrova Valdaiskogo poozer'ya (Natural and anthropogenic fragmentation of vegetation of Valdaj lake area), *Izv. RAN. Ser. geogr*, 2014, No. 5, pp. 67–82.

Belonovskaya E.A., Tishkov A.A., Tsarevskaya N.G., Luga v sisteme sokhraneniya traditsionnogo agrolandshafta natsional'nogo parka Valdaiskii (Novgorodskaya oblast') (Meadows in the system of conservation of traditional agricultural landscape of the Valdai National Park (the Novgorod region)), *Problemy regional'noi ekologii*, 2016, No. 4, pp. 112–122.

Belonovskaya E.A., Tishkov A.A., Tsarevskaya N.G., Raznoobrazie lugov natsional'nogo parka “Valdaiskii” (Meadow diversity of the Valdaisky National Park), *Sbornik nauchnykh trudov Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada*, 2019b, No. 149, pp. 30–40.

Belonovskaya E.A., Vinogradova V.V., Ponomarev M.A., Tishkov A.A., Tsarevskaya N.G., Otsenka rekreatsionnogo

- potentsiala natsional'nogo parka "Valdaiskii" (Evaluating the recreation potential of the National Park "Valdaiskiy" (Novgorodskaya oblast, Russia)), *Izvestiya RAN. Ser. geograf.*, 2019a, No. 4, pp. 97–111.
- Chibilev A.A., Tishkov A.A., *Istoriya zapovednoi sistemy Rossii* (The history of the natural reserve system of Russia), Moscow: Postoyannaya prirodokhranitel'naya komissiya RGO, 2018, 218 p.
- Chibilev A.A., Tishkov A.A., *Stoletie Postoyannoi prirodokhranitel'noi komissii IRGO* (Centenary of the Permanent Environmental Commission of the IRGS), Moscow: Russkoe geograficheskoe obshchestvo, 2012, 94 p.
- Ekologiya i produktivnost' lesov Nechernozem'ya (na primere Valdaya)*, (Ecology and productivity of the forests of the Nonblack Soil Zone (case study of Valdai)), Moscow: MGU, 1980, 142 p.
- Fedorov S.F., *Issledovanie elementov vodnogo balansa v lesnoi zone Evropeiskoi territorii SSSR* (Study of the elements of the water balance in the forest zone of the European territory of the USSR), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1977, 264 p.
- Glazov M.V., *Rol' zhivotnykh v ekosistemakh elovykh lesov* (The role of animals in spruce forest ecosystems), Moscow: IGRAN, 2004, 239 p.
- Gobi K.Y., *O vliyaniy Valdaiskoi vozvyshehnosti na geograficheskoe rasprostranenie rastenii v svyazi s ocherkom flory zapadnoi chasti Novgorodskoi gubernii: Diss. na step. magistra botaniki* (On the influence of the Valdai Upland on the geographical distribution of plants in connection with an outline of the flora of the western part of the Novgorod province. Master's of Botany Thesis), Saint Petersburg: tip. V. Demakova, 1876, 168 p.
- Guman M.A., Khotinskii N.A., Antropogennyye izmeneniya rastitel'nosti tsentra Russkoi ravniny v golotsene (po palinologicheskim dannym) (Anthropogenic changes in the vegetation of the center of the Russian Plain in the Holocene (according to palynological data)), In: *Antropogennyye faktory v istorii razvitiya sovremennykh ekosistem* (Anthropogenic factors in the history of the development of modern ecosystems), Moscow: Nauka, 1981, pp. 7–19.
- Klimanov V.A., Kozharinov A.V., Tishkov A.A., Paleogeologicheskie rekonstruktsii dinamiki rastitel'nosti i klimata Valdaiskogo poozer'ya v pozднеlednikov'e v golotsene (Paleogeocological reconstructions of vegetation and climate dynamics in the Valdai Lake District in the Late Glacial in the Holocene), *Tr. natsional'nogo parka "Valdaiskii"*, 2010, Vol. 1, pp. 254–261.
- Komarov V.L., *Dopolnenie k spisku rastenii zapadnykh uezdov Novgorodskoi gubernii* (Addition to the list of plants of the western districts of the Novgorod province), Saint Petersburg: tip. V. Demakova, 1896, 15 p.
- Korotkov K.O., *Lesy Valdaya* (Forests of the Valdai), Moscow: Nauka, 1991, 160 p.
- Kozlov D.N., Puzachenko M.Y., Fedyaeva M.V., Puzachenko Y.G., Otobrazhenie prostranstvennogo var'irovaniya svoystv landshaftnogo pokrova na osnove distantsionnoi informatsii i tsifrovoi modeli rel'efa (Representation of spatial variations of the landscape cover features based on remote-sensing data and digital elevation model), *Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk. Seriya geograficheskaya*, 2008, No. 4, pp. 112–124.
- Krenke A.N., Puzachenko Y.G., Postroenie karty landshaftnogo pokrova na osnove distantsionnoi informatsii (Landscape cover mapping based on remote data), *Ekologicheskoe planirovanie i upravlenie*, 2008, No. 2, pp. 10–25.
- Matuszkiewicz J.M., Belonovska E., Kowalska A., Carievska N., Baranovski J., Winogradova V., Tishkov A., Litvinova E., Białowieża Forest (NE-Poland) and Valdai (NW-Russia) – biogeographical characteristics of eutrophic deciduous forests, *Quaestiones Geographicae*, 2014, Vol. 33, No. 3, pp. 111–123.
- Moiseev B.N., Studies of the Valdai forests as a scientific basis for the creation of a national nature park. 2005 available at: <http://biodat.ru/doc/lib/moiseev2.htm>. (March 12, 2022)
- Moiseev B.N., Dinamika produktivnosti lesnykh biogeotsenozov Valdaya (Dynamics of productivity of Valdai forest biogeocenoses), In: *Vopr. okhrany i rats. ispol'z. rast. mira* (Issues of protection and rational use of the plant world), 1988, pp. 64–70.
- Molchanov A.A., *Vliyanie lesa na okruzhayushchuyu sredu* (The impact of the forest on the environment), Moscow: 1973, 353 p.
- Morozova O.V., Belonovskaya E.A., Tsarevskaya N.G., *Sosudistyye rastenii natsional'nogo parka Valdaiskii. Flora i fauna natsional'nykh parkov (Annotirovannyi spisok vidov)* (The vascular plants of Valdai national park. Flora and fauna of national parks (Annotated list of species)), Moscow: Izd. Komissii RAN po sokhraneniyyu biologicheskogo raznoobraziya IPEE RAN, 2010, Issue 7, 95 p.
- Morozova O.V., Lesa shirokolistvenno-khvoynoi zony Evropeiskoi Rossii (sintaksonomicheskii obzor) (Forests of deciduous-coniferous zone of European Russia (syntaxonomical review)), *Sbornik nauchnykh trudov gosudarstvennogo nikit'skogo botanicheskogo sada*, 2016, Vol. 143, pp. 118–125.
- Nosova M.B., Novenko E.Y., Zernitskaya V.P., Dyuzhova K.V., Palinologicheskaya indikatsiya antropogennykh izmenenii rastitel'nosti vostochno-evropeiskikh khvoynoshirokolistvennykh lesov v pozднеm golotsene (Palynological indication of anthropogenic plant cover changes in the Eastern-European coniferous-broadleaf forests in the late Holocene), *Izv. RAN. Ser. geogr.*, 2014, No. 4, pp. 35–43.
- Organizatsiya ekosistem el'nikov yuzhnoi taigi* (Organization of ecosystems of southern taiga spruce forests), Moscow: In-t geografii AN SSSR, 1979, 220 p.
- Sedov V.V., Rannii etap slavyanskogo rasseleniya v lesnoi zony Vostochnoi Evropy (Early stage of Slavic settlement in the forest zone of Eastern Europe), In: *Arkheologiya i istoriya Pskova i Pskovskoi zemli* (Archeology and history of Pskov and the Pskov land), Pskov, 2000, pp. 183–190.
- Struktura i funktsionirovanie ekosistem yuzhnoi taigi Valdaya*, (Structure and functioning of the ecosystems of the southern taiga of Valdai), Moscow: IGAN, 1986, 293 p.
- Tishkov A.A., Belonovskaya E.A., Morozova O.V., Tsarevskaya N.G., K istorii geobotanicheskikh issledovaniy v Institute geografii RAN (On the history of geobotanical research at the Institute of Geography of the Russian Academy of Sciences), *Otechestvennaya geobotanika: osnovnyye vekhi i perspektivy* (National geobotany: main milestones and prospects), Saint Petersburg, Proc. of All-Russian Conf., September 20–24, 2011, Saint Petersburg, 2011, Vol. 1: Raznoobrazie tipov rastitel'nykh soobshchestv i voprosy ikh okhrany. Geografiya i kartografiya rastitel'nosti. Istoriya i perspektivy geobotanicheskikh issledovaniy (Diversity of types of plant communities and issues of their

protection. Geography and cartography of vegetation. History and prospects of geobotanical research), pp. 453–455.

Tishkov A.A., Estestvennaya i antropogennaya dinamika elovykh lesov Valdai (Natural and anthropogenic dynamics of spruce forests of Valdai), In: *Organizatsiya ekosistem el'nikov yuzhnoi taigi* (Organization of ecosystems of spruce forests of the southern taiga), Moscow: In-t geografii AN SSSR, 1979, pp. 30–69.

Tishkov A.A., K istorii biogeograficheskikh i ekologicheskikh issledovaniy Instituta geografii RAN na territorii natsional'nogo parka "Valdaiskii" (On the history of biogeographic and ecological research of the Institute of Geography of the Russian Academy of Sciences on the territory of the Valdaisky National Park), *Tr. natsional'nogo parka "Valdaiskii"*, 2010, Issue 1, pp. 151–161.

Tishkov A.A., Kak i kakoe sokhranyat' bioraznoobrazie lesov Evropeiskoi Rossii? Replika storonnika aktual'noi biogeografii (How to conserve the biodiversity and which forest biodiversity should be preserved in the European part of Russia? A speech of the follower of the actual biogeography), *Lesovedenie*, 2015, No. 5, pp. 379–387.

Tishkov A.A., Landshaftnaya osnova proiskhozhdeniya nazvaniya "Valdai" (Landscape framework of the origin of

the Valdai toponym), *Izv. RAN. Ser. geogr*, 2014, No. 1, pp. 109–119.

Tishkov A.A., Optimizatsiya agrolandshafta Valdai. Struktura sel'skokhozyaistvennykh ugodii (Optimization of the agricultural landscape of Valdai. The structure of agricultural land), *Izv. RAN. Ser. geogr*, 1994, No. 3, pp. 74–84.

Tishkov A.A., Produktivnost' ekosistem bolot eksperimental'nogo basseina "Taezhnyi log" (Novgorodskaya obl., Valdai) (Productivity of marsh ecosystems of the experimental basin "Taiga log" (Novgorod region, Valdai)), In: *Struktura i funktsionirovanie ekosistem yuzhnoi taigi* (Structure and functioning of ecosystems of the southern taiga), Moscow: In-t geografii AN SSSR, 1986, pp. 177–201.

Tishkov A.A., Tsarevskaya N.G., Novenko E.Yu., Belonovskaya E.A., Diagnostics of the beginning of agricultural development of the northwest of the East European plain by spore–pollen spectra, *Doklady Earth Sciences*, 2021, Vol. 499, No. 2, pp. 686–692.

Tsvetkov M.A., *Izmenenie lesistosti evropeiskoi Rossii s kontsa XVII stoletiya po 1914 god* (Change of forest coverage of European Russia since the end of 17th century till 1914), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1957, 213 p.

Zaitsev V.M., *Kul'turnoe nasledie Valdai* (Cultural heritage of Valdai), Valdai, 2009, 108 p.

УДК 502.75

## ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ КСЕРО-МЕЗОФИТНЫХ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ ЮГО-ЗАПАДА РОССИИ<sup>1</sup>

© 2022 г. Ю. А. Семенищенков\*

Брянский государственный университет имени академика И.Г. Петровского,  
ул. Бежицкая, д. 14, Брянск, 241036 Россия

\*E-mail: yuricek@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.03.2022 г.

После доработки 08.04.2022 г.

Принята к публикации 07.06.2022 г.

Ксеро-мезофитные широколиственные леса – важная составляющая общего разнообразия лесной растительности Юго-Запада России. Эти сообщества относятся к двум эколого-географическим группам: дубовым разнотравным флористически богатым лесам Сарматского региона и дубовым разнотравным остепненным лесам Понтического региона. Цель настоящей статьи – дать анализ флоры ксеро-мезофитных лесов для обоснования их природоохранной значимости в регионе. В ценофлоре ксеро-мезофитных широколиственных лесов отмечены 508 видов сосудистых растений и 30 видов мохообразных. Сообщества характеризуются наибольшей флористической насыщенностью среди всех групп широколиственных лесов в изучаемом регионе, что было установлено на основе сравнения 1296 геоботанических описаний широколиственных лесов Юго-Запада России. Проявление высокого флористического разнообразия ксеро-мезофитных сообществ – значительная ботанико-географическая и экологическая гетерогенность ценофлоры, что демонстрируют спектры геоэлементов/полизональных групп и экоморф. В соответствии с результатами ДСА-ординации, наибольшие значения флористической насыщенности и выровненности обилия видов наблюдаются у субконтинентальных сообществ ксеро-мезофитных лесов в северной части их ареала в местообитаниях с наиболее бедными минеральным азотом умеренно увлажненными почвами. В ценофлоре ксеро-мезофитных широколиственных лесов Юго-Запада России выявлено 79 видов сосудистых растений, занесенных в Красные книги России (2008) или субъектов РФ на Юго-Западе страны. Среди охраняемых наиболее многочисленны виды трех групп: тепло- и светолюбивые южные по происхождению субпонтические (лесостепные), мезофильные неморальные виды широколиственных лесов и ксерофильные понтические (степные) виды. Можно считать сообщества изучаемого типа своеобразными проводниками лесостепных и степных видов к северу, в зону широколиственных лесов; к юго-востоку, напротив, такие сообщества становятся рефугиумами некоторых северных, в том числе бореальных и суббореальных видов.

*Ключевые слова:* ксеро-мезофитные леса, флористическое разнообразие, экологические факторы, Юго-Запад России.

DOI: 10.31857/S0024114822060092

Флористическое разнообразие лесных сообществ – важнейший показатель их экологического состояния, индикатор антропогенных нарушений и способности растительного покрова к восстановлению в условиях глобального преобразования экосистем человеком. Анализу зависимости основных показателей разнообразия флоры (состава, структуры, динамики) посвящены многочисленные исследования фитоценологов и экологов (Maggalef, 1958; Whittaker, 1972; Magurran, 1988; Василевич, 1992; Юрцев, 1992; Zobel, 1992; Palmer,

1994; Hooper, Vitousek, 1997; Zobel et al., 1998; Cardinale et al., 2000; Duffy, 2002; Лебедева и др., 2004; Hooper et al., 2005; Морозова, 2008; Grime, 2009; Миркин, Наумова, 2012; Онипченко, 2013; и др.).

Особую эколого-географическую группу лесной растительности Юго-Запада России составляют так называемые ксеро-мезофитные леса, неоднократно привлекавшие внимание исследователей в этом регионе (Булохов, 1991; Морозова, 1999; Булохов, Соломещ, 2003; Булохов, Харин, 2008; Семенищенков, 2009, 2012, 2016; Зеленая книга ..., 2012; Булохов, Семенищенков, 2013; Семенищенков, Полуянов, 2014; и др.). В соответствии с лесной типологией, эти леса можно называть дубовыми (и производными) или дубовыми

<sup>1</sup> Работа выполнена при частичной финансовой поддержке департамента природных ресурсов и экологии Брянской области (госконтракт №016/20 от 19.05.2020, госконтракт №03/21 от 13.04.2021).

с участием сосны разнотравными; их местообитания соответствуют типам лесорастительных условий  $D_2$  и  $C_2$  (они иногда формируются в условиях суборей с участием сосны). С позиций флористической классификации растительность ксеромезофитных широколиственных лесов на Юго-Западе России представлена сообществами двух союзов. Союз *Betonic officinalis*–*Quercion roboris* Goncharenko et Semenishchenkov in Goncharenko et al. 2020 объединяет ксеро-мезофитные флористически богатые дубовые леса Сарматского региона. Другой союз – *Scutellario altissimae*–*Quercion roboris* Goncharenko in Goncharenko et al. 2020 – представляет ксеро-мезофитные остепненные разнотравные дубовые леса Понтического региона (Goncharenko et al., 2020). Эти единицы входят в состав порядка *Quercetalia pubescenti-petraeae* Klika 1933 и класса *Quercetea pubescentis* Doing-Kraft ex Scamoni et Passarge 1959, объединяющие в Восточной Европе дубовые леса теплых и умеренно прохладных регионов неморальной зоны. В пределах своего ареала сообщества этих союзов соседствуют с широколиственными лесами других эколого-географических групп. Мезофитные леса на северо-западе региона относятся к союзу хвойно-широколиственных и широколиственно-хвойных лесов Русской равнины и Прибалтики *Quercus roboris*–*Tilion cordatae* Solomeshch et Laiviņš ex Bulokhov et Solomeshch in Bulokhov et Semenishchenkov 2015; в юго-восточной части, за пределами ареала ели европейской (*Picea abies* L.) на плакорах, – к союзу среднерусско-приволжских широколиственных лесов *Aceri campestris*–*Quercion roboris* Bulokhov et Solomeshch in Bulokhov et Semenishchenkov 2015 (класс *Carpino*–*Fagetea sylvaticae* Jakucs ex Passarge 1968). Ацидофитные дубовые и сосново-дубовые леса на бедных почвах в центральной части региона относятся к союзу *Vaccinio myrtilli*–*Quercion roboris* Bulokhov et Solomeshch 2003 класса *Quercetea robori-petraeae* Br. Bl. et Tx. ex Oberd. 1957. Пойменные преимущественно дубовые леса объединяет союз *Fraxino*–*Quercion roboris* Passarge 1968 в составе класса древесной пойменной растительности *Alno glutinosae*–*Populetea albae* P. Fukarek et Fabijanić 1968.

Высокое флористическое разнообразие ксеромезофитных лесов региона ранее отмечалась в литературе (Булохов, Семенищенков, 2013). Они обнаруживают значительное флористическое сходство с аналогичными сообществами из Центральной и Южной Европы, где подробно описаны в литературе (Семенищенков, 2016; Goncharenko et al., 2020). Однако распространение этих лесов за северо-восточными пределами ареалов некоторых важнейших древесных эдификаторов (в первую очередь граба обыкновенного (*Carpinus betulus* L.), бука лесного (*Fagus sylvaticus* L.), дуба скального (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.), дуба пушистого (*Q. pubescens* Willd.)) и утрата на градиен-

те Запад–Восток многочисленных западных и южных представителей флоры определяют ботанико-географическое своеобразие их сообществ в Восточной Европе (Булохов, Семенищенков, 2013; Семенищенков, 2016; Goncharenko et al., 2020). Уникальность данных лесов на Юго-Западе России связана с тем, что в их состав входят многочисленные различные по географическому происхождению виды, охраняемые в России или в ее субъектах. Однако до сих пор не был проведен специальный анализ флоры этих сообществ в регионе для обоснования их природоохранной значимости, что и стало целью настоящей работы.

*Природные условия района исследования.* Район исследования охватывает Юго-Запад России, лежащий практически полностью в пределах Среднерусской возвышенности Русской равнины. Ксеро-мезофитные леса встречаются здесь на эрозионных лессовых плато, в долинах наиболее крупных рек (Десна, Ипать, Ока), в ландшафтах ополей, сформировавшихся по возвышенным речным правобережьям, на древних речных террасах.

Данная территория располагается в области умеренного климата с четко выраженными холодными и теплыми периодами года. В соответствии с классификацией Кеппена–Гейгера (Kottek et al., 2006), регион характеризуется *Dfb*-типом климата (континентальный влажный с теплым летом). Среднегодовое количество осадков – от 450 мм – на северо-западе до 620 мм – на юго-востоке. Среднегодовая температура воздуха изменяется на данном географическом градиенте от 4.7 до 6.9°C.

В северо-западной части региона преобладают серые лесные суглинистые почвы, сформировавшиеся под широколиственными лесами. Серые и темно-серые почвы приурочены преимущественно к водораздельным пространствам и пологим склонам, в то время как светло-серые занимают более крутые склоны (Природа ..., 2012). На склоновых местностях представлен комплекс в разной степени смытых балочных почв. Для юго-востока региона характерно сочетание в разной степени оподзоленных и выщелоченных, типичных, среднегумусных и тучных мощных черноземов с серыми лесными почвами (Атлас ..., 2000). Леса изучаемого типа занимают и специфические местообитания – склоны речных долин, балок и прибалочные плато с близким залеганием и выходом на поверхность карбонатных пород (мела, мергеля, известняка).

Данная территория представляет собой староосвоенный регион со значительно трансформированной природой. Лесистость территории – от 45% – на северо-западе до 4–5% – на юго-востоке. В связи с интенсивным уничтожением человеком широколиственные леса сохранились мелкими фрагментами на фоне сельскохозяйственных

земель. Лесные сообщества охраняются в многочисленных ООПТ разного уровня, в том числе заповедниках “Белогорье”, “Брянский лес”, “Воронежский”, “Галичья Гора”, “Куликово поле”, “Центрально-Черноземный им. проф. В.В. Алехина”.

По ботанико-географическому районированию северо-восточная часть района исследования лежит в пределах Среднерусской подпровинции Восточноевропейской широколиственнолесной провинции Европейской широколиственнолесной области (зона широколиственных лесов); юго-восточная — Среднерусской (Верхнедонской) подпровинции Восточноевропейской лесостепной провинции Евразийской степной области (лесостепная зона). Широколиственные леса являются зональным типом растительности на всех перечисленных территориях (Исаченко, Лавренко, 1980).

### ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Анализ флористического разнообразия ксеро-мезофитных широколиственных лесов Юго-Запада России проведен на основе базы данных, включающей 234 геоботанических описания из Белгородской, Брянской, Воронежской, Калужской, Курской, Липецкой, Орловской, Тульской областей России. В нее вошли 170 ранее опубликованных (Морозова, 1999; Булохов, Соломещ, 2003; Семенищенок, 2009; Семенищенок, Телеганова, 2013; Семенищенок, Полуянов, 2014; Семенищенок, 2016; Семенищенок, Шапурко, 2018) и неопубликованные авторские описания (64).

Оценка экологических режимов местообитаний сообществ проведена с использованием шкал Х. Элленберга (Ellenberg et al., 1992) на основе невзвешенных средних значений в программе JUICE (Tichý, 2002). DCA-ординация реализована средствами пакета R (<https://www.g-project.org>), интегрированного с программой JUICE. Корреляции осей с экологическими факторами определена с помощью коэффициента корреляции Кендалла в программе PC-ORD 5.0 (McCune, Mefford, 2006).

Для редких видов сосудистых растений вероятность выборке геоботанических описаний ксеро-мезофитных лесов установлена с использованием статистического  $\phi$ -коэффициента верности (Chytrý et al., 2002); к верным отнесены виды со значениями коэффициента более 20 ( $p < 0.05$ ).

В качестве показателей флористического разнообразия определены флористическая насыщенность (видовое богатство на площадке в 400 м<sup>2</sup>), значения индекса Шеннона-Уивера (Margalef, 1958) на основе данных процентного обилия/покрытия видов в сообществах и относительное альфа-разнообразие, отражающее гетерогенность ценофлоры (Миркин, Наумова, 2012). Сравнитель-

ный анализ данных показателей проведен с использованием базы данных по лесной растительности, включающей 1296 авторских и ранее опубликованных разными авторами геоботанических описаний (Семенищенок, 2016; с добавлением). Типы геоэлементов сосудистых растений даны по Н. Walter (1977), полизональных групп и экобиоморф — по А.Д. Булохову (2004). Статистическая обработка результатов выполнена в среде MS Excel.

Названия сосудистых растений приведены в соответствии с базой The Euro+Med PlantBase (<http://www.emplantbase.org/>).

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

*Общая характеристика флористического разнообразия и его экологические тренды.* В ценофлоре ксеро-мезофитных широколиственных лесов на Юго-Западе России отмечено 508 видов сосудистых растений и 30 видов мохообразных. Эти сообщества характеризуются наибольшей флористической насыщенностью среди всех групп широколиственных лесов в изучаемом регионе (табл. 1).

В пределах ксеро-мезофитных лесов отмечены сообщества с максимальными значениями видового богатства (96 видов — леса Сарматского региона). Данный показатель высок, хотя заметно ниже для группы сообществ Понтического региона (63). Эти факты подтверждают высокое флористическое разнообразие сообществ данной эколого-географической группы. Высокое видовое богатство характерно для светлых разреженных сообществ обычно с редким или угнетенным подлеском, что ведет к “олуговлению” с насыщением свето- и теплолюбивыми опушечными и луговыми видами. Способствует этому и характерная “открытая” структура фитоценозов, сформированных преимущественно так называемой “поздней” формой дуба с высокими очищенными от ветвей стволами.

С возрастом флористической насыщенности закономерно на статистически значимом уровне возрастает выровненность обилия видов (рис. 1). Это объясняется уменьшением их вклада в общее обилие при увеличении количества видов. В многовидовых сообществах возрастает количество малообильных видов, нередко представленных единичными экземплярами.

Следует отметить, что высокого значения видового богатства достигают и сообщества пойменных дубрав (68 видов), что объясняется некоторыми особенностями их состава, и в том числе экотонным эффектом с повышением биоразнообразия у границ контрастных сообществ поймы. В сухих экотопах, например, на песчаных гривах в речных поймах, дубравы иногда содержат мно-

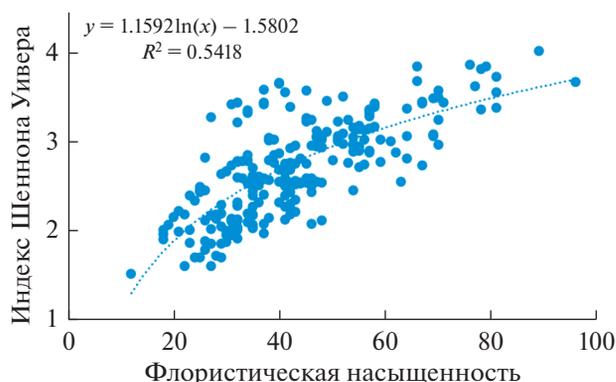
**Таблица 1.** Показатели флористического разнообразия основных эколого-географических групп широколиственных лесов Юго-Западной России

Союзы	Количество описаний	Количество видов в ценофлоре	Флористическая насыщенность			Индекс Шеннона-Уивера	Относительное альфа-разнообразие
			минимальная	максимальная	средняя		
<b>Ксеромезофитные леса</b>							
Ксеро-мезофитные дубовые разнотравные леса Саратовского региона	210	500	18	96	<b>44.2 ± 0.98</b>	2.77 ± 0.03	1.76
Ксеро-мезофитные остепненные дубовые разнотравные леса Понтического региона	24	160	12	63	<b>35.3 ± 1.94</b>	2.13 ± 0.07	1.44
<b>Мезофитные леса</b>							
Среднерусско-приволжские широколиственные леса неморального состава без участия <i>Picea abies</i>	500	280	7	38	22.4 ± 0.24	2.04 ± 0.01	1.38
Елово-широколиственные леса неморального состава Русской равнины и Прибалтики	322	244	18	48	28.1 ± 0.48	2.20 ± 0.09	1.06
<b>Гигро-мезофитные леса</b>							
Пойменные разнотравные дубовые леса Русской равнины	143	322	13	68	28.7 ± 0.90	2.18 ± 0.04	1.91
<b>Ацидофитные леса</b>							
Дубовые и сосново-дубовые разнотравные леса на бедных почвах Юго-Запада России	97	201	24	52	33.02 ± 0.74	2.24 ± 0.06	0.85

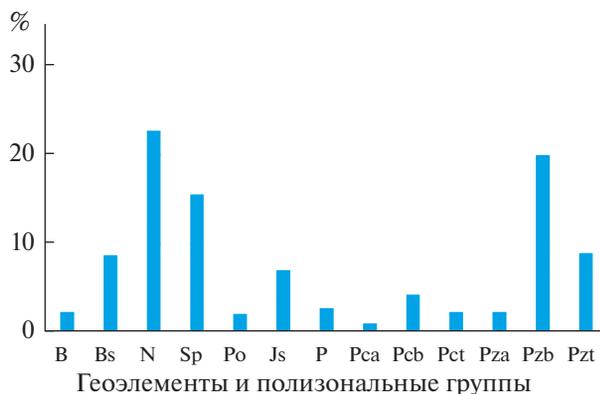
Примечание. Полужирным шрифтом выделены значения флористической насыщенности выше 35 – среднее значение, установленное для широколиственных лесов разного состава в бассейне Верхнего Днепра (по: Семенищенков, 2016).

гие характерные для ксеро-мезофитных лесов травянистые виды (Семенищенков, 2020).

Информативно характеризуют ценофлоры лесов сравниваемых типов значения средней флористической насыщенности, которые, несмотря на наличие отдельных сообществ с низким флористическим разнообразием, достигают максимальных значений для группы ксеро-мезофитных лесов. Сообщества с низким видовым богатством образуются в нескольких случаях. Это леса на крутых склонах балок или речных долин в условиях интенсивной почвенной эрозии, постпожарные и нарушенные выпасом или прогоном скота сообщества. Перечисленные факторы нередко ведут к значительному снижению видового богатства, хотя многие характерные виды лесных ассоциаций и союзов сохраняются в ценофлоре.



**Рис. 1.** Зависимость выровненности обилия видов (индекс Шеннона-Уивера) от флористической насыщенности в сообществах ксеро-мезофитных широколиственных лесов Юго-Запада России.



**Рис. 2.** Спектр геоэлементов и полизональных групп ксеро-мезофитных широколиственных лесов Юго-Запада России. Геоэлементы (по: Walter, 1977): B – бореальный, Bs – суббореальный, N – неморальный, Sp – субпонтический, Po – понтический, Js – южносибирский, P – плурирегиональный; полизональные группы (по: Булохов, 2004): Pca – субсредиземноморско-арктическая, Pcb – субсредиземноморско-бореальная, Pct – субсредиземноморско-умеренная, Pza – средиземноморско-арктическая, Pzb – средиземноморско-бореальная, Pzt – средиземноморско-умеренная.

В целом же ксеро-мезофитные леса характеризуются более высокой флористической насыщенностью в сравнении со средним значением (35 видов на 400 м<sup>2</sup>), установленным ранее для широколиственных лесов разного состава на примере днепровского бассейна (Юго-Запад России) (Семенищенок, 2016). Необходимо обратить внимание на то, что мохообразные (в описаниях отмечены только эпигейные виды) имеют низкое разнообразие (не более 3 видов в сообществе); моховой ярус в фитоценозах отсутствует.

Одно из проявлений высокого флористического разнообразия ксеро-мезофитных лесов – значительная ботанико-географическая и экологическая гетерогенность ценофлоры сосудистых растений, что наглядно демонстрируют спектры геоэлементов/полизональных групп и экобиоморф соответственно.

В ботанико-географическом спектре (рис. 2) выявлены 7 типов зональных геоэлементов и 6 полизональных групп. Характерно преобладание неморальных видов мезофитных широколиственных лесов со значительным участием свето- и теплолюбивых субпонтических лесостепных, южносибирских лесо-опушечных и даже понтических степных видов. Участие ряда суббореальных и бореальных представителей флоры характерно преимущественно для северной части ареала лесов данной группы. Среди полизональных видов наиболее представительны виды с широкими ареалами, распространенные от средиземноморья до зон тундры (Pzb) или тайги (Pzt). Это многочислен-

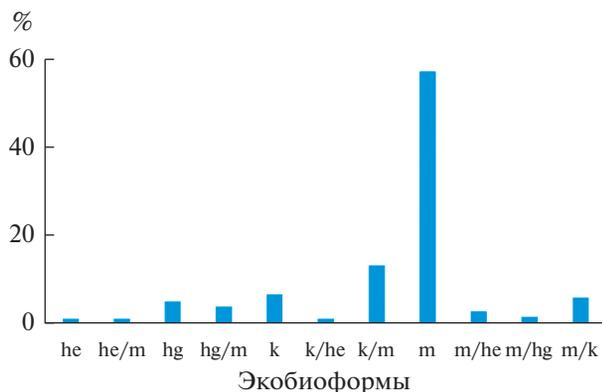
ные растения, участвующие в составе растительности азонально-зональных типов на широком ботанико-географическом градиенте, например, дудник лесной (*Angelica sylvestris* L.), колокольчик рапунцелейвидный (*Campanula rapunculoides* L.), осока сближенная (*Carex contigua* Huds.), ежа осокорная (*Dactylis glomerata* L.), подмаренник бореальный (*Galium boreale* L.), борщевик сибирский (*Heracleum sibiricum* L.), бородавник обыкновенный (*Lapsana communis* L.), вербейник обыкновенный (*Lysimachia vulgaris* L.), лапчатка прямостоячая (*Potentilla erecta* (L.) Raeusch.), крапива двудомная (*Urtica dioica* L.), горошек заборный (*Vicia sepium* L.), короставник полевой (*Knautia arvensis* (L.) J.M. Coult.) и др. Большинство из них проявляют свойства гелиофитов, широко встречаются на лугах и опушках широколиственных лесов в достаточно большом диапазоне эдафических условий. Интересным является распространение в ксеро-мезофитных сообществах некоторых центральноевропейских видов у восточной границы ареала. Например, неморальные виды: крестообразник голый (*Cruciata glabra* (L.) Ehrend.), наперстянка крупноцветковая (*Digitalis grandiflora* Mill.), зверобой горный (*Hypericum montanum* L.) – в России известны только из юго-западных регионов, где встречаются в основном в ксеро-мезофитных лесах.

В целом описанное выше ботанико-географическое разнообразие ценофлоры, вероятно, связано со значительным распространением данного более юго-западного по происхождению типа сообществ к северу на Русской равнине, где они создают благоприятное фитоценогическое окружение для многочисленных видов разной зональной приуроченности.

Спектр экобиоморф также отличается значительным разнообразием: в нем отмечены 11 типов (рис. 3). Он характеризует данные леса как ксеро-мезофитные, так как в ценофлоре явно преобладают виды мезоморфной экобиоморфы (среди них большинство неморальных) с наиболее заметным участием ксероморфных и “переходных” к ним ксеро-мезо- и мезо-ксероморфных растений.

В целом на значительную гетерогенность ценофлоры ксеро-мезофитных лесов указывают высокие значения показателя относительного альфа-разнообразия (табл. 1). Фактически это связано с большим варьированием флористического состава сообществ при сохранении комплекса характерных видов ассоциаций и союзов; данное обстоятельство, следуя Б.М. Миркину (Миркин, Наумова, 2012), существенно затрудняет классификацию растительности.

Какие же факторы в наибольшей степени определяют флористическое разнообразие ксеро-мезофитных лесов? ДСА-ординация (рис. 4, табл. 2 и 3) продемонстрировала роль ведущих факторов



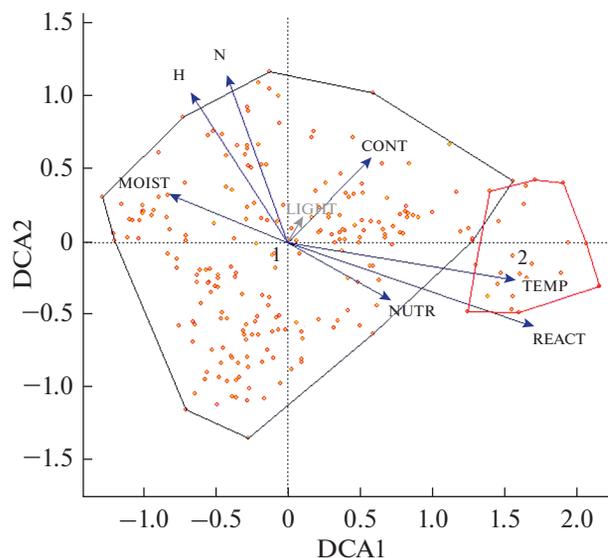
**Рис. 3.** Спектр экибиоморф ксеро-мезофитных широколиственных лесов Юго-Запада России.

Экибиоморфы (по: Булохов, 2004): he – геломорфные, he/m – гело-мезоморфные, hg – гигроморфные, hg/m – гигро-мезоморфные, k – ксероморфные, k/he – ксеро-геломорфные, k/m – ксеро-мезоморфные, m – мезоморфные, m/he – мезо-геломорфные, m/hg – мезо-гигроморфные, m/k – мезо-ксероморфные.

среды в дифференциации геоботанических описаний, которые характеризуются, в свою очередь, индивидуальными показателями флористического разнообразия: флористической насыщенностью и выровненностью обилия видов, оцененной с помощью индекса Шеннона-Уивера. Наибольший вклад в эколого-флористическую дифференциацию сообществ вносят факторы влажности, кислотности почвы, а также температуры, градиенты которых в наибольшей степени коррелируют с осью DCA1 ординации с наибольшей нагрузкой. С ней на статистически значимом уровне коррелирует и значение выровненности обилия видов. Однако флористическая насыщенность обнаруживает корреляцию в большей степени с осью DCA2. Она отчасти соответствует градиенту почвенного богатства минеральным азотом и континентальности. Таким образом, наибольшие значения флористической насыщенности и выровненности наблюдаются у субконтинентальных сообществ ксеро-мезофитных лесов в северной части их ареала в местообитаниях с небогатыми минеральным азотом, умеренно увлажненными почвами. На изучаемой территории такие местообитания приурочены преимущественно к древним речным террасам; именно здесь описаны сообщества с максимальным видовым богатством.

**Таблица 2.** Численные параметры осей ординации

Оси ординации	DCA1	DCA2
Нагрузка на ось	0.365	0.204
Длина оси	3.427	2.792



**Рис. 4.** Диаграмма DCA-ординации (оси 1 и 2) ксеро-мезофитных широколиственных лесов Юго-Запада России. Эколого-географические группы: 1 – дубовые разнотравные леса Сарматского региона, 2 – остепненные дубовые разнотравные леса Понтического региона.

Векторы экологических факторов: CONT – континентальность, LIGHT – освещенность, MOIST – влажность почвы, NUTR – богатство почвы минеральным азотом, REACT – реакция почвы, TEMP – температурное число (определены по шкалам H. Ellenberg et al., 1992). N – флористическая насыщенность, H – индекс Шеннона-Уивера.

Следует отметить, что фактически неучтенными при ординации остаются некоторые факторы, которые, на наш взгляд, могут оказывать влияние на флористическое разнообразие: склоновые процессы в долинных и балочных местообитани-

**Таблица 3.** Корреляция осей DCA-ординации со значениями экологических факторов и параметрами флористического разнообразия синтаксонов

Оси ординации	DCA1	DCA2
Освещенность	0.001	0.000
Температура	<b>0.320</b>	0.000
Континентальность	0.051	<b>0.382</b>
Влажность почвы	0.156	0.001
Реакция почвы	<b>0.453</b>	0.004
Богатство почвы минеральным азотом	0.074	<b>0.221</b>
Видовое богатство	-0.069	<b>0.304</b>
Индекс Шеннона-Уивера	<b>-0.220</b>	0.173

Примечание. Полужирным шрифтом выделены значения коэффициента корреляции, достоверные при  $p < 0.05$ .

**Таблица 4.** Охраняемые в субъектах РФ виды сосудистых растений и их константность в анализируемой выборке описаний ксеро-мезофитных широколиственных лесов Юго-Запада России

Субъекты РФ (области)	Белгородская	Брянская	Воронежская	Калужская	Курская	Липецкая	Орловская	Тульская	Константность в выборке описаний, %
Борец шерстистоустый ( <i>Aconitum lasiostomum</i> )	.	+	+	.	+	+	.	.	3
Воронец колосистый ( <i>Actaea spicata</i> L.)	.	.	+	.	.	.	.	.	9
Бубенчик лилиелистный ( <i>Adenophora liliifolia</i> L.)	+	+	+	+	+	+	+	+	3
Адонис весенний ( <i>Adonis vernalis</i> L.)	+	+	+	.	+	+	+	+	1
Ветреница лесная ( <i>Anemone sylvestris</i> L.)	+	+	.	+	+	+	.	.	3
Венечник ветвистый ( <i>Anthericum ramosum</i> L.)	.	.	.	+	.	.	.	+	20
Подмаренник трехтычинковый ( <i>Asperula tinctoria</i> L. [= <i>Galium triandrum</i> Hyl.])	.	.	.	+	.	.	.	.	7
Барбарис обыкновенный ( <i>Berberis vulgaris</i> L.)	.	+	.	.	.	.	.	.	1
Колокольчик жестковолосистый ( <i>Campanula cervicaria</i> L.)	.	.	+	.	.	.	.	.	1
Колокольчик широколистный ( <i>C. latifolia</i> L.)	+	.	.	.	+	+	.	.	2
Осока Микели ( <i>Carex michelii</i> Host)	.	.	.	.	.	.	+	+	5
Бодяк венгерский ( <i>Cirsium pannonicum</i> L.)	.	+	.	.	.	.	.	+	1
Ломонос цельнолистный ( <i>Clematis integrifolia</i> L.)	+	.	.	.	+	+	+	.	2
Ломонос прямой ( <i>C. recta</i> L.)	.	+	.	+	.	.	.	+	9
Боярышник украинский ( <i>Crataegus ucrainica</i> Pojark.)	.	+	.	.	.	.	.	.	1
Скерда сибирская ( <i>Crepis sibirica</i> L.)	.	.	.	+	.	.	.	.	3
<b>Венерин башмачок настоящий</b> ( <i>Cypripedium calceolus</i> L.)	+	+	+	+	+	+	+	+	1
Пузырник ломкий ( <i>Cystopteris fragilis</i> L.)	.	+	.	.	.	.	.	.	1
Живокость клиновидная ( <i>Delphinium cuneatum</i> Steven ex DC.)	.	.	+	.	.	+	+	+	1
Гвоздика Фишера ( <i>Dianthus fischeri</i> Spreng.)	.	+	.	.	.	.	+	.	1
Гвоздика пышная ( <i>D. superbus</i> L.)	+	+	+	+	+	+	+	+	1
Наперстянка крупноцветковая ( <i>Digitalis grandiflora</i> Mill.)	.	+	.	.	+	.	+	.	35
Змееголовник Рюйша ( <i>Dracocephalum ruyschiana</i> L.)	+	+	+	+	+	.	+	+	1
Дремлик чемерицевидный ( <i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz)	+	.	+	.	+	+	.	.	18
Бересклет европейский ( <i>Euonymus europaea</i> L.)	.	.	.	+	.	.	.	.	11
Молочай полумохнатый ( <i>Euphorbia semivillosa</i> Prokh.)	.	.	.	+	.	.	.	.	4
Дрок германский ( <i>Genista germanica</i> L.)	.	+	.	.	.	.	+	.	1
Горечавка крестовидная ( <i>Gentiana cruciata</i> L.)	+	+	+	+	+	.	.	.	1
Шпажник черепитчатый ( <i>Gladiolus imbricatus</i> L.) /шпажник тонкий ( <i>Gladiolus tenuis</i> M. Bieb.)	+	+	+	+	+	+	+	+	1
Зверобой волосистый ( <i>Hypericum hirsutum</i> L.)	.	+	.	+	.	.	.	.	6
Зверобой горный ( <i>H. montanum</i> L.)	.	+	.	.	.	.	.	.	1
<b>Ирис безлистный</b> ( <i>Iris aphylla</i> L.)	+	+	+	+	+	+	+	+	6
Тонконог крупноцветковый ( <i>Koeleria macrantha</i> (Ledeb.) Schult. [= <i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.])	.	.	.	+	.	.	.	.	2
Гладыш широколистный ( <i>Laserpitium latifolium</i> L.)	+	.	.	+	+	+	.	+	37
Гладыш прусский ( <i>L. prutenicum</i> L.)	.	.	.	.	.	.	.	.	7
Чина молочно-белая ( <i>Lathyrus lacteus</i> )	.	.	.	.	.	.	+	+	1
Чина гороховидная ( <i>L. pisiformis</i> L.)	.	+	.	+	.	.	.	.	14
Лилия царские кудри ( <i>Lilium martagon</i> L.)	+	+	+	+	+	+	+	+	19
Тайник яйцевидный ( <i>Listera ovata</i> L.)	+	+	+	.	+	+	+	.	1
Воробейник лекарственный ( <i>Lithospermum officinale</i> L.)	.	.	.	+	.	.	.	.	2
Дрёма двудомная ( <i>Silene dioica</i> L.)	.	+	.	.	.	.	+	.	1
Перловник трансильванский ( <i>Melica transsylvanica</i> Schur)	.	.	.	.	.	.	.	+	1
Гнездовка настоящая ( <i>Neottia nidus-avis</i> (L.) Rich.)	+	.	+	.	+	+	.	.	5

Таблица 4. Окончание

Субъекты РФ (области)	Белгородская	Брянская	Воронежская	Калужская	Курская	Липецкая	Орловская	Тульская	Константность в выборке описаний, %
Вороний глаз четырехлистный ( <i>Paris quadrifolia</i> L.)	.	.	+	.	.	.	.	.	12
Оленник Ривиниуса ( <i>Peucedanum cervaria</i> (L.) Lapeyr. [= <i>Cervaria rivinii</i> Gaertn.]	.	.	.	.	+	+	.	.	6
Любка двулистная ( <i>Platanthera bifolia</i> L.)	+	.	+	.	+	+	.	.	7
Любка зеленоцветковая ( <i>Platanthera chlorantha</i> (Custer) Rchb.)	+	+	+	+	+	+	+	.	3
Лапчатка белая ( <i>Potentilla alba</i> L.)	+	.	.	+	.	+	.	.	47
Лапчатка семилисточковая ( <i>P. heptaphylla</i> L.)	.	.	.	+	.	.	.	.	1
Черноголовка крупноцветковая ( <i>Prunella grandiflora</i> L.)	.	+	.	.	.	.	+	.	1
Вишня кустарниковая ( <i>Prunus fruticosa</i> Pall.)	.	+	.	.	.	.	.	.	7
Слива колючая ( <i>P. spinosa</i> L.)	.	+	.	+	.	.	.	.	15
Поповник щитковый ( <i>Tanacetum corymbosum</i> (L.) Sch. Bip. [= <i>Pyrethrum corymbosum</i> (L.) Scop.]	.	.	.	+	.	.	.	.	35
Жостер слабительный ( <i>Rhamnus cathartica</i> L.)	.	.	.	+	.	.	.	.	19
Подлесник европейский ( <i>Sanicula europaea</i> L.)	.	+	.	.	.	.	+	+	1
Пролеска сибирская ( <i>Scilla siberica</i> Haw.)	.	.	.	.	+	.	+	+	1
Козелец пурпурный ( <i>Scorzonera purpurea</i> L.)	+	+	.	+	.	.	.	.	1
Шлемник высочайший ( <i>Scutellaria altissima</i> L.)	.	.	.	.	.	+	.	+	3
Шлемник копьелистный ( <i>S. hastifolia</i> L.)	.	.	.	.	.	.	+	+	1
Кадения сомнительная ( <i>Selinum dubium</i> (Schkuhr) Leute [= <i>Kadenia dubia</i> (Schkuhr) Lavrova & V.N. Tikhom.]	.	.	.	+	.	.	.	.	1
Серпуха венценосная ( <i>Serratula coronata</i> L.)	.	.	.	+	.	.	.	.	1
Серпуха красильная ( <i>S. tinctoria</i> L.)	.	.	.	+	.	.	.	.	44
Жабрица однолетняя ( <i>Seseli annuum</i> L.)	.	.	.	+	.	.	.	.	1
Гулявник прямой ( <i>Sisymbrium strictissimum</i> L.)	.	.	.	.	.	.	+	.	1
Спирея городчатая ( <i>Spiraea crenata</i> L.)	.	.	.	.	+	.	+	+	1
Чистец прямой ( <i>Stachys recta</i> L.)	.	.	.	+	.	.	.	.	1
Купальница европейская ( <i>Trollius europaeus</i> L.)	+	.	+	.	+	+	+	+	4
Черника обыкновенная ( <i>Vaccinium myrtillus</i> L.)	.	.	.	.	+	+	.	+	6
Брусника обыкновенная ( <i>V. vitis-idaea</i> L.)	.	.	.	.	+	+	.	.	6
Чемерица черная ( <i>Veratrum nigrum</i> L.)	.	+	+	+	.	.	.	.	5
Вероника седая ( <i>Veronica incana</i> L.)	.	.	.	+	.	.	.	.	1
Вероника ненастоящая ( <i>V. spuria</i> L.)	.	+	.	+	.	.	.	.	1
Горошек кашубский ( <i>Vicia cassubica</i> L.)	.	.	.	+	.	.	.	+	2
Горошек гороховидный ( <i>V. pisiformis</i> L.)	.	+	.	+	.	.	+	+	9
Горошек тонколистный ( <i>V. tenuifolia</i> )	.	.	.	+	.	.	.	.	5
Барвинок травянистый ( <i>Vinca herbacea</i> Waldst. & Kit.)	+	.	.	.	.	.	.	.	1
Ластовень ласточкин ( <i>Vincetoxicum hirundinaria</i> Medik.)	.	.	.	+	.	.	.	.	26

Примечание. Полужирным шрифтом выделены виды, занесенные в Красную книгу России (2008).

ях и антропогенные нарушения. В полной мере статистически учесть эти факторы не представляется возможным. Однако, как и другие типы широколиственных сообществ, ксеро-мезофитные леса являются чувствительными к антропогенным нарушениям. Среди важнейших воздействий человека на них следует отметить палы тра-

вы и низовые пожары, приводящие к упрощению структуры и снижению видового разнообразия травяного яруса и подлеска, повреждению и выпадению из травостоя лесных травянистых видов, распространению устойчивых к пирогенному воздействию длиннокорневищных многолетников (например, вейника наземного (*Calamagrostis*

*epigeios* (L.) Roth)). Изреживание или угнетение древостоя и подлеска приводит к осветлению, сопровождающемуся “олуговлением” ценофлоры; ранее это явление было отмечено для городских нарушенных лесов (Булохов, Харин, 2008) и разреженных пойменных дубрав Нечерноземья (Семенищенок, 2020). Следует отметить влияние выпаса и прогона скота, в основном в краевых частях лесных массивов, ведущих к уплотнению почвы, внедрению в сообщества синантропных или даже чужеземных видов (например, райграса высокого (*Arrhenatherum elatius* (L.) J. Presl & C. Presl), мелколепестника однолетнего (*Erigeron annuus* (L.) Desf.), золотарника канадского (*Solidago canadensis* L.), иногда борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.)). Благодаря открытости для инвазий и ксеро-мезофитности местообитаний сообщества могут стать местами распространения перечисленных чужеземных видов.

*Раритетные компоненты флоры ксеро-мезофитных лесов и вопросы ее охраны.* В ценофлоре ксеро-мезофитных широколиственных лесов Юго-Запада России выявлено 79 видов сосудистых растений, занесенных в Красные книги России (2008) или ее субъектов на Юго-Западе страны (табл. 4).

Среди перечисленных редких наиболее многочисленны виды трех групп: тепло- и светолюбивые южные по происхождению субпонтические (лесостепные) (39%), мезофильные неморальные виды широколиственных лесов (24%) и ксерофильные понтические (степные) виды (10%). Можно считать сообщество изучаемого типа своеобразными проводниками лесостепных и степных видов к северу, в зону широколиственных лесов. К юго-востоку, напротив, такие сообщества становятся рефугиумами некоторых северных, в том числе бореальных и суббореальных видов.

Некоторые из перечисленных выше редких видов растений проявляют высокую верность выборке ксеро-мезофитных лесов на статистически значимом уровне: венечник ветвистый ( $\varphi = 37.9$ ), оленник Ривиниуса (20.2), наперстянка крупноцветковая (31.5), дремлик чемерицевидный (29.4), гладыш широколистный (52.9), чина гороховидная (30.5), лилия царские кудри (34.7), любка двулистная (20.5), лапчатка белая (60.4), вишня кустарниковая (21.0), слива колючая (30.5), поповник щитковый (49.3), жостер слабительный (23.6), серпуха красильная (59.0), ластовень ласточкин (29.7). Наиболее высокую константность в изучаемой выборке описаний имеют венечник ветвистый (20%), наперстянка крупноцветковая (35%), дремлик чемерицевидный (18%), гладыш широколистный (37%), чина гороховидная (14%), лилия царские кудри (19%), лапчатка белая (47%), слива колючая (15%), поповник щитковый (35%),

жостер слабительный (19%), серпуха красильная (44%), ластовень ласточкин (26%). Учитывая низкую значимость административных границ при расселении видов, ксеро-мезофитные леса на Юго-Западе России можно считать единым рефугиумом многочисленных регионально-редких видов сосудистых растений.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ценофлоре ксеро-мезофитных широколиственных лесов Юго-Запада России отмечено 508 видов сосудистых растений и 30 видов мохообразных. Сообщества характеризуются наибольшей флористической насыщенностью среди всех групп широколиственных лесов в изучаемом регионе, что было установлено на основе сравнения 1296 геоботанических описаний широколиственных лесов Юго-Запада России. Высокое флористическое разнообразие ксеро-мезофитных сообществ является отражением экологической и ботанико-географической гетерогенности ценофлоры, что демонстрируют спектры геоэлементов/полизональных групп и экобиоморф. Наибольшие значения параметров флористического разнообразия – флористической насыщенности и его выровненности – наблюдаются у субконтинентальных сообществ ксеро-мезофитных лесов в северной части их ареала в местообитаниях с наиболее бедными минеральным азотом умеренно увлажненными почвами.

В ценофлоре ксеро-мезофитных широколиственных лесов Юго-Запада России выявлено 79 видов сосудистых растений, занесенных в Красные книги России (2008) или субъектов РФ на Юго-Западе страны. Среди охраняемых наиболее многочисленны виды трех групп: тепло- и светолюбивые южные по происхождению субпонтические (лесостепные), мезофильные неморальные виды широколиственных лесов и ксерофильные понтические (степные) виды. Учитывая низкую значимость административных границ при расселении видов, ксеро-мезофитные леса на Юго-Западе России можно считать своеобразными проводниками лесостепных и степных видов к северу, в зону широколиственных лесов; к юго-востоку, напротив, такие сообщества становятся рефугиумами некоторых северных, в том числе бореальных и суббореальных видов.

Проведенное исследование имеет важное значение в связи с подготовкой к реализации общероссийского проекта по созданию фундаментальной сводки по растительности России и готовящимся переизданием Зеленой книги Брянской области, расположенной на Юго-Западе страны.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас Курской области. М.: Федер. служба геодезии и картографии России, 2000. 48 с.
- Булохов А.Д. Синтаксономия лесной растительности Южного Нечерноземья. 1. Порядок *Quercetalia pubescentis* Вг.-Вл. 1931 // Биологические науки. М. 1991. 48 с.
- Булохов А.Д. Фитоиндикация и ее практическое применение. Брянск: БГУ, 2004. 245 с.
- Булохов А.Д., Семенищенков Ю.А. Ботанико-географические особенности ксеро-мезофитных широколиственных лесов союза *Quercion petraeae* Zólyomi et Jakucs ex Jakucs 1960 Южного Нечерноземья России // Бюллетень Брянского отделения РБО. 2013. № 1 (1). С. 10–24.
- Булохов А.Д., Соломещ А.И. Эколого-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья России. Брянск: БГУ, 2003. 359 с.
- Булохов А.Д., Харин А.В. Растительный покров Брянска и его пригородной зоны. Брянск: БГУ, 2008. 310 с.
- Василевич В.И. Разнообразие растительности в пределах ландшафта // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб., 1992. С. 34–41.
- Зеленая книга Брянской области (растительные сообщества, нуждающиеся в охране) / Булохов А.Д., Семенищенков Ю.А., Панасенко Н.Н., Анищенко Л.Н., Федотов Ю.П., Аверинова Е.А., Харин А.В., Кузьменко А.А., Шапурко А.В. Брянск: БГУ, 2012. 144 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Под ред. Трутнева Ю.П. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.
- Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 10–20.
- Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Кривоуцкий Д.А. Биологическое разнообразие: уч. пособие для студентов высш. уч. заведений. М.: Гуманитар. изд. центр Владос, 2004. 432 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: Гилем, 2012. 488 с.
- Морозова О.В. Леса заповедника “Брянский лес” и Неруссо-Деснянского Полесья (синтаксономическая характеристика). Брянск, 1999. 98 с.
- Морозова О.В. Таксономическое богатство флоры Восточной Европы: факторы пространственной дифференциации. М.: Наука, 2008. 328 с.
- Онищенко В.Г. Функциональная фитоценология: синэкология растений. М.: URSS, 2013. 576 с.
- Природа и природные ресурсы Брянской области / Под ред. Л.М. Ахромеева. Брянск: Курсив, 2012. 320 с.
- Семенищенков Ю.А. Фитоценологическое разнообразие Судость-Деснянского междуречья. Брянск: БГУ, 2009. 400 с.
- Семенищенков Ю.А. Сообщества союза *Aceri tatarici-Quercion roboris* Zólyomi et Jakucs ex Jakucs 1960 в бассейне реки Ворсклы (Белгородская область) // Вестник Тверского гос. ун-та. Сер.: Биология и экология. 2012. Вып. 28. № 25. С. 54–62.
- Семенищенков Ю.А. Эколого-флористическая классификация как основа ботанико-географического районирования и охраны лесной растительности бассейна Верхнего Днепра (в пределах Российской Федерации): дис. ... докт. биол. наук: 03.02.01. Уфа, 2016. 558 с.
- Семенищенков Ю.А. Экологические эффекты в формировании флористического состава и их отражение в синтаксономии пойменных дубрав бассейна Верхнего Днепра // Растительность России. 2020. № 39. С. 24–36. <https://doi.org/10.31111/vegus/2020.39.26>
- Семенищенков Ю.А., Полуянов А.В. Остепненные широколиственные леса союза *Aceri tatarici-Quercion Zólyomi* 1957 на Среднерусской возвышенности // Растительность России. 2014. № 24. С. 101–123.
- Семенищенков Ю.А., Телеганова В.В. Синтаксономия и экология ксеромезофитных дубрав долины Оки в пределах Калужской области // Уч. зап. Орловского гос. ун-та. 2013. № 3 (53). С. 132–138.
- Семенищенков Ю.А., Шапурко А.В. Распространение и особенности экологии гибрида *Pulmonaria × notha* A. Kern (*Boraginaceae*) в Брянской области // Вестник Воронежского гос. ун-та. Сер.: Химия. Биология. Фармация. 2018. № 2. С. 246–254.
- Юрцев Б.А. Эколого-географическая структура биологического разнообразия и стратегия его учета и охраны // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб., 1992. С. 7–21.
- Cardinale B.J., Nelson K., Palmer M.A. Linking species diversity to the functioning of ecosystems: on the importance of environmental context // *Oikos*. 2000. V. 91. № 1. P. 175–183. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.910117.x>
- Chytrý M., Tichý L., Holt J., Botta-Dukat Z. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures // *Journal of Vegetation Science*. 2002. V. 13. № 1. P. 79–90. [https://doi.org/10.1658/1100-9233\(2002\)013\[0079:DODSWS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2002)013[0079:DODSWS]2.0.CO;2)
- Duffy J.E. Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection // *Oikos*. 2002. V. 99. № 2. P. 201–219. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.990201.x>
- Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth W., Paulißen D. *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. 2 Aufl. Göttingen, 1992. 258 p.
- Goncharenko I.V., Semenishchenkov Y.A., Tsakalos J.L., Mucina L. Thermophilous oak forests of the steppe and forest-steppe zones of Ukraine and Western Russia // *Biologia*. 2020. V. 75. № 1. <https://doi.org/10.2478/s11756-019-00413-w>
- Grime J.P. Declining plant diversity: empty niches or functional shifts? // *Journal of Vegetation Science*. 2009. V. 13. № 4. P. 457–460. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02072.x>
- Hooper D., Vitousek P. The effect of plant composition and diversity on ecosystem processes // *Science*. 1997. V. 277. № 5330. P. 1302–1305. <https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1302>
- Hooper D.U., Chapin F.S., Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J.H., Lodge D.M., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A.J., Vandermeer J., Wardle D.A. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge // *Ecological Monographs*. 2005. V. 75. № 1. P. 3–35. <https://doi.org/10.1890/04-0922>

- Kottek M., Grieser J., Beck Ch., Rudolf B., Rubel F.* World Map of the Köppen-Geiger Climate Classification Updated // *Meteorologische Zeitschrift*. 2006. V. 15. № 3. P. 259–263. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2006/0130>
- Magurran A.E.* Ecological diversity and its measurement. New-York, 1988. 179 p. <https://doi.org/10.1007/978-94-015-7358-0>
- Margalef D.R.* Information theory in ecology // *General Systems*. 1958. V. 3. P. 36–71.
- McCune B., Mefford M.J.* PC-ORD. Multivariate analysis of Ecological Data, Version 5. Oregon, 2006. 28 p.
- Palmer M.W.* Variation in species richness: towards a unification of hypothesis // *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*. 1994. V. 29. № 4. P. 511–530.
- The Euro + Med PlantBase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. URL: <http://www.emplantbase.org/home.html>. Дата обращения: 08.04.2021.
- Tichý L.* JUICE, software for vegetation classification // *Journal of Vegetation Science*. 2002. V. 13. P. 451–453. [https://doi.org/10.1658/1100-9233\(2002\)013\[045:JSFVC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2002)013[045:JSFVC]2.0.CO;2)
- Walter H.* Vegetationzonen und Klima: der ökologischer Gliederung der Biogeosphäre. Studgart; Ulmar, 1977. 309 p.
- Whittaker R.H.* Evolution and measurement of species diversity // *Taxon*. 1972. V. 21. P. 213–251.
- Zobel M.* Plant species coexistence – the role of historical, evolutionary and ecological factors // *Oikos*. 1992. V. 65. № 2. P. 312–320. <https://doi.org/10.2307/3545024>
- Zobel M., van der Maarel E., Dupre C.* Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration // *Applied Vegetation Science*. 1998. V. 1. P. 55–66. <https://doi.org/10.1111/jvs.12333>

## Floristic Diversity of the Xero-Mesophytic Broadleaved Forests of the Russia's South-West

Yu. A. Semenishchenkov\*

*Bryansk State University, Bezhitskaya st.14, Bryansk, 241036 Russia*

\*E-mail: [yuricek@yandex.ru](mailto:yuricek@yandex.ru)

Xero-mesophytic broadleaved forests are an important component of the overall diversity of forest vegetation in Southwestern Russia. These communities belong to two ecological and geographical groups: floristically rich oak-mixed-herb forests of the Sarmatian region and oak-mixed-herb steppe forests of the Pontic region. The purpose of this article is to analyse the flora of xero-mesophytic forests to substantiate their conservation significance in the region. In the coenoflora of the xero-mesophytic broadleaved forests, 508 species of vascular plants and 30 species of bryophytes were noted. The communities are characterized by the highest floristic saturation among all groups of broadleaved forests in the study region, which was established on the basis of a comparison of 1296 geobotanical relevés of broadleaved forests in the South-West of Russia. A manifestation of the high floristic diversity of xero-mesophytic communities is the significant botanical-geographical and ecological heterogeneity of the coenoflora, which is demonstrated by the spectra of geoelements/polyzonal groups and ecobiomorphs. In accordance with the results of DCA ordination, the highest values of floristic saturation and species abundance' uniformity were observed in subcontinental communities of xero-mesophytic forests in the northern part of their range in habitats with the moderately moist soils, poorest in the mineral nitrogen. Among the coenoflora of the xero-mesophytic broadleaved forests of the Russia's South-West, 79 species of vascular plants belonged to the Red Data Books of Russia (2008) or the subjects of the South-West of the Russian Federation. Among the protected species, the most numerous were the species of the three groups: thermo- and heliophilic subpontic (forest-steppe) species of forests, southern by origin; mesophilic nemoral species of broadleaved forests and xerophilic pontic (steppe) species. It is possible to consider the communities of the studied type as a kind of conductors of forest-steppe and steppe species to the north, to the zone of broadleaved forests; to the southeast, on the contrary, such communities become refugiums of some northern species, including boreal and sub-boreal species.

*Keywords:* xero-mesophytic forests, floristic diversity, ecological factors, Russia's South-East.

**Acknowledgements:** The study has been conducted with a partial financial support of the Natural Resources and Ecology department of the Bryansk region (State contracts №016/20 from 19.05.2020 and №03/21 from 13.04.2021).

### REFERENCES

- Atlas Kurskoi oblasti*, (Atlas of the Kursk region), Moscow: Feder. sluzhba geodezii i kartografii Rossii, 2000, 48 p.
- Bulokhov A.D., *Fitoindikatsiya i ee prakticheskoe primeneniye* (Phytoindication and its practical application), Bryansk: BGU, 2004, 245 p.
- Bulokhov A.D., Kharin A.V., *Rastitel'nyi pokrov Bryanska i ego prigorodnoi zony* (Vegetation cover of Bryansk and its suburban area), Bryansk: BGU, 2008, 310 p.
- Bulokhov A.D., Semenishchenkov Y.A., *Botaniko-geograficheskie osobennosti kseromezofitnykh shirokolistvennykh lesov soyuza Quercion petraeae Zólyomi et Jakucs ex*

- Jakucs 1960 Yuzhnogo Nechernozem'ya Rossii (Botanical and geographical features of xeromesophytic broad-leaved forests of the union Quercion petraeae Zólyomi et Jakucs ex Jakucs 1960 of the Southern Nechernozemye of Russia), *Bulleten' Bryanskogo otdeleniya RBO*, 2013, No. 1 (1), pp. 10–24.
- Bulokhov A.D., *Sintaksonomiya lesnoi rastitel'nosti Yuzhnogo Nechernozem'ya. 1. Poryadok Quercetalia pubescentis Br.-Bl. 1931* (Syntaxonomy of forest vegetation in the Southern Non-Chernozem region. 1. Order Quercetalia pubescentis Br.-Bl. 1931), Moscow, VINITI, 1991, 48 p.
- Bulokhov A.D., Solomeshch A.I., *Ekologo-floristicheskaya klassifikatsiya lesov Yuzhnogo Nechernozem'ya Rossii* (Ecological and floristic classification of forests of the Southern Nechernozemye of Russia), Bryansk: BGU, 2003, 359 p.
- Cardinale B.J., Nelson K., Palmer M.A., Linking species diversity to the functioning of ecosystems: on the importance of environmental context, *Oikos*, 2000, Vol. 91, No. 1, pp. 175–183.  
<https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.910117.x>
- Chytrý M., Tichý L., Holt J., Botta-Dukat Z., Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures, *Journal of Vegetation Science*, 2002, Vol. 13, No. 1, pp. 79–90. DOI: 10.1658/1100-9233(2002)013[0079:DODSWS]2.0.CO;2
- Duffy J.E., Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection, *Oikos*, 2002, Vol. 99, No. 2, pp. 201–219.  
<https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.990201.x>
- Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth W., Paulißen D., *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*, 2 Aufl. Göttingen, 1992, 258 p.
- Goncharenko I.V., Semenishchenkov Y.A., Tsakalos J.L., Mucina L., Thermophilous oak forests of the steppe and forest-steppe zones of Ukraine and Western Russia, *Biologia*, 2020, Vol. 75, No. 1. DOI: 10.2478/s11756-019-00413-w
- Grime J.P., Declining plant diversity: empty niches or functional shifts?, *Journal of Vegetation Science*, 2009, Vol. 13, No. 4, pp. 457–460.  
<https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02072.x>
- Hooper D., Vitousek P., The effect of plant composition and diversity on ecosystem processes, *Science*, 1997, Vol. 277, No. 5330, pp. 1302–1305.  
<http://dx.doi.org/10.1126/science.277.5330.1302>
- Hooper D.U., Chapin F.S., Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J.H., Lodge D.M., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A.J., Vandermeer J., Wardle D.A., Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge, *Ecological Monographs*, 2005, Vol. 75, No. 1, pp. 3–35.  
<http://dx.doi.org/10.1890/04-0922>
- Isachenko T.I., Lavrenko E.M., Botaniko-geograficheskoe raionirovanie (Botanical and geographical zoning), In: *Rastitel'nost' evropeiskoi chasti SSSR* (The vegetation of the European part of the USSR), Leningrad: Izd-vo LGU, 1980, pp. 10–20.
- Kottek M., Grieser J., Beck Ch., Rudolf B., Rubel F., World Map of the Köppen-Geiger Climate Classification Updated, *Meteorologische Zeitschrift*, 2006, Vol. 15, No. 3, pp. 259–263.  
<https://doi.org/10.1127/0941-2948/2006/0130>
- Krasnaya kniga Rossiiskoi Federatsii (rasteniya i griby)* (Red Data Book of the Russian Federation (plants and fungi)), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2008, 855 p.
- Lebedeva N.V., Drozdov N.N., Krivolutskii D.A., *Biologicheskoe raznoobrazie* (Biodiversity), Moscow: Gumanitar. izd. tsentr Vldos, 2004, 432 p.
- Magurran A.E., Ecological diversity and its measurement, New-York, 1988, 179 p.  
<https://doi.org/10.1007/978-94-015-7358-0>
- Margalef D.R., Information theory in ecology, *General Systems*, 1958, Vol. 3, pp. 36–71.
- McCune B., Mefford M.J., PC-ORD. Multivariate analysis of Ecological Data, Version 5. Oregon, 2006, 28 p.
- Mirkin B.M., Naumova L.G., *Sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsii nauki o rastitel'nosti* (The current state of the fundamental concepts of the science of vegetation), Ufa: ANRB, 2012, 488 p.
- Morozova O.V., *Lesa zapovednika "Bryanskii les" i Nerussa-Desnyanskogo Poles'ya (sintaksonomicheskaya kharakteristika)* (Forests of the nature reserve "Bryanskii les" and Nerussa-Desna Polesie (syntaxonomic characteristics)), Bryansk: 1999, 98 p.
- Morozova O.V., *Taksonomicheskoe bogatstvo flory Vostochnoi Evropy: faktory prostranstvennoi differentsiatsii* (Taxonomic richness of the flora of Eastern Europe: factors of spatial differentiation), Moscow: Nauka, 2008, 328 p.
- Onipchenko V.G., *Funktsional'naya fitotsenologiya: sinekologiya rastenii* (Functional phytocenology: synecology of plants), Moscow: URSS, 2013, 576 p.
- Palmer M.W., Variation in species richness: towards a unification of hypothesis, *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 1994, Vol. 29, No. 4, pp. 511–530.
- Priroda i prirodnye resursy Bryanskoi oblasti*, (Nature and natural sources of the Bryansk region), Bryansk: Kursiv, 2012, 320 p.
- Semenishchenkov Y.A., Ekologicheskie efekty v formirovaniy floristicheskogo sostava i ikh otrazhenie v sintaksonomii poimennykh dubrav basseina Verkhnego 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*, 2020, No. 39, pp. 24–36.  
<https://doi.org/10.31111/vegus/2020.39.26>
- Semenishchenkov Y.A., *Ekologo-floristicheskaya klassifikatsiya kak osnova botaniko-geograficheskogo raionirovaniya i okhrany lesnoi rastitel'nosti basseina Verkhnego Dnepra (v predelakh Rossiiskoi Federatsii). Diss. dokt. biol. nauk* (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). Doctor's biol. sci. thesis), Ufa, 2016, 558 p.
- Semenishchenkov Y.A., *Fitotsenoticheskoe raznoobrazie Sudost'-Desnyanskogo mezhdurech'ya* (Phytocenology diversity of the Sudost-Desna watershed area), Bryansk: BGU, 2009, 400 p.
- Semenishchenkov Y.A., Poluyanov A.V., Ostepnennyye shirokolistvennyye lesa soyuzu Aceri tatarici-Quercion Zólyomi 1957 na Srednerusskoi vozvysheynosti (Steppified broad-leaved forests of the alliance Aceri tatarici-Quercion

- Zolyomi 1957 on the Middle-Russian Upland), *Rastitel'nost' Rossii*, 2014, No. 24, pp. 101–123.
- Semenishchenkov Y.A., Shapurko A.V., Rasprostranenie i osobennosti ekologii gibrida *Pulmonaria × notha* A. Kern (Boraginaceae) v Bryanskoi oblasti (Distribution and characteristics of ecology of the hybrid *Pulmonaria × notha* A. Kern (Boraginaceae) in the Bryansk region), *Vestnik Voronezhskogo gos. un-ta. Ser.: Khimiya. Biologiya. Farmatsiya*, 2018, No. 2, pp. 246–254.
- Semenishchenkov Y.A., Soobshchestva soyuza *Aceri tatarici–Quercion roboris* Zólyomi et Jakucs ex Jakucs 1960 v basseine reki Vorskly (Belgorodskaya oblast') (The communities of alliance *Aceri campestris–Quercion roboris* Bulokhov et Solomeshch 2003 in the basin of the river Vorskla), *Vestnik Tverskogo gos. un-ta. Ser.: Biologiya i ekologiya*, 2012, Vol. 28, No. 25, pp. 54–62.
- Semenishchenkov Y.A., Teleganova V.V., Sintaksonomiya i ekologiya kseromezofitnykh dubrav doliny Oki v predelakh Kaluzhskoi oblasti (Syntaxonomy and ecology of xeromesophytic oak forests in the Oka valley within the Kaluga region), *Uch. zap. Orlovskogo gos. un-ta*, 2013, No. 3 (53), pp. 132–138.
- The Euro + Med PlantBase* – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity, available at: <http://www.emplantbase.org/home.html> (April 08, 2021).
- Tichý L., JUICE, software for vegetation classification, *Journal of Vegetation Science*, 2002, Vol. 13, pp. 451–453. [https://doi.org/10.1658/1100-9233\(2002\)013\[045:JSFVC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2002)013[045:JSFVC]2.0.CO;2)
- Vasilevich V.I., Raznoobrazie rastitel'nosti v predelakh landshafta (Vegetation diversity on the landscape scale), In: *Biologicheskoe raznoobrazie: podkhody k izucheniyu i sokhraneniyu* (Biological diversity: approaches to the study and conservation), Saint Petersburg: RAN, Zoologicheskii institut, 1992, pp. 34–41.
- Walter H., *Vegetationzonen und Klima: der okologischer Gliederung der Biogeosphäre*, Stuttgart; Ulmar, 1977, 309 p.
- Whittaker R.H., Evolution and measurement of species diversity, *Taxon*, 1972, Vol. 21, pp. 213–251.
- Yurtsev B.A., Ekologo-geograficheskaya struktura biologicheskogo raznoobraziya i strategiya ego ucheta i okhrany (Ecological-geographic structure of biological diversity (BD) and the strategy of its inventorying and conservation), In: *Biologicheskoe raznoobrazie: podkhody k izucheniyu i sokhraneniyu* (Biological diversity: approaches to the study and conservation), Saint Petersburg: RAN, Zoologicheskii institut, 1992, pp. 7–21.
- Zelenaya kniga Bryanskoi oblasti (rastitel'nye soobshchestva, nuzhdayushchiesya v okhrane)*, (Green Data Book of the Bryansk region (plant communities that are in need of protection)), Bryansk: “Bryanskoe oblastnoe poligraficheskoe ob'edinenie”, 2012, 144 p.
- Zobel M., Plant species coexistence – the role of historical, evolutionary and ecological factors, *Oikos*, 1992, Vol. 65, No. 2, pp. 312–320. <https://doi.org/10.2307/3545024>
- Zobel M., van der Maarel E., Dupre C., Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration, *Applied Vegetation Science*, 1998, Vol. 1, pp. 55–66. <https://doi.org/10.1111/jvs.12333>

УДК 574.9:581.55+528.94(571.54)

## БИОРАЗНООБРАЗИЕ И ГЕОГРАФИЯ ГОРНЫХ БОРЕАЛЬНЫХ ЛЕСОВ СЕВЕРНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ<sup>1</sup>

© 2022 г. Г. Н. Огуреева<sup>а</sup>, \*, М. В. Бочарников<sup>а</sup>, А. А. Виноградов<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Ленинские горы, д. 1, Москва, 119991 Россия

\*E-mail: ogur02@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.01.2022 г.

После доработки 19.03.2022 г.

Принята к публикации 07.06.2022 г.

В биогеографии успешно развивается направление географии биоразнообразия, с которым связаны многие аспекты дифференциации биоты на разных уровнях организации биотического покрова. Исследование географии биоразнообразия в данной работе опирается на базовую классификацию наземных экосистем, в рамках которой используется эколого-географический подход к интерпретации их биоразнообразия. Приводится обоснование региональных оробиомов как опорных единиц оценки видового и экосистемного разнообразия гор. Цель настоящего исследования – выявить региональную специфику типологического разнообразия горных лесных экосистем и биоты в связи с высотно-поясной структурой и высотными градиентами, определить их роль в организации горного пространства в связи с его экотопической структурой. Для достижения цели использованы статистические методы обработки цифровых картографических моделей растительности, рельефа, а также климатических условий. На примере Северовосточно-Забайкальского таежного оробиома раскрыта высотно-поясная структура его растительного покрова. На основе составленной мелко-масштабной карты лесов оробиома выявлена пространственная структура горнотаежного пояса с отображением его типологического разнообразия. Горнотаежный пояс (с двумя подпоясами) определяет региональную специфику флористического и ценотического разнообразия восточносибирских горных лесов оробиома. В составе лесного покрова пояса преобладают лиственничные леса, ограниченное участие принимают сосновые и темнохвойные леса, отмечается снижение видового состава по высотному градиенту. Наряду с общими для оробиома чертами выражены специфические особенности биоразнообразия лесов в его географических вариантах, связанные с различным соотношением типологических подразделений на разных высотных уровнях. Для горнотаежного пояса определены ключевые показатели тепло- и влагообеспеченности высотных поясов, характеризующие климатические условия формирования биоразнообразия в горах Северного Забайкалья. Успешное обращение к оробиомам при анализе биоразнообразия горных территорий определяет перспективы изучения лесов, разработки системы их мониторинга и охраны на единой биомной основе.

*Ключевые слова:* бореальные (таежные) леса, горные биомы, экосистема, биоразнообразие, биота, био-климатические показатели, климаты растительности, картографирование лесов.

**DOI:** 10.31857/S0024114822060080

Разноплановое изучение географии биоразнообразия и развитие подходов к его сохранению – одна из основных проблем биогеографии и природоохранной деятельности. Обращение к концепции биомной организации биосферы возникло в связи с решением задач, вызванных глобальными процессами, в первую очередь по изменению климата. Биомы вошли в практику биогеографических исследований как определенный уровень структуры биотического покрова, а сам биом рассматрива-

ется как закономерное сочетание экосистем в географическом пространстве в определенных климатических условиях с адаптированной к ним биотой и сложившейся структурой (Вальтер, 1968; Walter, 1973; Уиттекер, 1980). При классификации наземных экосистем различаются зональные биомы в равнинных условиях, биомы гор (оробиомы) и экосистемы крупных эдафических вариантов биома (педобиомы) (Walter, Breckle, 1991). На глобальном уровне выделяются зонобиомы и оробиомы I порядка, на региональном уровне – региональные биомы и оробиомы II порядка и экосистемы топологического плана (до биогеоценоза) с опорой, прежде всего, на климатические типы растительности (Köppen, 1936;

<sup>1</sup> Работа выполнена в рамках государственного задания по теме “Пространственно-временная организация экосистем в условиях изменений окружающей среды” и на базе ЦКП “Гербарий MWG”, созданного при поддержке Программы развития Московского университета.

Holdridge, 1947; Trewartha, Horn, 1980), жизненные формы биоты (Вальтер, 1968; Одум, 1986), адаптированные к соответствующим условиям и структурно-динамическим особенностям самих экосистем. Целостность экосистемы (специфический для нее инвариант) определяется разными масштабами современных и исторических процессов, определяющих состав, свойства, характер функционирования компонентов экосистем и специфику их отклика на меняющиеся условия среды (Сочава, 1978). Биота в этом плане является наиболее мобильным компонентом экосистем и быстро реагирует на изменения условий существования. Именно состав биоты и характер ее взаимодействия со средой определяют сохранение инварианта экосистем. Понимание общих принципов формирования экосистемного разнообразия на основе анализа состояния биоты позволяет выйти на разработку адресной системы мероприятий по нормализации экологического потенциала биома, восстановлению его экологических функций, выработке рекомендаций по организации управления природными ресурсами, что крайне важно для эффективного решения практических задач мониторинга и сохранения биоразнообразия. Особенно актуальны эти проблемы в лесоведении и лесной экологии, где определяются концепции управления лесами и принципы лесопользования.

Среди категорий экосистемного разнообразия наименее разработанным остается представление о классификации горных экосистем, их объеме и структуре, составе и условиях развития. География разнообразия горных экосистем формируется под воздействием интегрального высотного градиента в соответствии с трехмерной природой гор. Высотно-поясное распределение биотического покрова, определяемое изменением климатических параметров по градиенту теплообеспеченности в горах, является базовым представлением для классификации экосистем на всех уровнях биомного разнообразия гор. Типы поясности и их классификация (Огуреева, 1999) дают основание для выделения оробиемов I порядка, высотно-поясные спектры необходимы для выделения региональных оробиемов, определения структуры экосистемного и видового разнообразия гор (Огуреева, Бочарников, 2017). Биотическое и ценотическое разнообразие горных лесов отражает совокупность климатических условий, сложность орографии, историю развития природного комплекса гор в историческое время.

Эколого-географический подход к определению экосистемного разнообразия лесов с учетом региональных особенностей формирования растительного покрова хорошо согласуется с положениями лесной биогеоценологии и вносит свой вклад в развитие учения о лесе (Морозов, 1949; Сукачев, 1972).

Леса России составляют около 22% покрытой лесом площади планеты (Состояние ..., 2020). По официальным данным Государственного лесного реестра (на 2015 г.), площадь российских лесов составляла 1183.2 млн. га (Доклад ..., 2015). В работе С.А. Барталева с соавторами (Барталев и др., 2016) приводится лесопокрытая площадь по данным дистанционного зондирования земли из космоса – 725.5 млн. га (без учета площади редины и кустарников). Биом бореальных лесов занимает широкую полосу (более 1000 км) на севере континентов Евразии и Северной Америки, образуя единую циркумбореальную зону, занимающую 14.5 млн. кв. км, что составляет 27% площади лесного покрова планеты; из них на долю России приходится 73% (FAO, 2020). Горы занимают в России порядка 430 млн. га. Площади горных бореальных лесов определить пока трудно, по предварительным данным, она может составлять 140 млн. га. Лесистость горных биомов варьирует в пределах 40–80%. Горные леса выполняют важнейшие экологические средообразующие и средозащитные функции, поддерживая устойчивость горных экосистем в условиях природных и антропогенных нарушений.

Границы обширного зонобиома бореальных лесов определяются биоклиматическими показателями, среди которых ведущими являются показатели теплообеспеченности (средняя многолетняя годовая температура воздуха – от –12 до +4°C; сумма активных температур >10°C – 1000–2000; продолжительность вегетационного периода – 100–220 дней), влагообеспеченности (среднее многолетнее годовое количество осадков – 300–1500 мм; режим их сезонного распределения), а также их соотношение в пределах региональных биомов. Бореальные леса Северного Забайкалья произрастают в условиях холодного и влажного резко континентального климата.

Экосистемное разнообразие бореальных лесов отражает различия климатических условий и в целом высокое ландшафтное разнообразие территории. В пределах зонобиома бореальных лесов России выделено 32 региональных биома, в том числе 16 равнинных (Биоразнообразие ..., 2020) и 16 горных биомов (Карта ..., 2018). В характеристику оробиемов включены сведения о биоклиматической ситуации (климатопы), в которой представлены высотно-поясные спектры, их высотные пределы и дифференциация по высотному градиенту экосистем, представлены геофогенетические комплексы формаций и количественная оценка биоты. Биоразнообразие бореальных лесов России формируется на основе трех геофогенетических комплексов формаций: *урало-южносибирских* (темнохвойных), *восточносибирских*, или *ангаридских* (светлохвойных), и *южноохотских* (темнохвойных) (Сочава, 1978).

Цель настоящего исследования – выявить региональную специфику типологического разнообразия горных лесных экосистем и биоты в связи с высотно-поясной структурой и высотными градиентами, определить их роль в организации горного пространства исходя из его экологической структуры на примере Северо-восточно-Забайкальского таежного оробиома. Фоновое участие в высотном спектре принимают горнотаежные экосистемы ангаридского и урало-южносибирского комплекса формаций, образующие пояс на абсолютных высотах около 300–1000 м. Устойчивое развитие горнотаежных экосистем может нарушиться в связи с глобальными трендами в изменении климата, под воздействием которых прогнозируются существенные изменения в структуре биоразнообразия, а также с интенсификацией освоения природных ресурсов, особенно лесопользования, в зоне Байкало-Амурской магистрали.

### ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

В пределах бореальной области Сибири горнотаежные типы поясности с определяющей ролью хвойных сибирских лесов представлены наиболее разнообразно. В горах Байкало-Джугджурской природной области выражен трехчленный высотно-поясной ряд: горнотаежный пояс лиственных лесов – пояс редколесий и кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) – гольцово-тундровый пояс, где в горнотаежном поясе преобладают лиственные леса ангаридского комплекса формаций из лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) (Белов, 1973; Панарин и др., 1980; Огуреева, 1999). Фитоценологическое и флористическое разнообразие бореальных лесов горнотаежного пояса оробиома послужило объектом исследования.

**Северо-восточно-Забайкальский** региональный оробиом относится к Забайкальской группе горнотаежных биомов бореального класса (оробиомов I порядка). Он занимает обширные орографически сложные системы Северо-Байкальского, Станового и Патомского нагорий с преобладающими высотами хребтов 2000–2500 м.

С Северо-Байкальским нагорьем и западной частью Станового нагорья связан **Северобайкальский вариант биома**. На современный облик рельефа оказывает влияние древнее и современное горно-долинное оледенение, что определяет альпинотипный резко расчлененный рельеф в высокогорных областях Верхнеангарского и Северо-Муйского хребтов, открытых с северо-запада преобладающим воздушным массам. К зоне тектонических разломов приурочены межгорные котловины Байкальской рифтовой зоны (Верхнеангарская, Муйско-Куандинская). Патомское нагорье, с которым связано развитие **Патомского варианта биома**, имеет складчатое основание с хорошо выра-

женными участками древних поверхностей выравнивания; преобладающие высоты – 1200–1300 м. В условиях преобладания денудационных процессов и выхода пород различной устойчивости к денудации и выветриванию выражена ярусность рельефа. **Кодаро-Каларский вариант биома** развит на хребтах восточной части Станового нагорья. Открытый с северо-запада Кодарский хребет характеризуется альпинотипным рельефом, а на расположенных в более континентальных условиях с развитием криогенных процессов Южно-Муйском и Удоканском хребтах преобладают куполообразные вершины, обширные нагорные террасы. К Байкальской рифтовой зоне приурочен ряд межгорных котловин (крупнейшая из них – Чарская).

В целом биом формируется в условиях низкой тепло- и достаточной либо избыточной влагообеспеченности. Средние годовые температуры повсеместно отрицательные (от  $-3^{\circ}\text{C}$  – в низкогорьях Патомского нагорья до  $-6^{\circ}\text{C}$  – в среднегорьях и  $-9^{\circ}\text{C}$  – в высокогорьях Кодарского, Каларского, Удоканского хребтов). Суммы активных температур выше  $10^{\circ}\text{C}$  изменяются от 0 до 1800, годовое количество осадков – от 300 до 600 мм. Северо-байкальский и Патомский варианты характеризуются умеренно-холодным климатом (средняя многолетняя температура года – выше  $-6^{\circ}\text{C}$ , июля – выше  $+16^{\circ}\text{C}$ ) с повышенным увлажнением, способствующим участию темнохвойных лесов в низкогорьях хребтов и господством в горнотаежном поясе лиственных лесов (средняя многолетняя температура года составляет  $-6...-9^{\circ}\text{C}$ , июля –  $+13...+15^{\circ}\text{C}$ ). Кодаро-Каларский вариант с хорошо развитыми высокогорными комплексами имеет наиболее холодный континентальный климат (средние годовые температуры опускаются до  $-10^{\circ}\text{C}$  и ниже).

С изменениями в обеспеченности теплом, влагой и их соотношением связаны смены высотнопоясных подразделений растительности, поясов и подпоясов, которые выделяются в соответствии с дифференциацией господствующих типов растительности, фитоценологического оптимума фоновых сообществ в пределах вариантов биома. Высотные изменения в разнообразии горнотаежных экосистем, выраженные в типологическом разнообразии сообществ, составе ценофлор, пространственной структуре в системе экологических условий, лесотаксационных показателях, находящие связь с климатическими градиентами, получили интегральное выражение в высотнопоясных комплексах лесов, аналогично выделенных в горах Южной Сибири (Поликарпов и др., 1986; Назимова и др., 2005). Инверсии температур в межгорных котловинах определяют их положение в структуре растительного покрова и всего высотнопоясного спектра в соответствии с высотным градиентом. География биоразнообразия

и пространственная структура экосистем оробеома выражена также во флористическом составе преобладающих растительных формаций и высотных спектров (Бочарников, 2020).

Анализ биоразнообразия горнотаежных лесов Северовостоchno-Забайкальского биома проводится на основе впервые созданной карты лесов, позволяющей провести сравнительную характеристику его трех географических вариантов. Составление карты лесов проведено на основе выявления факторных характеристик, наиболее точно описывающих пространственную структуру лесного покрова, и установления количественных связей между выбранными характеристиками и определенными на основе спектральных данных типологического разнообразия лесов. В качестве исходных данных об актуальном лесном покрове использована карта растительного покрова России (Барталев и др., 2015). Типологическое разнообразие лесов определено на основе оцифрованной карты растительности юга Восточной Сибири (Белов, 1973), публикаций (Курнаев, 1973; Панарин и др., 1980; Рысин, 2010) и авторских материалов, полученных при обследовании лесов в 2017–2019 гг. Всего выделено 12 фоновых лесных эпиформаций: 6 – лиственничных; 2 – сосновых; 2 – еловых; 1 – пихтово-кедровых; 1 – березовых лесов из шерстистой березы (*Betula lanata* (Regel) V. Vassil.). К производным лесам отнесены сообщества березовых (береза плосколистная (*B. platyphylla* Sukaczew)) лесов. По долинам рек распространены условно коренные сообщества лесов с участием лиственницы, чозения, тополя, березы в составе серийных долинных рядов.

Создание инвентаризационной карты горнотаежных лесов проведено с использованием пошагового дискриминантного анализа и определением оптимального сочетания факторов, которые объясняют разграничение исходно известных типологических подразделений и возможность их формирования с разной вероятностью. Орографические характеристики (абсолютная высота, крутизна, экспозиция, кривизна склонов, относительное превышение, глубина заложения речных долин) использованы в качестве переменных, в соответствии с изменением которых выражена пространственная структура экологических факторов. Абсолютная высота использована для характеристики высотного градиента, в соответствии с которым в пределах горнотаежного пояса выражены высотные подпояса. Крутизна и кривизна склонов определяют различия в трофности местообитаний, экспозиция – теплообеспеченности в пределах подпоясов. Относительное превышение и глубина заложения речных долин служат дополнительными характеристиками перераспределения экотопических условий по элементам горного рельефа. В результате анализа определена роль каждой переменной и дана общая оценка

качества выделения типологических подразделений лесов как интегральная характеристика.

На основе дискриминирующих функций неизвестные типологические подразделения отнесены к изначально известным по максимальным значениям вероятностей, рассматриваемых в качестве основного критерия при выборе соответствующего класса). Анализ сходства экотопических условий условно коренных лесов и развивающихся на их месте производных позволил выявить типологическое разнообразие березовых лесов как производных вариантов хвойных горнотаежных лесов.

С использованием алгоритма, реализованного при проведении дискриминантного анализа, получены три цифровые карты лесов (отдельно для Северобайкальского, Патомского и Кодаро-Каларского вариантов), что позволило составить карту Северовостоchno-Забайкальского оробеома в целом. Картографическая реализация метода дискриминантного анализа для каждого варианта в отдельности обусловлена региональной спецификой формирования лесов в связи с орографической и ландшафтной структурой территории, что находит отражение в разнообразии типов поясности растительности с особенностями смены высотно-поясных подразделений на карте и их типологического состава. Качество дискриминации лесных формаций на основе выбранных морфометрических параметров варьирует от 51% (лиственничные леса Кодаро-Каларского варианта) до 96% (сосновые леса Кодаро-Каларского варианта).

Итоговая мелкомасштабная карта лесов оробеома получена в результате фильтрации растрового изображения с целью исключения единичных пикселей и образуемых ими мелких фрагментов в соответствии с возможностью отображения при выбранном масштабе картографирования (м. 1 : 3000000).

Карта лесов оробеома использована в анализе пространственной структуры фитоценологического разнообразия горнотаежного пояса. Абсолютная высота послужила ключевым критерием оценки высотно-поясной дифференциации типологических единиц бореальных лесов, позволившей на основе их распространения обосновать выделение высотных подпоясов и полос в пределах горнотаежного пояса. Оценка фитоценологического разнообразия проведена с учетом флористического разнообразия сосудистых растений горнотаежного пояса и видового состава основных ценнофлор по опубликованным данным.

Ключевые биоклиматические показатели получены по данным глобальной климатической модели Chelsa (Karger et al., 2017). Она содержит информацию о пространственном распределении средних многолетних годовых и месячных показателей (стандартный набор 19 биоклиматических переменных BioClim) за период 1979–2013 гг., приве-

денных для пространственного разрешения в 30". Используются показатели средних многолетних годовых, июльских и январских температур и количества осадков.

На основе представлений о связях растительности с определенными климатопами, совокупность характеристик которых определяет функционирование биоты, для высотных поясов и подпоясов в пределах оробитома, рассчитаны количественные значения показателей тепло- и влагообеспеченности. Полученные совокупности значений позволили определить средние, стандартные отклонения от средних и экстремумы биоклиматических характеристик. Они использованы в качестве опорных данных для анализа современного разнообразия и пространственной структуры растительного покрова в системе климатических условий.

Пространственные операции с данными, в том числе сопряженный анализ растровых слоев, их векторизация, выполнены в геоинформационной среде программы ArcGIS (приложение ArcToolbox) и программы SAGA GIS. Статистический анализ выполнен в программе Statistica.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Горнотаежный пояс Северовостоchno-Забайкальского оробитома распространен на высотной амплитуде от 300 до 1000 м и занимает площадь около 130 тыс. км<sup>2</sup> (более 50% от площади биотома). Каждый биотом можно рассматривать как ценофонд или "фонд экосистем" разного уровня (Тишков, 1992). Оробитом характеризуется достаточно высокой степенью сохранности природных экосистем и развитием малонарушенных лесов, среди которых преобладают сообщества лиственничной формации (Атлас ..., 2003). В структуре регионального биотома, прежде всего, важно выделение климаксных сообществ, определяющих высотно-поясной характер биотома и сопутствующих им эдафических или экологических экосистем. Специфика экосистем определяется составом биоты и характером ее взаимодействия со средой обитания в первую очередь с климатическими условиями.

Возможности развития растительного покрова горнотаежного пояса определены тепло- и влагообеспеченностью: значениями средней годовой температуры от  $-7$  до  $-3^{\circ}\text{C}$ , средней температуры июля от  $+14$  до  $+19^{\circ}\text{C}$ , суммами активных температур  $>10^{\circ}\text{C}$  от 1000 до 1800, годовым количеством осадков от 320 до 440 мм (Бочарников, 2019). Определенные значения данных показателей в пределах их амплитуд характеризуют климатопы типологических подразделений бореальных лесов в границах горнотаежного пояса. Значительной амплитудой значений характеризуется нижний подпояс, представленный разнообразием ти-

пологического состава лиственничных, сосновых и темнохвойных лесов. Низкие средние годовые температуры ( $-7...-5^{\circ}\text{C}$ ) при достаточно высокой теплообеспеченности теплого сезона (сумма активных температур выше  $10^{\circ}\text{C}$  более 1400, биологически активная температура более  $4.5^{\circ}\text{C}$ ) определяют развитие лиственнично-сосновых лесов в нижних частях хребтов Станового нагорья и днищах межгорных котловин Байкальской рифтовой зоны. Пихтовые и еловые леса низкогорных хребтов Патомского нагорья произрастают при меньшей континентальности климата, характеризуясь более высокими средними годовыми температурами (около  $-5...-3^{\circ}\text{C}$ ) при немного меньшей теплообеспеченности вегетационного сезона (сумма активных температур выше  $10^{\circ}\text{C}$  – 1200–1600). Верхний подпояс горнотаежного пояса, основу которого составляют лиственничные леса, характеризуется уменьшением теплообеспеченности (средняя годовая температура опускается до  $-9^{\circ}\text{C}$ , сумма активных температур – до 1000). Важный ботанико-географический рубеж, связанный с верхней границей леса и приходящийся на высоты около 900–1200 м, определяется снижением теплообеспеченности вегетационного сезона (средняя температура июля опускается ниже  $+15^{\circ}\text{C}$ , а сумма активных температур не превышает 1200). В целом высотная дифференциация лесов пояса надежно маркируется термическими показателями, а также соотношением тепла и влаги, прежде всего, теплого периода года.

Современная структура отражает также длительное историческое развитие, в ходе которого ангаридские, берингийские, южносибирские комплексы растительных формаций находят свое положение в структуре высотной поясности при разнообразии экотопических условий в пределах поясов. В обобщенном виде структура фитоценологического разнообразия горнотаежного пояса и отдельных его компонентов выглядит следующим образом. Преобладают леса восточносибирской формации лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii*), доля которых составляет порядка 80% в составе лесного покрова биотома (табл. 2). Типологический состав в целом представлен преобладающими кедровостланиковыми, рододендроновыми, ерниковыми, кустарничково-зеленомошными группами лиственничных лесов, которые определяют разнообразие горнотаежного пояса в условиях холодного континентального климата низкогорных и среднегорных хребтов Северного Забайкалья. Их широкое распространение в оптимальных условиях на высотах 600–900 м охватывает широкий спектр экотопических условий, связанных с развитием морфоструктур, литологией горных пород и почв, характеризуя выраженную климатическую обусловленность в пределах пояса. Лиственничные с редким участием сосны или кедра кедровостланиковые леса представлены баданово-

зеленомошными, багульниково-зеленомошными, лишайниковыми сообществами. Бруснично-зеленомошный и голубично-зеленомошный напочвенный покров характерен для ерниковых елово-лиственничных лесов. В сообществах лиственничных кустарничково-зеленомошных лесов с высокой активностью брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea* L.) не выражен подлесок.

Дополняют типологическое разнообразие пояса сосновые (7%) и темнохвойные (9%) леса урало-южносибирского комплекса формаций. Сосновые (сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) леса характерны для нижнего, более теплообеспеченного подпояса, а также межгорных котловин, в которых при большей амплитуде годовых температур увеличена продолжительность и теплообеспеченность вегетационного сезона, а широкое развитие аллювиальных песчаных отложений препятствует развитию мерзлоты. Наиболее распространены сосновые с участием ели и пихты рододендроновые (рододендрон даурский (*Rhododendron dauricum* L.)) леса с хорошо развитым кустарничково-зеленомошным покровом. Темнохвойные леса имеют ограниченное распространение и представлены фрагментами пихтовых (пихтой сибирской (*Abies sibirica*)), кедровых (сосной сибирской (*Pinus sibirica*)) и еловых (елью сибирской (*Picea obovata*)) лесов, часто по долинам рек, достигая наибольшего распространения в низкогорьях Патомского и Северо-Байкальского нагорий в условиях менее континентального климата. Березовые (из березы плосколистной) леса являются типичной стадией восстановления светлохвойных и темнохвойных лесов после пожаров и рубок. Тополевые (тополь душистый (*Populus suaveolens*)), чозениевые (корянка земляничнолистная (*Chosenia arbutifolia*)), березовые (береза пушистая (*Betula pubescens*)), береза плосколистная и осиновые (осина обыкновенная (*Populus tremula* L.)) леса участвуют в составе серийных рядов по долинам рек, в днищах котловин. Кедровый стланик формирует подгольцовый пояс, на границе которого в контактной полосе образуются сложные сочетания его сообществ с таежными лесами и редколесьями, ценофлоры которых взаимно обогащаются. Восточносибирский горно-тундровый комплекс является основой растительного покрова высокогорий биома. Современные климатические условия ограничивают его связи с горной тайгой, при этом проникновение горно-тундровых видов осуществляется по благоприятным экотопам в пределах горнотаежного пояса (выходы горных пород, каменистые россыпи).

Оробиом относительно слабо изучен в ботанико-географическом плане, и о его истинном разнообразии можно судить пока лишь предварительно. Общее видовое богатство биома составляет около 1200 видов сосудистых растений (Мальшев и др., 2000), 300 видов мохообразных и

более 700 видов лишайников (Карта ..., 2018). Наиболее разнообразна флора Северобайкальского варианта биома (около 1130 в.), около 720 видов зарегистрировано в Кодаро-Каларской части биома и около 630 видов – в Патомском варианте, наименее изученном в этом отношении. Наибольшее число видов приходится на флору горнотаежного пояса (около 1000 видов) (табл. 4). Три четверти этого разнообразия (около 840 видов) сосредоточено в нижнем подпоясе лиственнично-сосновых и лиственнично-еловых с участием пихты и кедра лесов. В верхнем подпоясе лиственничных лесов, преобладающем по занимаемой площади, насчитывается около 780 видов. Флористическое богатство подгольцового пояса составляет более 620 видов, при этом редколесный и стланиковый подпояса имеют примерно одинаковое разнообразие – по 550–560 видов; в горно-тундровом поясе произрастает около 470 видов, в гольцовом зарегистрировано около 80 видов сосудистых растений (Иванова, Чепурнов, 1983). Число видов сосудистых растений на 100 км<sup>2</sup> в горнотаежном поясе оценивается в 450–600 видов, в пересчете на 10000 км<sup>2</sup> – 650–800 видов (Мальшев, 1994). В целом по высотному градиенту происходит уменьшение флористического разнообразия поясов, выраженное в сокращении общего числа видов и в уменьшении их видовой насыщенности.

Флора оробиома является бореальной. Ее основу составляют виды голарктической (25%), евро-азиатской (13%), евро-сибирской (5%), южно-сибирской (более 10%) ареалогических групп (Бочарников, 2019). При этом флора мало специфична, о чем свидетельствует относительно небольшое количество эндемичных (около 80) видов, а с учетом высокой роли видов с обширным ареалом, указывает на давние связи с флорами Голарктики. Большая их часть является региональными эндемиками и встречается, в основном в северобайкальской части биома, флора которого обогащена горностепными элементами, находящимися здесь на границе ареала. Степные эндемики (около 20 видов) сосредоточены в нижнем подпоясе горной тайги. Специфику флоры биома представляют и другие редкие виды растений. Развитие плейстоценовых реликтовых видов связано с горно-долинным оледенением хребтов в четвертичный период, в ходе которого активизировались процессы миграций видов между хребтами и их высотными поясами (всего более 20 видов). (Мальшев, Пешкова, 1984). 14 видов сосудистых растений включены в Красную книгу РФ.

*Фитоценологическое разнообразие  
и пространственная структура  
горнотаежных лесов биома*

Горнотаежные леса составляют основу высотного-поясного спектра оробиома, при этом регио-

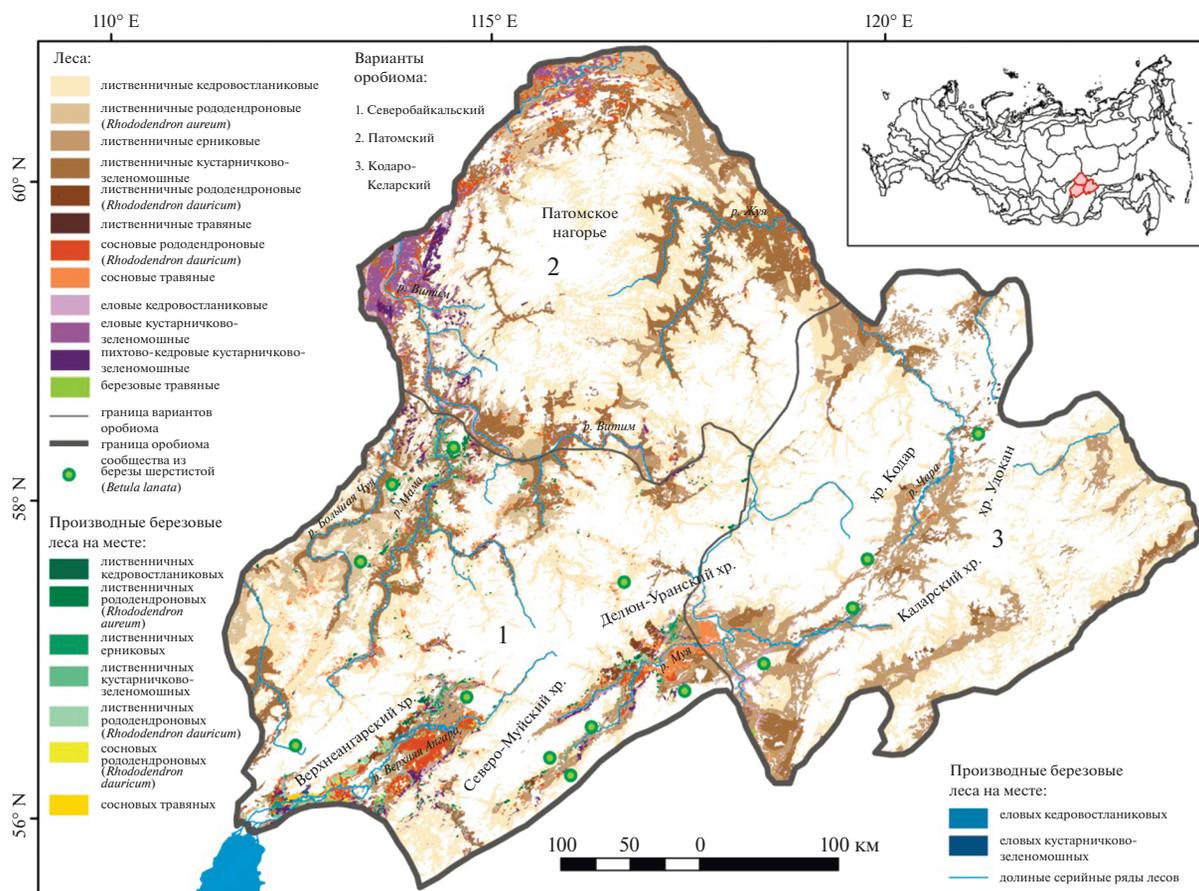


Рис. 1. Карта лесов Северо-восточно-Забайкальского оробиома (м. 1 : 3000000).

нальная специфика находит выражение в биоразнообразии его географических вариантов (рис. 1). Каждый вариант биома, отражая общие закономерности формирования разнообразия экосистем, имеет при этом свои специфические черты, определяемые географическим положением и связанным с ним характером экологических условий в ландшафтной структуре горной территории. При создании карты лесов для каждого варианта выбраны морфометрические показатели с высокой значимостью (табл. 1). Варианты горнотаежных лесов характеризуются различиями в типологических и структурных показателях разнообразия: в фитоценоотическом составе формаций, богатстве их ценофлор, соотношении господствующих и сопутствующих им сообществ, высотных пределах их распространения.

**Северобайкальский вариант** отличается наибольшим уровнем разнообразия экосистем в связи с тесным контактом с Байкальской котловиной и прилегающим к ней горным обрамлением рифтовой зоны как областей с высокой контрастностью и мозаичностью современных условий, выраженных в течение длительной истории развития и оставивших след, в том числе в виде ре-

ликтовых элементов биоты (Малышев, Пешкова, 1984; Намзалов, 2021). Горнотаежные и высокогорные (подгольцовые, горнотундровые) экосистемы занимают примерно равные площади горной территории, в пределах которой формируется ценоотическое разнообразие варианта. В горнотаежном поясе преобладают лиственные леса по всей амплитуде пояса (500–900 м). Они проникают по долинам рек в пределы подгольцового пояса, где представлены лиственными с участием сосны и березы лесами с подлеском из золотистого рододендрона (*Rhododendron aureum*), приуроченные к увлажненной северо-западной части Северо-Байкальского нагорья в верховьях долин рек Верхней Чуи, Левого Мамы (табл. 2, рис. 2).

Фитоценоотическое разнообразие горнотаежного пояса этого варианта имеет выраженную высотную дифференциацию, связанную с изменением соотношения типологических подразделений на различных высотных уровнях. Этим обуславливается не только выделение подпооясов сосновых и лиственных лесов (нижний и верхний подпоояса соответственно), но и полос в пределах подпооясов, которые отличаются характерными соот-

**Таблица 1.** Результаты дискриминантного анализа типологических подразделений лесов оробитома по морфометрическим показателям. Для типологических подразделений растительности приведены показатели F-статистики, Wilks' Lambda, качества детерминации (%), число пикселей на карте (N). Уровень значимости (p-value): \*\* < 0.000; \* < 0.05; – незначим при p < 0.05

		Географический вариант оробитома	N	F	Морфометрические показатели рельефа (Wilks' Lambda)					Точность выделения групп, %
					абсолютная высота	экспозиция склона	крутизна склона	относительное превышение	глубина заложения долин	
Лесные формации группы формаций	Лиственничные	1	392236	6147	0.85**	0.74**	0.75**	0.76**	0.76**	49
		2	507642	5388.2	0.95**	0.67–	0.70*	0.67–	0.67–	53
		3	341277	992.94	0.96**	0.94**	0.95**	0.93**	0.93**	53
	Сосновые	1	14041	379.07	0.89**	0.88*	0.89**	0.90**	0.90**	74
		2	46202	78.101	1.00**	1.00**	1.00**	1.00**	1.00**	98
		3	2845	112.50	0.96**	0.81**	0.81**	0.81**	0.81**	95
	Темнохвойные	1	2406	125.52	0.72**	0.64–	0.63–	0.67*	0.63–	89
		2	65325	284.30	0.96**	0.92**	0.90**	0.90**	0.90**	60
		3	16068	22.924	1.00**	1.00**	1.00**	1.00**	1.00**	99
	Березовые	1	40996	437.47	0.71**	0.61**	0.64**	0.64**	0.66**	36
		2	63295	880.3	0.83**	0.54–	0.55–	0.54–	0.55–	43
		3	10425	19.081	0.96**	0.94**	0.94**	0.94**	0.94**	43

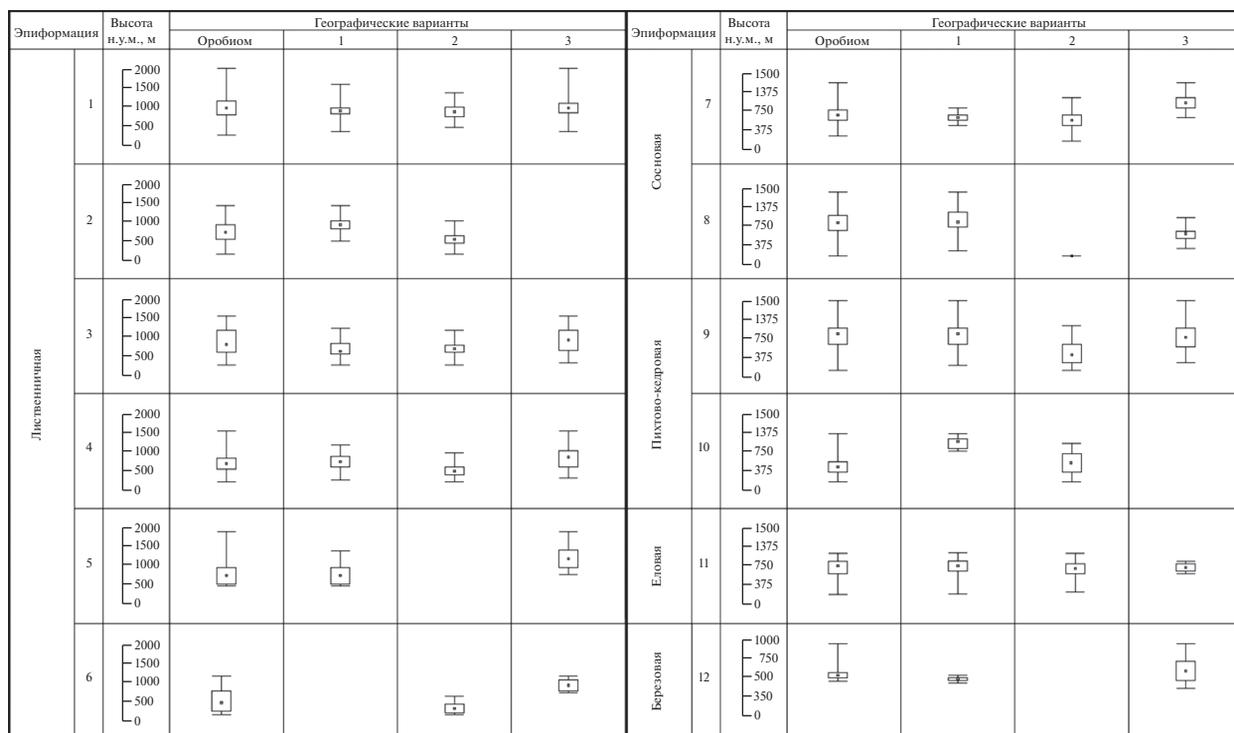
**Таблица 2.** Распространение горнотаежных лесов Северовосточно-Забайкальского оробитома и его географических вариантов по занимаемой площади

		Типологические подразделения горнотаежных эпиформаций (% от лесопокрытой площади)											Лесопокрытая площадь (тыс. км <sup>2</sup> )	Лесистость (% от общей площади)	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11			12
<b>Оробитом</b>		<b>39</b>	<b>8</b>	<b>17</b>	<b>19</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>4</b>	<b>3</b>	<b>2</b>	<b>5</b>	<b>2</b>	<b>&lt;1</b>	<b>101</b>	<b>44</b>
Географические варианты	1	38	11	9	18	3	0	5	5	2	5	4	<1	41	50
	2	35	10	8	28	0	0	7	0	2	8	2	0	33	48
	3	45	0	40	10	0	0	0	3	2	0	0	<1	27	35

Типологический состав лесных эпиформаций: лиственничной: 1 – кедровостланиковые; 2 – рододендроновые (рододендрон золотистый); 3 – ерниковые (береза тощая (*Betula exilis*), береза растопыренная (*B. divaricata*)); 4 – кустарничково-зеленомошные; 5 – рододендроновые (рододендрон даурский); 6 – разнотравные; сосновой: 7 – рододендроновые (рододендрон даурский); 8 – разнотравные; еловой: 9 – кедровостланиковые; 10 – кустарничково-зеленомошные; пихтово-кедровой: 11 – кустарничково-зеленомошные; березовой: 12 – травяные. Географические варианты оробитома: 1 – Северобайкальский; 2 – Патомский; 3 – Кодаро-Каларский.

ношениями фоновых и сопутствующих сообществ. Выбранный шаг в 200 м позволяет выявить различия в структуре фитоценотического разнообразия определенных формаций, которые обусловлены высотным градиентом (табл. 3). По всему высотному спектру господствующие позиции

занимают лиственничные леса. При этом до 800 м выражено наибольшее типологическое разнообразие лесов, в котором сосновые леса занимают до 20% площади, а пихтово-кедровые и еловые – до 10%. Они произрастают также и на более высоких уровнях, однако там их доля не превышает 3%.



**Рис. 2.** Высотная структура бореальных лесов Северо-восточно-Забайкальского оробиома и его географических вариантов (приведены медианы, квартили 25 и 75%, максимальные и минимальные значения). Географические варианты оробиома: 1 – Северобайкальский; 2 – Патомский; 3 – Кодаро-Каларский. Типологические подразделения горнотаежных эпиформаций – см. табл. 1.

Выше 800 м выражено заметное преобладание кедровостланниковых лиственничных лесов, на которые приходится около 1/2–3/4 доли площади.

Повышенный уровень разнообразия варианта выражен и в отношении видового богатства сообществ горнотаежного пояса (табл. 4). Оно связано, в том числе и с разнообразием ценофлор горнотаежных лесов, обогащенных южносибирскими элементами, которые типичны для темнохвойных лесов урало-южносибирского комплекса формаций, а также степными элементами, представленными как реликтовыми древнесредиземноморскими палеоэндемичными видами, так и неэндемиками (Малышев, Пешкова, 1984). Флористический состав горнотаежного пояса обогащен также видами, характерными для сопутствующих формаций – пойменных лугов и низинных болот, широко представленных в Верхнеангарской котловине и на северном побережье Байкала. В связи с высокой мозаичностью экологических условий местообитаний и формированием связанных с ними экосистем в этом варианте наиболее ярко выражены различия между видовым богатством ценофлор горнотаежных лесов и общим флористическим разнообразием пояса.

**Патомский вариант.** Широкое распространение горнотаежного пояса обусловлено относительно невысокими горными хребтами Патом-

ского нагорья (до 1500–1700 м), в верхних частях которых он граничит с подгольцовым поясом; горные тундры получают развитие только на наиболее высоких хребтах. При фоновом участии лиственничных лесов заметную роль играют темнохвойные сообщества, приуроченные к более тепло- и влагообеспеченным низкогорьям в нижних частях долин правых притоков реки Лены. Большую часть высотного спектра занимают кедровостланниковые лиственничные леса (рис. 2). Особенно высока их роль в верхней части горнотаежного пояса на контакте с подгольцовыми стланниковыми и редколесными сообществами (на высотах 1000–1200 м), где формируются сложные гетерогенные экосистемы за счет взаимного проникновения их компонентов.

Для варианта характерна высотная дифференциация фитоценотического разнообразия горнотаежного пояса (табл. 3). На высотах 200–600 м развиты разные типы лиственничных, сосновых и темнохвойных лесов с достаточно равномерным распределением площадей, занимаемых сообществами. На высотах 600–800 м господствующее положение принадлежит лиственничным лесам (до 90%). Выше 800 м на лиственничные кедровостланниковые леса приходится более 4/5 площади.

Патомский вариант значительно уступает Северобайкальскому по уровню флористического

**Таблица 3.** Типологическое разнообразие горнотаежных лесов на разных высотных уровнях Северовосточно-Забайкальского оробиума и его географических вариантов (в % от общей лесопокрытой площади для каждой высотной ступени; показатель лесистости дан справа от диаграмм). Географические варианты оробиума: см. табл. 1

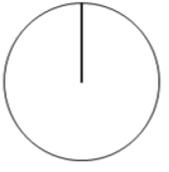
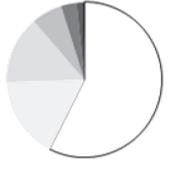
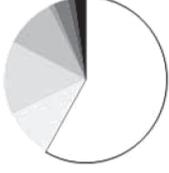
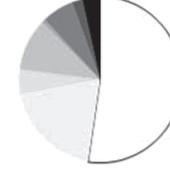
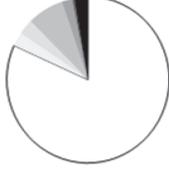
Абсолютная высота, м	Орбиум		Географические варианты					
			1		2		3	
1200–1400		16		18		2		8
1000–1200		59		40		15		48
800–1000		65		65		45		58
600–800		58		85		70		46
400–600		48		87		64		39
200–400		29		78		36		30

Таблица 3. Продолжение

Типологические подразделения горнотаежных формаций

Лиственничные	кедровостланиковые	
	рододендроновые (рододендрон золотистый)	
	ерниковые	
	зеленомошные	
Сосновые	рододендроновые (рододендрон даурский)	
	травяные	
Еловые	кедровостланиковые	
	зеленомошные	
Пихтово-кедровые	зеленомошные	

разнообразия горнотаежного пояса (табл. 4). Это связано, прежде всего, с уменьшением роли видов южносибирского комплекса в сложении ценофлор горнотаежных формаций, а также с ограниченным развитием высокогорий, дополняющих разнообразие за счет элементов ценофлор горнотундровых сообществ. Около 1/4 видового состава сосудистых растений горнотаежного пояса составляют виды луговых и болотных экосистем, распространенных в нижних частях горных хребтов нагорья.

**Кодаро-Каларский вариант.** Формирование растительного покрова на наиболее массивных хребтах Станового нагорья обуславливает широкое распространение высокогорной растительности при более ограниченном по сравнению с другими вариантами распространением горнотаежных лесов. Характерно господство лиственничных лесов и незначительное участие сосновых лесов, имеющих локальное распространение в днищах межгорных котловин и нижних частях хребтов (до 700–800 м). По долинам рек на всем высотном протяжении пояса встречаются еловые леса, а на верхнюю границу леса (около 1100–1200 м) выходят редколесья с участием кедра, однако в силу локального распространения небольшими фрагментами они не находят отражения на мелкомасштабной карте. Среди лиственничных лесов господствующее положение занимают кедровостланиковые и кустарничково-зеленомошные типы.

Плавное изменение фитоценотического разнообразия характеризует Кодаро-Каларский вариант. На всех высотных уровнях горнотаежного пояса преобладают лиственничные кедровостланиковые и ерниковые леса (более 2/3 от лесопокрываемой площади), соотношение площадей которых несколько варьирует (табл. 3). Сосновые и

темнохвойные леса встречаются на высотах до 600 м, занимая около 10% площади. Структура фитоценотического разнообразия горнотаежного пояса этого варианта представлена в пределах одного подпояса лиственничных лесов.

Кодаро-Каларский вариант близок к Патомскому по уровню флористического разнообразия. Однако при общности его ядра соотношение сопутствующих видов различно. Вариант отличает повышенная роль высокогорных элементов за счет широкого развития подгольцового, горнотундрового и гольцового поясов, при достаточно тесном контакте с которыми развиты леса горнотаежного пояса, особенно его верхней части. При этом многие высокогорные виды принимают спорадическое участие в составе горнотаежных сообществ и не входят в состав постоянных видов их ценофлор. Также вклад в разнообразие вносит специфический комплекс видов псаммофитных сообществ, развитых на мощных аллювиальных отложениях в днищах многочисленных межгорных котловин вдоль байкальской рифтовой зоны (Дулепова, 2013). В целом для варианта отмечается наименьшая доля видов ценофлор горнотаежных лесов по отношению к общему флористическому разнообразию пояса (табл. 4).

*Основные закономерности в структуре горнотаежного пояса оробеома*

Пространственная организация биоразнообразия биома формируется под воздействием комплекса градиентов факторов, выраженных в соответствии с зональным, секторным и высотным его положением. Они характеризуют классическую трехмерную структуру горных территорий, находящую отражение в отдельных компонентах

**Таблица 4.** Видовое разнообразие сосудистых растений горнотаежного пояса оробилома и его географических вариантов: 1 – Северобайкальский; 2 – Патомский; 3 – Кодаро-Каларский

Высотно-поясные подразделения		Оробиом	Географические варианты		
Высотный пояс	Высотные подпояса и ценофлоры		1	2	3
<b>Горнотаежный</b>		<b>1000</b>	<b>950</b>	<b>600</b>	<b>570</b>
	Лиственнично-сосновых, елово-лиственничных и пихтово-кедровых лесов	840	800	510	430
	Ценофлоры сосновых лесов	630	610	380	340
	Лиственничных лесов	780	750	530	520
	Ценофлоры лиственничных лесов	620	590	410	430
<b>Подгольцовый</b>	Лиственничных редколесий	560	540	330	440

экосистем и экосистемах в целом. Современная структура биоразнообразия оробилома является результатом длительного исторического развития, в ходе которого ангаридские, берингийские, южносибирские комплексы растительных формаций находят свое положение в структуре высотной поясности и разнообразии экотопических условий. Дифференциация пояса на подпояса лиственнично-сосновых и кедрово-пихтово-еловых лесов и подпояса лиственничных лесов проходит в пределах 600–700 м. Нижний подпояс имеет небольшую высотную амплитуду (300–600 м), в пределах которой сохраняется высокая ценотическая значимость их сообществ, прежде всего, сосновых и лиственничных рододендроновых и кустарничково-зеленомошных лесов. Для них характерна достаточно высокая лесистость при заметном участии луговых и болотных экосистем в структуре растительного покрова. Верхний подпояс имеет большую высотную амплитуду, простираясь до высот 1000–1200 м, где у верхней границы леса на контакте с подгольцовым поясом формируется сложная пространственная структура растительного покрова с постепенным снижением роли лиственничных лесов и увеличением доли высокогорных экосистем.

Лиственничные леса являются определяющими для высотно-поясного спектра в условиях холодного континентального климата Северного Забайкалья (рис. 1). Их широкое распространение в оптимальных условиях на высотах 600–900 м затуманивает разнообразие экотопических условий при выраженной климатической доминанте в структуре разнообразия горнотаежного пояса. В типологическом разнообразии преобладают леса кедровостланиковой, ерниковой и кустарничково-зеленомошной групп, при этом ценотический оптимум принадлежит кедровостланиковым лиственничным лесам, занимающим до 40% площади в пределах большей части высотной амплитуды пояса.

Дополняют типологическое разнообразие горнотаежного пояса ограниченно распространенные сосновые, пихтово-кедровые и еловые леса. Сосновые леса сосредоточены в более теплообеспеченных низкогорьях хребтов, а темнохвойные леса приурочены к более влажным и менее континентальным условиям западной части оробилома (Северо-Байкальское нагорье). Динамические тенденции в развитии лесного покрова оробилома проявляются в сукцессионных рядах производных сообществ. Восстановление основных групп климатических горнотаежных лесов после пожаров и рубок идет через сообщества березовых (береза плосколистная) лесов. Они занимают около 3% от лесопокрытой площади оробилома и будут иметь тенденцию к увеличению площади в связи с возрастанием антропогенного влияния. Дополняют экосистемное разнообразие пояса долинных ряды лугово-болотной растительности, формирующиеся в межгорных котловинах с обширными днищами в нижней части высотного спектра. На крутосклонных поверхностях коренных склонов сводово-глыбовых поднятий формируется мозаичная структура из лиственничных редколесий, ерниковых и кедровостланиковых сообществ, каменистых россыпей, особенно у верхней границы леса на контакте с высокогорными поясами.

На фоне преобладающих экосистем лиственничных лесов и редколесий горнотаежного пояса биома в его составе встречаются редкие сообщества. Реликтовый вид береза шерстистая (*Betula lanata*) образует самостоятельную полосу криволинейных у верхней границы леса в диапазоне высот 1100–1300 м. В контактной полосе ее сообщества сочетаются с зарослями кедрового стланика и ольховника; она встречается в составе лиственничных редколесий, также спускается в горнотаежный пояс и участвует в составе лиственничных и еловых лесов верхней полосы. Реликтовый вид карагана гривастая (*Caragana jubata*) встречается в составе лиственничных редколесий (1100–1600 м).

Ее ценотический ареал находится в горах южной части Байкальского региона, где она образует самостоятельные сообщества в пределах высот 1700–2200 м в составе подгольцового пояса.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проведенного исследования экологической организации бореальных горнотаежных лесов Северного Забайкалья подтвердили представление о важной роли дифференциации их экосистемного и биотического разнообразия в связи с биоклиматическими условиями высотных спектров горных биомов. В работе удалось выявить и показать на карте типологическое разнообразие лесных экосистем с оценкой их ценофлор. Оробиомы характеризуют региональное единство экосистем, в пределах которого сохраняется определенный уровень разнообразия биоты и ее пространственной (высотно-поясной и внутривидовой) структуры. Успешное обращение к оробиомам при анализе флористического и фитоценотического разнообразия различных горных территорий определяет перспективы выявления типологического разнообразия лесов и разработки системы их мониторинга на единой биомной основе (Огурева, 2012).

Наиболее фундаментальной проблемой в российском лесном хозяйстве является необходимость замены экстенсивного эксплуатационного характера лесопользования на модель устойчивого интенсивного лесопользования (Леса ..., 2020). В этом контексте является актуальной оценка типологического разнообразия и современного состояния горных лесов, выявление закономерностей их пространственно-временной организации, которые важны и решаемы в рамках лесной экологии и востребованы в практической сфере лесопользования и природоохранной деятельности. При возрастающей роли лесных ресурсов в экономике страны усиливается пресс на лесные экосистемы, понижается уровень биоразнообразия в связи с трансформацией фоновых и редких лесных экосистем, снижается их резистентность к неблагоприятным воздействиям. Помимо того, прогнозируются существенные изменения в структуре разнообразия растительного покрова при наблюдаемых глобальных тенденциях в изменении климата (Johnson et al., 2011). Особенно актуальны данные проблемы для зоны Байкало-Амурской магистрали, где планируется интенсификация освоения природных, в том числе лесных ресурсов, и отмечаются высокие тренды потепления климата, что находит отклик в разнообразии и структуре растительного покрова (Kharuk et al., 2017).

В настоящее время имеется только один Витимский государственный заповедник, территория которого охватывает небольшие участки Станового и Патомского нагорий, слабо изученных в

биогеографическом отношении. В этой связи возникает насущная необходимость развития сети ООПТ для сохранения горных экосистем малонарушенных лесов, особенно редких сообществ и видов, генофонда и ценофонда горной тайги вдоль интенсивно развивающейся трассы БАМ, что будет способствовать сохранению биоразнообразия и экологических функций лесов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас малонарушенных лесных территорий России / Под ред. Д.Е. Аксенова, Д.В. Добрынина, М.Ю. Дубинина и др. М.: МСоЭС; Вашингтон: World Resources Inst., 2003. 187 с.
- Барталев С.А., Егоров В.А., Жарко В.О., Луян Е.А., Плотников Д.Е., Хвостиков С.А.* Состояние и перспективы развития методов спутникового картографирования растительного покрова России // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2015. Т. 12. № 5. С. 203–221.
- Барталев С.А., Егоров В.А., Жарко В.О., Луян Е.А., Плотников Д.Е., Хвостиков С.А., Шабанов Н.В.* Спутниковое картографирование растительного покрова России. М.: ИКИ РАН, 2016. 208 с.
- Белов А.В.* Карта растительности юга Восточной Сибири. Принципы и методы составления // Геоботаническое картографирование. 1973. С. 16–30.
- Биоразнообразие биомов России. Равнинные биомы. Под ред. Г.Н. Огуревой. М.: ФГБУ “ИГКЭ”, 2020. 623 с.
- Бочарников М.В.* Роль климата в пространственной организации растительного покрова Кодаро-Каларского оробиома // Сибирский экологический журнал. 2019. Т. 26. № 3. С. 239–252.
- Бочарников М.В.* Эндемизм во флоре Северо-восточно-Забайкальского оробиома // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Барнаул: АлтГУ, 2020. Т. 19. № 2. С. 229–233.
- Вальтер Г.* Растительность Земного шара. Т. 1. М.: Прогресс, 1968. 551 с.
- Доклад о состоянии и использовании лесов Российской Федерации за 2015 год Министерство природных ресурсов и экологии РФ. 2015.
- Дулелова Н.А.* Растительность развееваемых песков Верхнечарской котловины (Забайкальский край) // Растительность России. 2013. № 22. С. 29–32.
- Иванова М.М., Чепурнов А.А.* Флора западного участка районов освоения БАМ. Новосибирск, 1983. 223 с.
- Карта “Биомы России” в серии карт природы для высшей школы (м. 1 : 7 500 000) / Под ред. Огуревой Г.Н., Леоновой Н.Б., Емельяновой Л.Г. и др. М.: Всемирный фонд дикой природы (WWF), 2018.
- Курнаев С.Ф.* Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука, 1973. 203 с.
- Леса России и изменение климата. Что нам может сказать наука / Под ред. П. Лескинен, М. Линднер, П. Веркерк и др. Европейский институт леса, 2020. 140 с.

- Малышев Л.И. Флористическое богатство СССР // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. СПб.: Наука, 1994. С. 34–87.
- Малышев Л.И., Байков К.С., Доронькин В.М. Флористическое деление Азиатской России на основе количественных признаков // Krylovia. Т. 2. № 1. 2000. С.3–16.
- Малышев Л.И., Пешкова Г.А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука, 1984. 264 с.
- Морозов Г.Ф. Учение о лесе. М.-Л.: Госиздат, 1949. 450 с.
- Назимова Д.И., Пономарев Е.И., Степанов Н.В., Федотова Е.В. Черневые темнохвойные леса на юге Красноярского края и проблемы их обзорного картографирования. Лесоведение. 2005. № 1. С. 12–18.
- Намзалов Б.Б. Важнейшие узлы биоразнообразия и фитогеографические феномены горных степей Южной Сибири // Аридные экосистемы. Т. 27. № 3. 2021. С. 24–36.
- Огуреева Г.Н. Структура высотной поясности растительного покрова Байкало-Джугджурской области // Вестн. Моск. ун-та. Серия 5. География. 1999. № 2. С. 50–56.
- Огуреева Г.Н. Эколого-географический подход к изучению разнообразия и географии наземных экосистем // Вопросы географии. Моск. отд. РГО Т. 134. Сб. Актуальная биогеография. М.: Кодекс, 2012. С. 58–80.
- Огуреева Г.Н., Бочарников М.В. Оробиомы как базовые единицы региональной оценки биоразнообразия горных территорий // Экосистемы: экология и динамика. 2017. Т. 1. № 2. С. 52–81.
- Одум Ю. Экология. Т. 1. М.: Мир, 1986. 328 с.
- Панарин И.И., Митрофанов Л.П., Исаева Л.Н. Горные леса зоны БАМ. Новосибирск: Наука, 1980. 224 с.
- Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986. 225 с.
- Рысин Л.П. Лиственничные леса России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 343 с.
- Состояние лесов мира. Леса, биоразнообразие и люди. Рим: ФАО, 2020. 201 с.
- Сочава В.Б. Введение в учение о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1978. 318 с.
- Сукачев В.Н. Основы лесной типологии и биогеоценологии. М.: Наука, 1972. 419 с.
- Тишков А.А. Ценофонд: пути формирования и роль сукцессий // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб: ЗИН РАН, 1992. С. 21–34.
- Уиттекер П. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- FAO. Global Forest Resources Assessment 2020: Main report. Rome, 2020.
- Holdridge L.R. Determination of world plant formations from simple climate data // Science. 1947. V. 105. P. 367–368.
- Johnson K.G., Brooks S.J., Fenberg P.B., Glover A.G., James K.E., Lister A.M., Michel E., Spencer M., Todd J.A., Valsami-Jones E., Young J.R., Stewart J.R. Climate change and biosphere response: Unlocking the collections vault // BioScience. 2011. V. 61. № 2. P. 147–153.
- Karger D.N., Conrad O., Böhrer J., Kawohl T., Kreft H., Soria-Auza R.W., Zimmermann N.E., Linder H.P., Kessler M. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas // Scientific Data. 2017. № 4.
- Kharuk V.I., Im S.T., Petrov I.A., Golyukov A.S., Ranson K.J., Yagunov M.N. Climate-induced mortality of Siberian pine and fir in the Lake Baikal Watershed, Siberia // Forest Ecology and Management. 2017. V. 384. P. 191–199.
- Köppen W. Das geographische System der Klimate // Handbuch der Klimatologie. Gebrüder Borntraeger, Berlin, 1936. P. 1–44.
- Trewartha G.T., Horn L.H. Introduction to climate, 5th edn. McGraw Hill, New York, USA, 1980. 437 p.
- Walter H. Vegetation of the Earth in relation to Climate and Eco physiological Conditions, Springer-Verlag, New York, 1973.
- Walter H., Breckle S.-W. Okologische Grundlagen in global sicht. Stuttgart: G. Fischer, 1991. 586 p.

## Biodiversity and Geography of the Boreal Mountain Forests of the Northern Baikal Region

G. N. Ogureeva<sup>1</sup> \*, M. V. Bocharnikov<sup>1</sup>, and A. A. Vinogradov<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Moscow State University, Leninskie Gory 1, Moscow, 119991 Russia

\*E-mail: ogur02@yandex.ru

Biodiversity geography is currently undergoing rapid development successfully developing within the general biogeography, encompassing many aspects of biota differentiation on different levels of the biotic cover organisation. This study concerns the biodiversity geography from the standpoint of the basic classification of terrestrial ecosystems, utilising an ecological-geographical approach to interpret their biodiversity; it gives the substantiation of regional orobiomes as basic units for assessing the species and ecosystem diversity of mountains. The purpose of this study is to identify the regional specifics of the mountain forest ecosystems' and biota's typological diversity in connection with the altitudinal-belt structure and altitudinal gradients, to determine their role in the organization of mountain space in connection with its ecotopic structure. To achieve the goal, statistical methods for processing digital cartographic models of vegetation, relief, and climatic conditions were used. On the example of the Northeast-Transbaikalian taiga orobiome, the altitudinal-belt structure of its vegetation cover was revealed. Based on a small-scale map of orobiome forests, the spatial structure

of the mountain taiga belt was revealed, showing its typological diversity. The mountain taiga belt (with two subbelts) determines the regional specificity of the floristic and cenotic diversity of the orobiome's East Siberian mountain forests. Larch forests predominate in the composition of the belt's forest cover, pine and dark coniferous forests take a limited part, and the decrease in the species composition can be observed along the altitudinal gradient. Along with the features common to the orobiome, there were also specific features of forest biodiversity in its geographical variants, associated with different ratios of typological units at different altitudinal levels. For the mountain taiga belt, the key indicators of heat and moisture supply of high-altitude belts were determined, characterising the climatic conditions for the biodiversity formation in the mountains of the Northern Transbaikalia. The successful use of orobiomes in the analysis of the mountain areas' biodiversity determines the prospects for studying forests, developing a system for their monitoring and protection on a single biome basis.

*Keywords: boreal forests (taiga), mountain biomes, ecosystem, biodiversity, biota, bioclimatic indicators, vegetation climatypes, forests mapping.*

**Acknowledgements:** The work has been carried out within the framework of the State contract "Spatial and temporal organisation of ecosystems under the conditions of environmental changes" and was based in the Research Equipment Sharing Centre "MWG Herbarium", set up with the support from the MSU's development programme.

## REFERENCES

- Atlas malonarushennykh lesnykh territorii Rossii* (Global forest watch Russia), Moscow: Izd-vo MSoES, 2003, 185 p.
- Bartalev S.A., Egorov V.A., Zharko V.O., Lupyan E.A., Plotnikov D.E., Khvostikov S.A., Sostoyanie i perspektivy razvitiya metodov sputnikovogo kartografirovaniya rastitel'nogo pokrova Rossii (Current state and development prospects of satellite mapping methods of Russia's vegetation cover), *Sovremennye problemy distantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa*, 2015, Vol. 12, No. 5, pp. 203–221.
- Bartalev S.A., Egorov V.A., Zharko V.O., Lupyan E.A., Plotnikov D.E., Khvostikov S.A., Shabanov N.V., *Sputnikovoe kartografirovaniye rastitel'nogo pokrova Rossii* (Satellite mapping of vegetation cover of Russia), Moscow: Izd-vo IKI RAN, 2016, 208 p.
- Belov A.V., Karta rastitel'nosti yuga Vostochnoi Sibiri. Printsipy i metody sostavlenniya (Vegetation map of the south of Eastern Siberia. Principles and methods of compilation), In: *Geobotanicheskoe kartografirovaniye* (Geobotanical mapping), Leningrad: Nauka, 1973, pp. 16–30.
- Bioraznoobrazie biomov Rossii. Ravninnye biomy*, (The Biodiversity of Russian Biomes. The Biomes of Plains), Moscow: FGBU "IGKE", 2020, 623 p.
- Bocharnikov M.V., Endemizm vo flore Severovostochno-Zabaikal'skogo orobioma (Endemism in flora of North-eastern-Transbaikalia orobiome), *Problemy botaniki Yuzhnoi Sibiri i Mongolii*, 2020, Barnaul: AltGU, Vol. 19, No. 2, pp. 229–233.
- Bocharnikov M.V., Role of climate in the spatial structure of vegetation of the Kodar-Kalar orobiome, *Contemporary Problems of Ecology*, 2019, Vol. 12, No. 3, pp. 193–203.
- Doklad o sostoyanii i ispol'zovanii lesov Rossiiskoi Federatsii za 2015 god* Ministerstvo prirodnikh resursov i ekologii RF, (Report on the state and use of forests in the Russian Federation for 2015 Ministry of Natural Resources and Ecology of the Russian Federation), 2015.
- Dulepova N.A., Rastitel'nost' razvevaemykh peskov Verkhnecharskoi kotloviny (Zabaikal'skii krai) (Sand vegetation of Verkhnecharskaya Depression (Zabaikalsky krai)), *Rastitel'nost' Rossii*, 2013, No. 22, pp. 29–32.
- FAO. *Global Forest Resources Assessment 2020: Main report*. Rome, 2020.
- Holdridge L.R., Determination of world plant formations from simple climate data, *Science*, 1947, Vol. 105, pp. 367–368.
- Ivanova M.M., Chepurnov A.A., *Flora zapadnogo uchastka raionov osvoeniya BAM* (Flora of the western section of the BAM development areas), Novosibirsk: 1983, 223 p.
- Johnson K.G., Brooks S.J., Fenberg P.B., Glover A.G., James K.E., Lister A.M., Michel E., Spencer M., Todd J.A., Valsami-Jones E., Young J.R., Stewart J.R., Climate change and biosphere response: Unlocking the collections vault, *BioScience*, 2011, Vol. 61, No. 2, pp. 147–153.
- Karger D.N., Conrad O., Böhrer J., Kawohl T., Kreft H., Soria-Auza R.W., Zimmermann N.E., Linder H.P., Kessler M., Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas, *Scientific Data*, 2017, No. 4. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>
- Karta "Biomy Rossii" v serii kart prirody dlya vysshei shkoly (m. 1 : 7500000)*, (Map "Biomes of Russia" in a series of nature maps for higher education (m. 1 : 7500000)), Moscow: Vsemirnyi fond dikoi prirody (WWF), 2018.
- Kharuk V.I., Im S.T., Petrov I.A., Golyukov A.S., Ranson K.J., Yagunov M.N., Climate-induced mortality of Siberian pine and fir in the Lake Baikal Watershed, Siberia, *Forest Ecology and Management*, 2017, Vol. 384, pp. 191–199.
- Köppen W., Das geographische System der Klimate, In: *Handbuch der Klimatologie*, Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1936, pp. 1–44.
- Kurnaev S.F., *Lesorastitel'noe raionirovaniye SSSR* (Zoning of forest sites in the USSR), Moscow: Nauka, 1973, 203 p.
- Lesy Rossii i izmeneniye klimata. Chto nam mozhet skazat' nauka*, (Forests of Russia and climate change. What can science tell us?), Evropeiskii institut lesa, 2020, 140 p.
- Malyshev L.I., Baikov K.S., Doron'kin V.M., Floristicheskoe delenie Aziatskoi Rossii na osnove kolichestvennykh

- priznakov (Floristic division of Asiatic Russia on the basis of quantitative data), *Krylovia*, 2000, Vol. 2, No. 1, pp. 3–16.
- Malyshev L.I., Floristicheskoe bogatstvo SSSR (Floristic richness of the USSR), In: *Aktual'nye problemy sravnitel'nogo izucheniya flor* (Actual problems of comparative study of floras), Saint Petersburg: Nauka, 1994, pp. 34–87.
- Malyshev L.I., Peshkova G.A., *Osobennosti i genezis flory Sibiri (Predbaikal'e i Zabaikal'e)* (Peculiarities and Genesis of Siberian Flora (Prebaikalia and Transbaikalia)), Novosibirsk: Nauka, 1984, 264 p.
- Morozov G.F., *Uchenie o lese* (Study of forest), Moscow: Goslesbumizdat, 1949, 453 p.
- Namzalov B.B., Vazhneishie uzly bioraznoobraziya i fitogeograficheskie fenomeny gornyykh stepei Yuzhnoi Sibiri (The major nodes of a biodiversity and phytogeographical phenomena of plant world of Southern Siberia), *Aridnyye ekosistemy*, 2021, Vol. 27, No. 3, pp. 24–36.
- Nazimova D.I., Ponomarev E.I., Stepanov N.V., Fedotova E.V., Chervnye temnokhvoinnye lesa na yuge Krasnoyarskogo kraia i problemy ikh obzornogo kartografirovaniya (Chern dark coniferous forests in Southern Krasnoyarsk Krai and problems of their general mapping), *Lesovedenie*, 2005, No. 1, pp. 12–18.
- Odum E.P., *Ecology*, Moscow: Mir, 1986, Vol. 1, 327 p.
- Ogureeva G.N., Bocharnikov M.V., Orobiomy kak bazovye edinitsy regional'noi otsenki bioraznoobraziya gornyykh territorii (Orobiomes as the basic units of the regional evaluation of the mountain regions biodiversity), *Ekosistemy: ekologiya i dinamika*, 2017, Vol. 1, No. 2, pp. 52–81.
- Ogureeva G.N., Ekologo-geograficheskii podkhod k izucheniyu raznoobraziya i geografii nazemnykh ekosistem (Ecologic-geographical approaches to studying of a variety and geography of terrestrial ecosystems), *Voprosy geografii. Aktual'naya biogeografiya*, Moscow: Kodeks, 2012, Vol. 134, pp. 58–80.
- Ogureeva G.N., Struktura vysotnoi pojasnosti rastitel'nogo pokrova Baikalo-Dzhugdzhurskoi oblasti (The structure of the altitudinal zonality of the vegetation cover of the Baikal-Dzhugdzhur region), *Vestn. Mosk. un-ta. Seriya 5. Geografiya*, 1999, No. 2, pp. 50–56.
- Panarin I.I., Mitrofanov D.P., Isaeva L.N., *Gornye lesa zony BAM* (Mountain forests of The Baikal–Amur Main-line zone), Novosibirsk: Nauka, 1980, 214 p.
- Polikarpov N.P., Chebakova N.M., Nazimova D.I., *Klimat i gornye lesa Yuzhnoi Sibiri* (Climate and montane forests of South Siberia), Novosibirsk: Nauka, 1986, 224 p.
- Rysin L.P., *Listvennichnye lesa Rossii* (Larch forests of Russia), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2010, 343 p.
- Sochava V.B., *Vvedenie v uchenie o geosistemakh* (Introduction to the study of geosystems), Novosibirsk: Nauka, 1978, 318 p.
- Sostoyanie lesov mira. Lesa, bioraznoobraziye i lyudi*, (The State of the World's Forests 2020. Forests, biodiversity and people), Rim: FAO, 2020, 201 p.
- Sukachev V.N. *Osnovy lesnoi tipologii i biogeotsenologii* (Fundamentals of forest typology and biogeocoenology), Moscow: Nauka, 1972, 418 p.
- Tishkov A.A., Tsenofond: puti formirovaniya i rol' suksessii (Cenofund: Ways of Formation and the Role of Successions), In: *Biologicheskoe raznoobraziye: podkhody k izucheniyu i sokhraneniyu* (Biological Diversity: Approaches to Study and Conservation), Saint Petersburg: ZIN RAN, 1992, pp. 21–34.
- Trewartha G.T., Horn L.H., *Introduction to climate*, New York, USA, 1980, 437 p.
- Val'ter G., *Rastitel'nost' Zemnogo shara*. (Vegetation of the Earth), Moscow: Progress, 1968, Vol. 1, 551 p.
- Walter H., Breckle S.-W., *Okologische Grundlagen in globaler sicht*, Stuttgart: G. Fischer, 1991, 586 p.
- Walter H., *Vegetation of the Earth in relation to Climate and Eco physiological Conditions*, New York: Springer-Verlag, 1973, 237 p.
- Whittaker R.H., *Soobshchestva i ekosistemy* (Communities and ecosystems), Moscow: Progress, 1980, 327 p.

УДК 574.1

## ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЛИСТВЕННИЧНИКОВ АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ И ЯКУТИИ

© 2022 г. А. В. Иванов<sup>а</sup>, \*, Г. Ф. Дарман<sup>б</sup>, И. Д. Соловьев<sup>с</sup>, И. Н. Смускина<sup>а</sup>, С. В. Брянин<sup>а</sup><sup>а</sup>Институт геологии и природопользования ДВО РАН, пер. Релочный, д. 1, Благовещенск, 675011 Россия<sup>б</sup>Амурский филиал БСИ ДВО РАН, Игнатьевское шоссе, 2-й км, Благовещенск, Амурская обл., 675000 Россия<sup>с</sup>Приморская государственная сельскохозяйственная академия, ул. Блюхера, д. 44, Уссурийск, 692510 Россия

\*E-mail: aleksandr86@mail.ru

Поступила в редакцию 05.02.2022 г.

После доработки 14.06.2022 г.

Принята к публикации 17.06.2022 г.

Биологическое разнообразие лесных экосистем тесно связано с их экосистемными функциями и является хорошим индикатором динамики лесных растительных сообществ, в том числе различных нарушений. Количественные оценки биоразнообразия лиственных лесов Сибири и Дальнего Востока, произрастающих в условиях мерзлоты и регулярных пожаров, малочисленны. Цель работы — дать количественное описание биологическому разнообразию фитоценозов лиственничников Амурской области и Якутии и установить связь показателей разнообразия с параметрами лесорастительных условий. Биологическое разнообразие древостоев и живого напочвенного покрова изучалось на временных пробных площадях (ПП) в лиственных лесах на трансекте длиной 1500 км в Амурской области и Якутии. По материалам геоботанических описаний напочвенного покрова и таксации насаждений определены число видов, проективное покрытие и индекс Шеннона для элементов древостоя, подроста, подлеска и живого напочвенного покрова. Флористическое сходство между пробными площадями оценивали по критерию Жаккара. Для ординации сообществ использовали статистический метод РСА (principal component analysis). Исследуемые леса произрастают в условиях многолетней мерзлоты и имеют относительно низкую продуктивность (средний запас составляет  $131.3 \pm 16.6 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ , средняя плотность —  $913.0 \pm 130.8 \text{ шт. га}^{-1}$ ). Общее число видов на ПП изменялось в пределах 10–49 и не было связано ни с широтой, ни с высотной отметкой местности. Выделены виды специфичные отдельно для Амурской области и Якутии. Индекс флористического сходства Жаккара при попарном сравнении пробных площадей снижается по мере увеличения расстояния между ПП, что указывает на ключевую роль географического фактора в структуре растительных сообществ. Группа факторов среды не имеет значимой взаимосвязи с группой показателей разнообразия, в то время как однофакторный регрессионный анализ показывает значимый линейный тренд между температурой воздуха и проективным покрытием живого напочвенного покрова. Характеристики древостоя имеют значимую линейную связь с показателями разнообразия подпологовой растительности. Индекс Шеннона древостоя связан с числом видов живого напочвенного покрова ( $R^2 = 0.58$ ), а общее число видов зависит от запаса насаждения ( $R^2 = 0.27$ ). Главным фактором флористического разнообразия лесов является состояние древостоя. Лиственные леса восточной части Амурской области и Южной Якутии характеризуются весьма низким видовым богатством древостоев — часто это почти чистые лиственничники; в смешанных древостоях доля лиственницы составляет не менее 70%. Общее число видов растений изменяется от 11 до 49. Разнообразие подпологовой кустарниковой и травянистой растительности сильно зависит от характеристики древостоя: максимум видового богатства наблюдается в насаждениях с максимальными запасами древесины. Чистые лиственничники обладают меньшим разнообразием флоры по сравнению со смешанными. Показатели климата и рельефа не оказывают влияния на показатели биологического разнообразия. Флористическое сходство между площадками уменьшается по мере увеличения расстояния между ними. По сравнению с южной частью Дальнего Востока леса в регионе исследования имеюткратно меньшие показатели разнообразия и продуктивности.

*Ключевые слова:* биологическое разнообразие, видовое богатство, лиственница, лесной пожар, экосистемные услуги лесов.

DOI: 10.31857/S0024114822060055

Биологическое разнообразие рассматривается как провайдер экосистемных функций лесов (Лукина и др., 2020). Существует ряд исследований, иллюстрирующих тесную связь между показате-

лями биологического разнообразия и параметрами функционирования лесных экосистем (Черненко и др., 2009; Shuman et al., 2011; Ma et al., 2015; Brockerhoff et al., 2017; Тебенкова и др. 2019;

Ivanov et al., 2022). Однако это направление исследований получило интенсивное развитие относительно недавно, и эмпирических данных все еще недостаточно (Лукина и др., 2020). В частности, количественные оценки флористического разнообразия лесов азиатской части России единичны (Зырянова и др., 2007; Troeva et al., 2011; Nazimova et al., 2014; Kirpotin et al., 2021).

Леса большей части российского Дальнего Востока произрастают в зоне многолетней мерзлоты, преимущественно образованы лиственницей Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen.), имеют, как правило, один ярус древостоя и бедный подлесок. Главным фактором формирования структуры часто выступает не свет, а конкуренция за влагу (Абаимов, 2005). В функционировании этих экосистем велика роль напочвенного покрова, представляющего собой сплошное покрытие кустарничков; лесные пожары являются обязательным условием лесовосстановления и главным фактором динамики лесных насаждений (Уткин, 1965; Абаимов, 2005). Эти особенности делают специфичной взаимосвязь биоразнообразия с показателями среды и лесного биогеоценоза. Потепление в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке характеризуется увеличением среднегодовой температуры воздуха на 0.5°C за 10 лет на фоне уменьшения количества осадков в осенний период (Доклад ..., 2017). Одновременно происходит нагрев и таяние многолетней мерзлоты и усиливается частота и интенсивность лесных пожаров антропогенного происхождения (Kharuk et al., 2019; Biskaborn et al., 2019). Эти явно выраженные тренды изменения условий среды повлекут за собой преобразования ареалов видов растений и структуры их сообществ, что будет иметь сильную обратную связь. Описание текущего состояния видового богатства лесных экосистем Сибири и Дальнего Востока и прогноз его динамики в будущем являются важной основой для выработки мер адаптации и изменения режима лесопользования.

Цель исследования — дать количественное описание биологическому разнообразию фитоценозов лиственничников Амурской области и Якутии и установить связь показателей разнообразия с параметрами лесорастительных условий.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Полевые работы выполнены в 2020 г. на трансекте Благовещенск–Невер–Якутск длиной 1500 км между 50° и 62° N, пересекающей хребет Становой, который является водоразделом бассейнов рек Амура и Лены и административной границей между Амурской областью и Якутией. На рис. 1. показана пространственная изменчивость высоты над уровнем моря, среднегодовой температуры воздуха и годового количества осадков в районе исследова-

ния. Для построения карт использованы данные открытых интернет-ресурсов EarthEnv и Chelsa Climate (Climatologies ..., 2022). Становой хребет изменяет пространственные градиенты осадков и температуры.

В ходе экспедиции были заложены 23 временные пробные площади (ПП) (номера 9–20 — в Амурской области, 21–31 — в Якутии) размером 50 × 50 м (рис. 1). Все пробные площади расположены в наиболее распространенных типах лесов в регионе исследования — брусничных и багульниковых лиственничниках (Уткин, 1965; Абаимов, 2005). На каждой пробной площади выполнялось таксационное описание древостоя методом измерительной таксации: сплошной пересчет всех деревьев по диаметру, измерение высот у 8–12 деревьев основных пород методом ступенчатого представительства, определение основных таксационных показателей древостоя с использованием региональных таблиц объемов стволов (Справочник ..., 2010). Подрост, подлесок и живой напочвенный покров учитывали на площадке 10 × 10 м в одном из углов пробной площади, а также на ленте шириной 5 м по периметру. При геоботаническом описании указывали проективное покрытие видов в %. Определение видов растений выполняли с использованием ботанических сводок “Сосудистые растения” и “Флора Сибири” (Сосудистые растения, 1985–1996; Флора Сибири, 1987).

Для анализа рассчитывались следующие меры биологического разнообразия: 1 — число видов, 2 — проективное покрытие, 3 — индекс разнообразия Шеннона ( $H$ ), который определяли по формуле:

$$H = -\sum_{i=1}^S \frac{n_i}{N} \ln \frac{n_i}{N}, \quad (1)$$

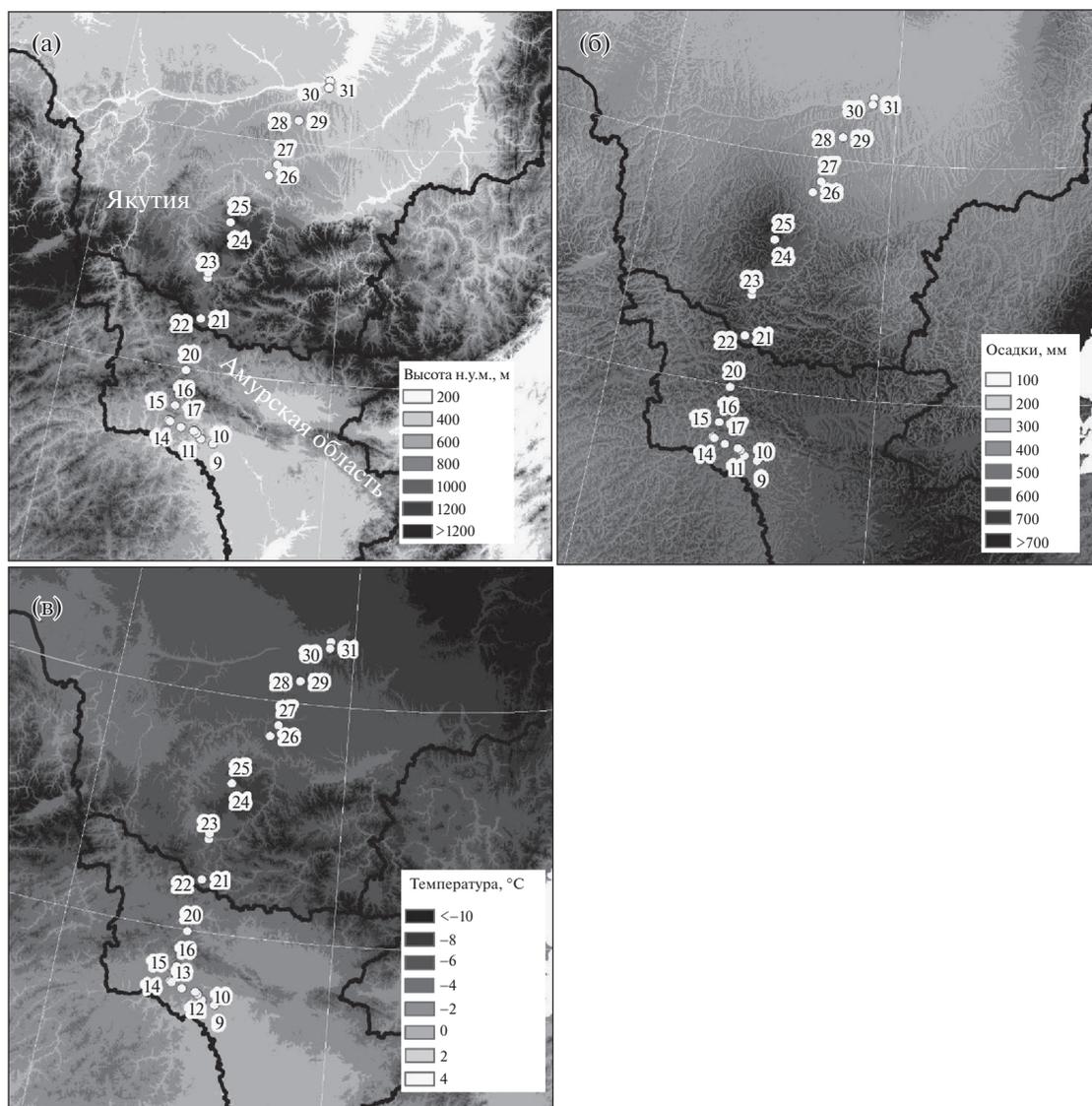
где  $S$  — число видов,  $n_i$  — проективное покрытие  $i$ -го вида для живого напочвенного покрова и подроста, подлеска или абсолютная полнота вида для древостоя;  $N$  — общее проективное покрытие для живого напочвенного покрова и подроста, подлеска или общая абсолютная полнота для древостоя.

Флористическое сходство оценивали с помощью критерия Жаккара ( $J$ ).

$$J = \frac{c}{a + b - c}, \quad (2)$$

где  $a$  — число видов на первой пробной площади,  $b$  — число видов на второй пробной площади,  $c$  — число видов, общих для первой и второй пробных площадей.

Обработку данных выполняли в пакетах MS Excel и R-Studio, используя анализ главных компонент, регрессионный анализ и тест Мантеля для проверки наличия связи между группами признаков.



**Рис. 1.** Пространственная изменчивость высоты над уровнем моря  $H$  (а), годовой суммы осадков  $P$  (б) и среднегодовой температуры воздуха  $T$  (в) в районе исследований. Черная линия – границы Амурской области и Якутии, белые кружки – временные пробные площади.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В табл. 1 приводятся основные характеристики древостоев пробных площадей. В составе древостоев на пробных площадях доминирует лиственница Гмелина (за исключением ПП 9). Средний запас насаждений составляет  $131.3 \pm 16.6 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ , средняя густота древостоя  $-913.0 \pm 130.8 \text{ шт. га}^{-1}$ , при этом коэффициент вариации  $C_v$  имеет высокие значения – 61 и 69% соответственно, что, вероятно, связано с различной историей нарушений на участках.

Показатели разнообразия, определенные отдельно для элементов лесного фитоценоза (древостой, подрост и подлесок, живой напочвенный покров), представлены в табл. 2.

Видовое богатство по пробным площадям весьма изменчиво. Наиболее бедный состав флоры в центральной части трансекты (ПП 17–23) – в зоне Станового хребта с наименее благоприятными условиями. Древостои здесь на 100% состоят из лиственницы – единственного вида деревьев, который адаптирован к этим условиям. В подлеске иногда встречается кедровый стланик, доминанты живого напочвенного покрова – брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.), толокнянка (*Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng.), зеленые мхи. Северная и южная часть трансекты (см. рис. 1) расположены ниже по рельефу и находятся на Приленском плато и Амуро-Зейской равнине соответственно. Более мощные почвы и иной по

Таблица 1. Основные таксационные показатели древостоев на временных пробных площадях

Пробная площадь	N	E	EI	Состав	M	G	n
9	53.4981	125.925	381	1Л8Б1Ос	229	31	2188
10	53.5718	125.462	435	8Л2Б	246	24	1150
11	53.6756	125.275	445	7Л3Б + Ос,Ив	150	19	1724
12	53.7119	125.191	432	10Л	162	17	508
13	53.7572	124.691	471	9Л1Б + Ос,Ив	158	9	533
14	53.8677	124.229	585	9Л1Б + Ос	272	28	1136
15	54.1897	124.367	555	10Л + Б	224	22	1300
16	54.1921	124.378	574	8Л2Б	132	17	1556
17	54.5054	124.637	708	10Л + Б	250	22	608
18	54.5811	124.636	747	10Л	46	6	335
19	54.5814	124.639	780	10Л + Б	74	10	688
20	54.9624	124.573	602	10Л	53	7	904
21	56.0753	124.834	985	10Л	19	2	76
22	56.0782	124.827	976	10Л	98	13	920
23	56.939	124.863	820	10Л	152	18	700
24	58.1647	125.448	926	7Л3Е + Бш	115	14	528
25	58.1664	125.447	945	5Л4Е1К + Б,Ив	65	9	620
26	59.255	126.748	556	9Л1Е + Ос	195	33	2333
27	59.5001	127.042	340	6Л3С1Е	114	14	796
28	60.4683	127.762	496	9Л1Е + Б,Ос	162	20	1616
29	60.4685	127.764	497	10Л	24	3	224
30	61.2126	128.925	233	10Л + С	76	10	540
31	61.2138	128.924	235	10Л	3	1	16

Обозначения: N – широта, E – долгота, M – запас стволовой древесины,  $\text{м}^3 \text{га}^{-1}$ , G – абсолютная полнота,  $\text{м}^2 \text{га}^{-1}$ , n – густота древостоя, шт.  $\text{га}^{-1}$ . Л – лиственница Гмелина, Б – береза плосколистная (*Betula platyphylla* Sukaczew), Ос – осина обыкновенная (*Populus tremula* L.), Ив – виды рода Ива (*Salix*), Е – ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.), К – кедр (*Pinus sibirica* Du Tour), Бш – береза шерстистая (*Betula lanata* (Regel) V.N. Vassil.), Кстл – кедровый стланик (*Pinus pumila* (Pall.) Regel.).

сравнению с горной частью гидрологический режим способствуют формированию здесь более разнообразных растительных сообществ, что отражается на составах древостоев и живого напочвенного покрова. Несмотря на значительную протяженность трансекты с север на ю (1500 км), заметные различия как в числе видов, так и в их выравненности (индекс Шеннона) между регионами отсутствуют. Существенно меняется лишь общее проективное покрытие, которое на ПП Якутии уменьшается в среднем почти в два раза. При этом видовой состав напочвенного покрова различается. Значения проективного покрытия часто сильно превышают 100%, это связано с плотным покровом нескольких видов кустарничков, которые могут образовывать сплошные покрытия. Только для южной части трансекты исследования (Амурская область) в формации лиственничных лесов характерны рододендрон даурский (*Rhododendron dauricum* L.), рододендрон мелколистный (*Rhododendron parvifolium* Ad-

ams), смородина бледноцветковая (*Ribes pallidiflorum* Pojark.), смородина малоцветковая (*Ribes pauciflorum* Turcz. ex Pojark.), смородина лежащая (*Ribes procumbens* Pall.), бубенчик перескиелистный (*Adenophora pereskiiifolia* (Fisch. ex Schult.) G. Don fil.), бубенчик мутовчатый (*Adenophora verticillata* Fisch.), ландыш Кейске (*Convallaria keiskei* Miq.) Характерными только для Якутии и северной части Амурской области являются виды: кедр, княжик сибирский (*Atragene sibirica* L.), змеевик большой (*Bistorta major* S.F. Gray), хохлатка пионолистная (*Corydalis paeoniifolia* (Steph.) Pers.), сосурья Штубендорфа (*Saussurea stueden-dorffii* Herder), тофилдия поникающая (*Tofieldia cernua* Smith), корневищник горный (*Cystopteris montana* (Lam.) Desv.).

Степень флористического сходства сообществ живого напочвенного покрова по индексу Жаккара наглядно иллюстрируется на рис. 2, где столбцы показывают индексы Жаккара при попарном сравнении списков растений на ПП 9 и

**Таблица 2.** Показатели биологического разнообразия на пробных площадях

ПП	Nall	Ng	Nb	Pc	Larch	H	H-t	H-g	H-b
9	49	42	7	369.9	8.58	2.99	1.06	2.78	1.11
10	24	18	6	266.3	74.87	2.14	0.56	1.85	0.75
11	31	23	8	215.9	65.78	2.37	0.66	1.95	1.33
12	16	6	10	245.2	100.00	1.57	0.00	1.23	0.20
13	28	15	13	256.2	94.74	2.41	0.23	1.67	1.12
14	36	26	10	214.4	81.60	2.27	0.54	1.84	1.33
15	29	19	10	198.3	95.57	2.14	0.18	1.68	0.74
16	30	20	10	225.9	80.49	2.01	0.49	1.59	1.13
17	16	7	9	175.9	99.91	0.98	0.01	0.73	1.03
18	17	12	5	122.1	100.00	1.56	0.00	1.21	0.00
19	17	9	8	231.07	99.83	1.55	0.01	1.26	0.53
20	10	5	5	245.1	100.00	1.66	0.00	1.25	0.00
21	10	7	3	187.95	100.00	1.30	0.00	1.04	0.03
22	19	12	7	77.7	100.00	1.54	0.00	1.01	0.60
23	11	5	6	166.5	100.00	1.69	0.00	1.13	0.83
24	35	25	10	213.3	47.91	2.44	0.86	1.98	1.13
25	37	26	11	148.5	38.39	2.73	0.91	2.21	1.14
26	23	15	8	129.9	59.45	1.85	0.84	1.31	0.40
27	23	16	7	112.43	55.11	1.91	0.95	1.52	0.54
28	25	16	9	96.5	96.02	1.77	0.18	1.41	0.09
29	23	17	6	162.1	100.00	2.06	0.00	1.82	0.43
30	20	14	6	102.1	99.79	1.78	0.02	1.46	0.00
31	23	19	4	115.21	28.74	1.61	0.97	1.33	0.00

Обозначения: Nall – общее число видов, Ng – число видов живого напочвенного покрова, Nb – число видов подроста и подлеска, Pc – проективное покрытие живого напочвенного покрова, %, Larch – доля лиственницы в составе насаждения, H, H-t, H-g, H-b индексы Шеннона всего фитоценоза, древостоя, живого напочвенного покрова, подроста и подлеска соответственно.

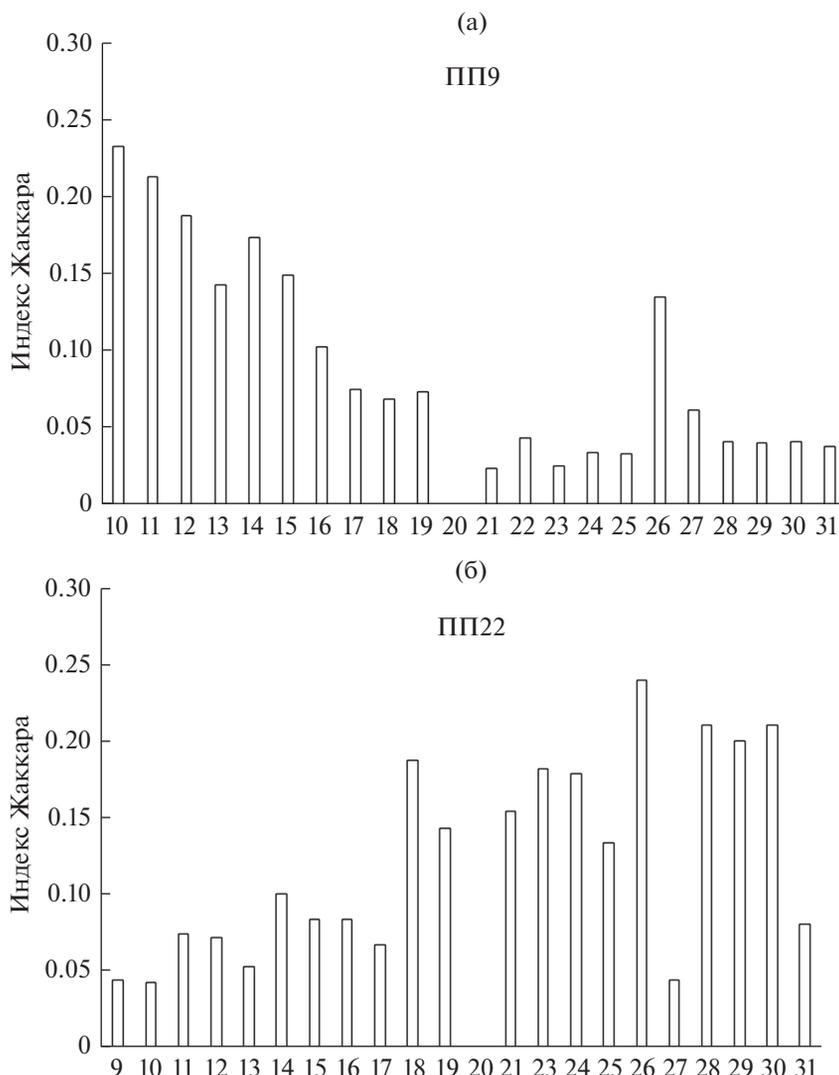
ПП 22 (в качестве примера) со списками растений остальных площадок. Четко выделяется сильное флористическое сходство в группах площадок Амурской области (ПП 9–20) и Якутии (ПП 21–31).

На пробной площади ПП 20 живой напочвенный покров образован всего двумя видами травянистых растений (конкуренция с кустарничками), поэтому общие виды при сравнении с ПП 9 и ПП 22 отсутствуют (индекс Жаккара равен 0). По мере удаления на север от ПП 9 возникает явный тренд постепенного (линейного) уменьшения флористического сходства между пробными площадями до площади ПП 20. Далее индекс Жаккара стабилизируется на уровне 0.04, что показывает принципиально разный состав флоры на ПП в южной и северной частях трансекты. Индекс Жаккара между ПП 22 и пробными площадями Якутии оказался в несколько раз выше, чем при сравнении с пробными площадями Амурской области. В левой части графика (рис. 26) также проявляется постепенное уменьшение индекса. Так, изменчивость флористического сход-

ства по широте местности более выражена на южном макросклоне Станового хребта по сравнению с северным. Для остальных ПП в целом картина изменения индекса флористического сходства подобна показанным на рис. 2.

На рис. 3 представлена диаграмма ординации 23-х пробных площадей по 15 нормализованным характеристикам, включающим климат, рельеф, состояние древостоя и показатели разнообразия. Выделенные главные компоненты суммарно объясняют 82% дисперсии анализируемого массива данных. Показатели разнообразия группируются на диаграмме вместе с характеристиками древостоя, в то время как абиотические факторы: рельеф, широта, осадки и температура – не входят в эту группу векторов.

На основе результатов анализа главных компонент были сформированы группы переменных для проверки наличия значимой связи между ними с помощью теста Мантеля. Факторы среды (N, E, T, P) не имеют значимой связи с группой показателей разнообразия, в то время как характеристики древостоя (M, n, H-trees) имеют значимую



**Рис. 2.** Изменение индекса Жаккара при попарном сравнении списков видов живого напочвенного покрова на пробных площадях 9 (панель (а)) и 22 (панель (б)) с остальными площадями.

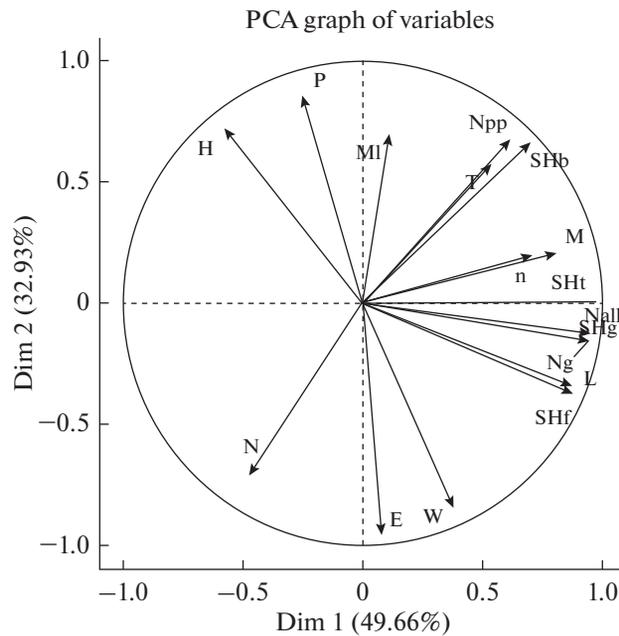
линейную связь с показателями разнообразия подпологовой растительности (H-grass, H-bushes, Ng, Nb, Pc), коэффициент Мантеля  $r = 0.391$  при  $p = 0.001$ . При этом внутри групп могли содержаться совершенно несвязанные переменные (например, широта местности и осадки). Однако при попарном сравнении переменных может проявляться значимая корреляция, даже для переменных из несвязанных групп в тесте Мантеля (см. ниже).

Наиболее коррелирующие пары показателей представлены на рис. 4. Сильная и значимая связь выявлена между среднегодовой температурой воздуха и проективным покрытием живого напочвенного покрова ( $R^2 = 0.59$ ). От 50-го к 62-му градусу широты по якутскому меридиану проективное покрытие на пробных площадях уменьшается почти втрое. Чем разнообразнее (по индексу Шеннона) сообщество травянистых растений и

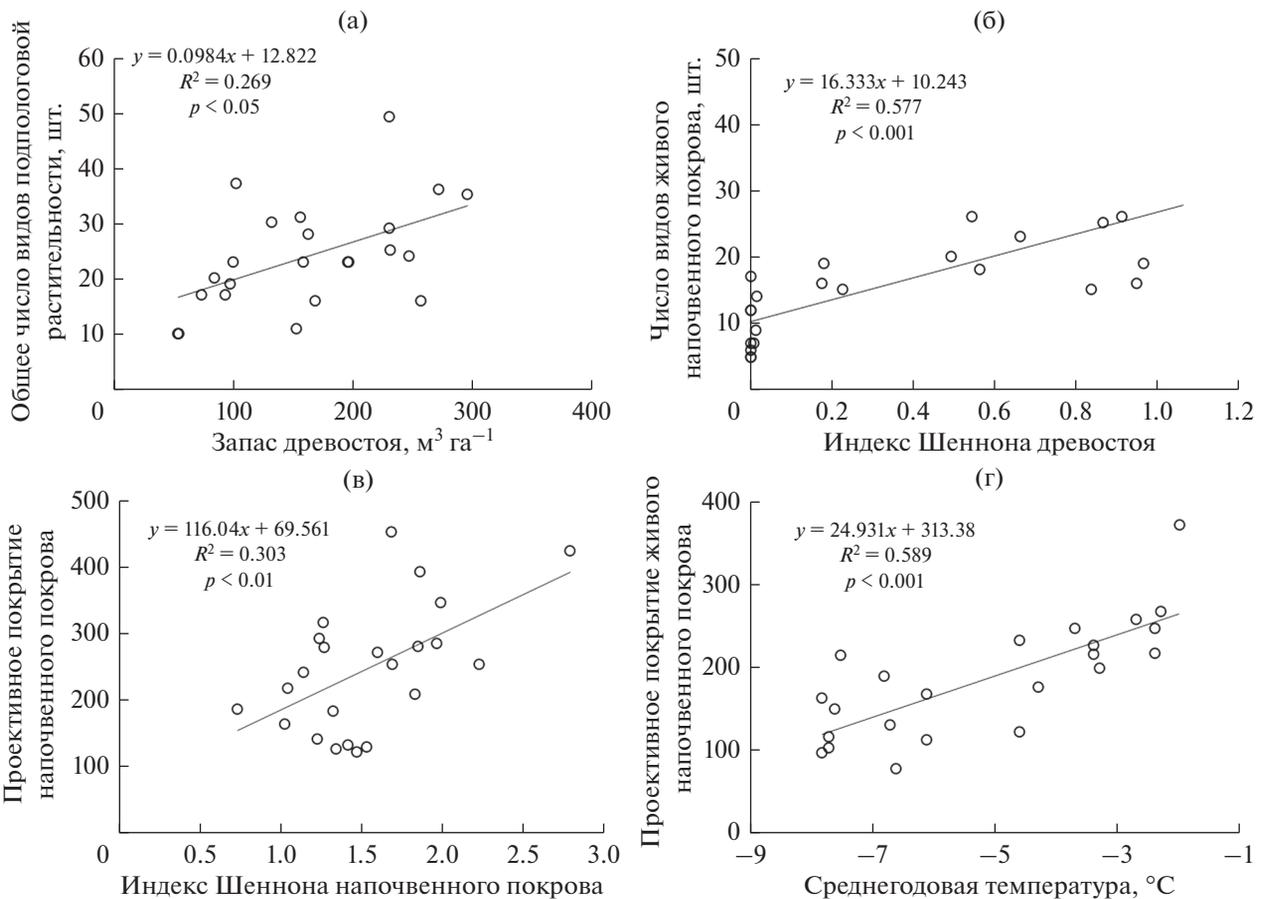
кустарничков, тем, как правило, выше его проективное покрытие.

Индекс Шеннона древостоя, который на объектах исследования очень тесно связан с долей лиственницы в составе насаждения, значимо связан с числом видов живого напочвенного покрова ( $R^2 = 0.58$ ); общее число видов имеет слабую, но значимую связь с запасом насаждения ( $R^2 = 0.27$ ). Два последних тренда позволяют предположить, что максимальное разнообразие растений формируется именно в старовозрастных ненарушенных (т.е. с большими запасами) лиственничниках, при этом не чистых, а смешанных по составу (с примесью березы, сосны, ели, осины).

Соотношение числа видов живого напочвенного покрова и видов древостоя может использоваться как дополнительный показатель видового богатства (Gilliam, 2007). В нашем исследовании



**Рис. 3.** Ординация пробных площадей по двум основным главным компонентам на основе использования всего массива данных (широта, долгота, высота над уровнем моря, температура, осадки (рис. 1), параметры древостоя из табл. 1 и параметры разнообразия из табл. 2 (аббревиатуры на рисунке соответствуют табл. 1, 2).



**Рис. 4.** Линейные регрессионные зависимости между показателями разнообразия растительности и характеристиками пробных площадей.

среднее число видов древостоя составило 2.3, а живого напочвенного покрова 24, что указывает на относительно низкое видовое богатство, отражающее особенности климата и наличие многолетней мерзлоты. Ранее нами было выполнено аналогичное исследование биологического разнообразия лесов на юге Приморского края, в зоне хвойно-широколиственных лесов. Приведем для сравнения данные, полученные по той же методике: число видов древостоя – 12 (в 5 раз выше), индекс Шеннона – 1.77 (в 5 раз выше), число видов живого напочвенного покрова – 40 (в 1.7 раза выше), при этом средний запас древесины равен  $388 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$  (Ivanov et al., 2022). Таким образом, в западной части Дальневосточного региона лесные экосистемы имеют кратно меньшую продуктивность и разнообразие, чем в южной части.

К югу от Якутска лесные пожары возникают преимущественно по вине человека (Kharuk, 2016). Воздействие пожаров на леса не всегда одинаково отражается на их продуктивности и биоразнообразии. Часто в начале восстановительного процесса после пожара фиксируется повышение разнообразия в живом напочвенном покрове, которое, однако, может быть обеспечено нехарактерными для коренного фитоценоза адвентивными видами (Reilly et al., 2005; Лукина и др., 2020). В исследованных лиственничниках пожары могут воздействовать на подпологовую растительность не только непосредственно, но и через изменение структуры древостоя. Лиственничники на мерзлоте отличаются высокой светопропускной способностью полога лиственницы и имеют относительно невысокую полноту древостоев, поэтому, вероятно, главным фактором, связывающим структуру древостоя с разнообразием растений, является увлажнение (Абаимов, 2005).

Полученная закономерность связи видового богатства растительных сообществ с разнообразием древесного полога согласуется с результатами исследования лиственнично-березово-осиновых лесов бореального пояса Китая: максимальное разнообразие свойственно лесам с древостоями с пропорцией лиственница/другие породы в диапазоне 70:30–50:50 (Li et al., 2012). Этот результат важен для лесохозяйственной практики лесовосстановления в части повышения устойчивости лесов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Лиственничные леса восточной части Амурской области и южной Якутии характеризуются весьма низким видовым богатством древостоев – часто это почти чистые лиственничники; в смешанных древостоях доля лиственницы не менее 70%. Общее число видов растений изменяется от 11 до 49. Разнообразие подпологовой кустарниковой и травянистой растительности сильно зависит от характеристики древостоя: максимум видового

богатства наблюдается в насаждениях с максимальными запасами древесины. Чистые лиственничники обладают меньшим разнообразием флоры по сравнению со смешанными. Показатели климата и рельефа не оказывают влияния на показатели биологического разнообразия. Флористическое сходство между площадками уменьшается по мере увеличения расстояния между ними. По сравнению с южной частью Дальнего Востока леса в регионе исследования имеют кратно меньшие показатели разнообразия и продуктивности.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абаимов А.П. Особенности и основные направления динамики лесов и редколесий в мерзлотной зоне Сибири // Сибирский экологический журнал. 2005. Т. 12. № 4. Р. 663–675.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2016 год. Москва: Росгидромет, 2017. 70 стр.
- Зырянова О.А., Милютин Л.И., Муратова Е.Н., Рыжкова В.А., Ларионова А.Я., Седельникова Т.С., Корец М.А., Михайлова И.А. Бореальные леса Сибири: исследование генетического, видового и экосистемного разнообразия // Сибирский экологический журнал. 2007. Т. 14. № 2. С. 149–158.
- Лукина Н.В., Гераськина А.П., Горнов А.В., Шевченко Н.Е., Курин А.В., Чернов Т.И., Чумаченко С.И., Шанин В.Н., Кузнецова А.И., Тебенькова Д.Н., Горнова М.В. Биоразнообразие и климаторегулирующие функции лесов: актуальные вопросы и перспективы исследований // Вопросы лесной науки. 2020. Т. 3. № 4. С. 1–90.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока: в 8 т. / Под ред. С.С. Харкевича. Л.: Наука, 1985–1996.
- Справочник для учета лесных ресурсов Дальнего Востока // Федер. агентство лесного хозяйства, ФГУ “ДальНИИЛХ”. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 2010. 525 с.
- Тебенькова Д.Н., Лукина Н.В., Чумаченко С.И., Данилова М.А., Кузнецова А.И., Горнов А.В., Шевченко Н.Е., Катаев А.Д., Гагарин Ю.Н. Мультифункциональность и биоразнообразие лесных экосистем // Лесоведение. 2019. № 5. С. 341–356.
- Уткин А.И. Леса Центральной Якутии. Москва: Наука, 1965. 207 с.
- Флора Сибири: в 14 т. Новосибирск: Наука, 1987 – 2003.
- Черненко Т.В., Князева С.В., Пузаченко М.Ю., Макарова В.А., Левинская Н.Н. Критерии и индикаторы биоразнообразия в устойчивом природопользовании // Лесоведение. 2009. № 4. С. 43–57.
- Biskaborn B.K., Smith S.L., Noetzli J. et al. Permafrost is warming at a global scale // Nature Communications. 2019. V. 10. № 1. P. 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-08240-4>
- Brockerhoff E.G., Barbaro L., Castagneyrol B., Forrester D.I., Gardiner B., González-Olabarria J.R., Jactel H. Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services H. Jactel // Biodiversity and Conservation. 2017. V. 26. № 13. P. 3005–3035
- Climatologies at high resolution for the earth’s land surface areas. URL: <https://chelsa-climate.org/downloads> (дата обращения 20.01.2022).

- Gilliam F.S. The Ecological Significance of the Herbaceous Layer in Temperate Forest Ecosystems // *BioScience*. 2007. V. 57. № 10. P. 845–858.
- Ivanov A.V., Ivanova E.V., Gamaeva S.V. Changes in the Diversity of Conifer–Broadleaf Forests of Southern Primorye Resulting from Selective Logging and Fires // *Russian Journal of Ecology*. 2022. V. 53. № 2. P. 83–90.
- Kharuk V.I., Dvinskaya M.L., Petrov I.A., Im S.T., Ranson K.J. Larch forests of Middle Siberia: long-term trends in fire return intervals // *Regional Environmental Change*. 2016. V. 16. № 8. P. 2389–2397.
- Kirpotin S.N., Callaghan T.V., Peregon A.M. et al. Impacts of environmental change on biodiversity and vegetation dynamics in Siberia // *Ambio*. 2021. V. 50. P. 26–52.
- Li J., Shi J., Luo Y., Heliövaara K. Plant and insect diversity along an experimental gradient of larch-birch mixtures in Chinese boreal forests // *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*. 2012. V. 36. P. 247–255.
- Ma J., Bu R., Liu M., Chang Y., Han F., Qin Q., Hu Y. Recovery of understory vegetation biomass and biodiversity in burned larch boreal forests in Northeastern China // *Scandinavian Journal of Forest Research*. 2015. V. 31. P. 382–393.
- Nazimova D.I., Danilina D.M., Stepanov N.V. Biodiversity of rain-barrier forest ecosystems of the Sayan mountains // *Botanica Pacifica: a Journal of Plant Science and Conservation*. 2014. V. 3. № 1. P. 39–41.
- Reilly M.J., Wimberly M.C., Newell C.L. Wildfire effects on plant species richness at multiple spatial scales in forest communities of the southern Appalachians // *British Ecological Society. Journal of Ecology*. 2005. V. 94. P. 118–130.
- Shuman J.K., Shugart H.H., O'Halloran T.L. Sensitivity of Siberian larch forests to climate change // *Global Change Biology*. 2011. V. 17. № 7. P. 2370–2384.
- Troeva E.I., Isaev A.P., Cherosov M.M., Karpov N.S. The Far North: Plant Biodiversity and Ecology of Yakutia. 2010. 390 p.

## Amur Region's and Yakutia's Larch Forests' Species Abundance

A. V. Ivanov<sup>1</sup>\*, G. V. Darman<sup>2</sup>, I. D. Solovyov<sup>3</sup>, I. N. Smuskina<sup>1</sup>, and S. V. Bryanin<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Geology and Natural Resources Management of the Far Eastern Branch of the RAS, Relochniy ln. 1, Blagoveshchensk, 675011 Russia*

<sup>2</sup>*Amur Branch Office of the Botanical Garden-Institute of the Far Eastern Branch of the RAS, Ignatyevskoye hwy. 2nd kilometer, Blagoveshchensk, 675000 Russia*

<sup>3</sup>*Primorskaya State Agricultural Academy, 44 Bluhera st., Ussuriisk, 692510 Russia*

\*E-mail: aleksandrgrg86@mail.ru

The biodiversity of forest ecosystems is closely related to their ecosystem functions and is a good indicator of the plant communities' dynamics, including among other things various disturbances. Quantitative biodiversity estimates of larch forests in Siberia and the Far East, growing under the conditions of permafrost and regular fires, are scarce. The aim of the work is to give a quantitative assessment of the larch phytocenoses biodiversity for the Amur Region and Yakutia and to uncover any correlations between the diversity indicators and the forest growth conditions. The biodiversity of forest stands and living ground cover was studied on temporary sample plots (SP) in larch forests on a 1500 km long transect going through the Amur Region and Yakutia. Based on the materials of the ground cover geobotanical descriptions and the plantations' inventory, the number of species, the projective cover and the Shannon index for the elements of the forest stand, the understory and the living ground cover were determined. The floristic similarity between the sample plots was assessed using the Jaccard criterion. For the communities' ordination, the PCA (principal component analysis) method was used. The studied forests have grown in permafrost conditions and thus had relatively low productivity (the average stock is  $131.3 \pm 16.6 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$ , the average density is  $913.0 \pm 130.8 \text{ units} \cdot \text{ha}^{-1}$ ). The total number of species at the SP varied within 10–49 and was not associated with either latitude or elevation. Species unique to the Amur region and Yakutia were singled out. The Jaccard floristic similarity index in a pairwise comparison of sample plots was decreasing with the increasing distance between plots, which indicates the key role of the geographical factor in the structure of plant communities. The group of environmental factors does not have a significant relationship with the group of diversity indicators, while one-way regression analysis showed a significant linear trend between the air temperature and the projective cover of the living ground cover. The characteristics of the forest stand have a significant linear relationship with the indicators of the understory vegetation diversity. The Shannon stand index is related to the number of living ground cover species ( $R^2 = 0.58$ ), while the total number of species depends on the stand's wood stock ( $R^2 = 0.27$ ). The main factor in the floristic diversity of forests appeared to be the condition of the forest stand. The larch forests of the eastern part of the Amur region and South Yakutia were characterized by a very low species richness – often those were almost pure larch forests, even in mixed stands, the proportion of larch was at least 70%. The total number of plant species ranged from 11 to 49. The diversity of understory shrub and herbaceous vegetation strongly depended on the characteristics of the forest stand: the maximum species richness was observed in plantations with the maximum wood stock. Pure larch forests had less floristic diversity than mixed ones. The indicators of climate and relief did not affect the indicators of biological diversity. The floristic similarity between sites was decreasing as the distance between them was increasing. Compared to the southern part of the Far East, the diversity and productivity indicators of the forests in the study region were several times lower.

*Keywords: biodiversity, species abundance, larch, forest fire, forest ecosystem services.*

## REFERENCES

- Abaimov A.P., Osobennosti i osnovnye napravleniya dinamiki lesov i redkolesii v merzlotnoi zone Sibiri (Peculiarities and Basic Trends of the Time Course of Forests and Thin Forests in the Permafrost Zone of Siberia), *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 2005, Vol. 12, No. 4, pp. 663–675.
- Biskaborn B.K., Smith S.L., Noetzi J. et al., Permafrost is warming at a global scale, *Nature Communications*, 2019, Vol. 10, No. 1, pp. 1–11. doi:10.1038/s41467-018-08240-4
- Brockerhoff E.G., Barbaro L., Castagneyrol B., Forrester D.I., Gardiner B., González-Olabarria J.R., Jactel H., Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services H. Jactel, *Biodiversity and Conservation*, 2017, Vol. 26, No. 13, pp. 3005–3035.
- Chernen'kova T.V., Knyazeva S.V., Puzachenko M.Y., Markarova V.A., Levinskaya N.N., Kriterii i indikatory bioraznoobraziya v ustoychivom prirodopol'zovanii (Criteria and Indicators of Biodiversity as Instruments for Stable Nature Management), *Lesovedenie*, 2009, No. 4, pp. 43–57.
- Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas*, available at: <https://chelsea-climate.org/downloads> (January 20, 2022).
- Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiiskoi Federatsii za 2016 god*, (Report on climate features in the Russian Federation for 2016), Moscow: Rosgidromet, 2017, 70 p.
- Flora Sibiri: v 14 t.*, (Flora of Siberia: in 14 volumes), Novosibirsk: Nauka, 1987–2003.
- Gilliam F.S., The Ecological Significance of the Herbaceous Layer in Temperate Forest Ecosystems, *BioScience*, 2007, Vol. 57, No. 10, pp. 845–858.
- Ivanov A.V., Ivanova E.V., Gamaeva S.V., Changes in the Diversity of Conifer–Broadleaf Forests of Southern Primorye Resulting from Selective Logging and Fires, *Russian Journal of Ecology*, 2022, Vol. 53, No. 2, pp. 83–90.
- Kharuk V.I., Dvinskaya M.L., Petrov I.A., Im S.T., Ranson K.J., Larch forests of Middle Siberia: long-term trends in fire return intervals, *Regional Environmental Change*, 2016, Vol. 16, No. 8, pp. 2389–2397.
- Kirpotin S.N., Callaghan T.V., Peregón A.M. et al., Impacts of environmental change on biodiversity and vegetation dynamics in Siberia, *Ambio*, 2021, Vol. 50, pp. 26–52.
- Koryakin V.N., *Spravochnik dlya ucheta lesnykh resursov Dal'nego Vostoka* (Handbook on inventory of forest resources in the Far East), Khabarovsk: Izd-vo Dal'NIILKh, 2010, 525 p.
- Li J., Shi J., Luo Y., Heliövaara K., Plant and insect diversity along an experimental gradient of larch–birch mixtures in Chinese boreal forests, *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 2012, Vol. 36, pp. 247–255.
- Lukina N.V., Geras'kina A.P., Gornov A.V., Shevchenko N.E., Kuprin A.V., Chernov T.I., Chumachenko S.I., Shanin V.N., Kuznetsova A.I., Teben'kova D.N., Gornova M.V., Bioraznoobrazie i klimatoreguliruyushchie funktsii lesov: aktual'nye voprosy i perspektivy issledovaniya (Biodiversity and climate regulating functions of forests: current issues and prospects for research), *Voprosy lesnoi nauki*, 2020, Vol. 3, No. 4, pp. 1–90.
- Ma J., Bu R., Liu M., Chang Y., Han F., Qin Q., Hu Y., Recovery of understory vegetation biomass and biodiversity in burned larch boreal forests in Northeastern China, *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2015, Vol. 31, pp. 382–393.
- Nazimova D.I., Danilina D.M., Stepanov N.V., Biodiversity of rain-barrier forest ecosystems of the Sayan mountains, *Botanica Pacifica: a Journal of Plant Science and Conservation*, 2014, Vol. 3, No. 1, pp. 39–41.
- Reilly M.J., Wimberly M.C., Newell C.L., Wildfire effects on plant species richness at multiple spatial scales in forest communities of the southern Appalachians, *British Ecological Society. Journal of Ecology*, 2005, Vol. 94, pp. 118–130.
- Shuman J.K., Shugart H.H., O'Halloran T.L., Sensitivity of Siberian larch forests to climate change, *Global Change Biology*, 2011, Vol. 17, No. 7, pp. 2370–2384.
- Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka* (Vascular plants of the Soviet Far East), Saint Petersburg: Nauka, 1985–1996, Vol. 1–8.
- Teben'kova D.N., Lukina N.V., Chumachenko S.I., Danilova M.A., Kuznetsova A.I., Gornov A.V., Gagarin Yu.N., Mul'tifunktsional'nost' i bioraznoobrazie lesnykh ekosistem (Multifunctionality and biodiversity of forest ecosystems), *Lesovedenie*, 2019, No. 5, pp. 341–356.
- Troeva E.I., Isaev A.P., Cherosov M.M., Karpov N.S., *The Far North: Plant Biodiversity and Ecology of Yakutia*, 2010, 390 p.
- Utkin A.I., *Lesa Tsentral'noi Yakutii* (Forests of Central Yakutia), Moscow: Nauka, 1965, 207 p.
- Zyryanova O.A., Milyutin L.I., Muratova E.N., Ryzhkova V.A., Larionova A.Y., Sedel'nikova T.S., Korets M.A., Mikhailova I.A., Boreal forests of Siberia: genetic, species and ecosystem diversity, *Contemporary Problems of Ecology*, 2008, Vol. 1, No. 1, pp. 22–28.

УДК 581.55.02.002

## ВИДОВОЕ И ЦЕНОТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СООБЩЕСТВ ПОЙМЕННЫХ ЛЕСОВ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ РОССИИ<sup>1</sup>

© 2022 г. В. Ю. Нешатаев<sup>а</sup>\*, В. Ю. Нешатаева<sup>б</sup>, Н. В. Синельникова<sup>с</sup>, К. И. Скворцов<sup>б</sup><sup>а</sup>Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова,  
Институтский пер., д. 5, Санкт-Петербург, 194021 Россия<sup>б</sup>Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, ул. Профессора Попова, д. 2, Санкт-Петербург, 197376 Россия<sup>с</sup>Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, ул. Портовая, д. 18, Магадан, 685000 Россия

\*E-mail: vneshatayeva@binran.ru

Поступила в редакцию 01.04.2022 г.

После доработки 30.05.2022 г.

Принята к публикации 07.06.2022 г.

Для исследования видового разнообразия сообществ пойменных лесов Северо-Востока РФ использовано 177 геоботанических описаний, выполненных на севере Корякского округа, северо-востоке Магаданской области и юге Чукотского АО. Цель работы – анализ видового и ценотического разнообразия пойменных лесов в зависимости от условий местообитания и положения в сукцессионных рядах. При геоботанической характеристике сообществ чозениевых (чозения толокнянколистная (*Chosenia arbutifolia*)), тополевых (тополь душистый (*Populus suaveolens*)), ивовых (ива удская (*Salix udensis*), ива Шверина (*S. schwerinii*)) и ольховых (ольха пушистая (*Alnus hirsuta*)) лесов использована эколого-фитоценотическая классификация. Ценотическое разнообразие пойменных лесов представлено 19 ассоциациями, объединенными в 5 серий. Приведена характеристика флористического состава и структуры сообществ пойменных лесов, рассчитаны индексы Шеннона и Пилеу, средние показатели видового богатства, проективного покрытия видов и сомкнутости ярусов. По сравнению с лесами п-ова Камчатка, пойменные леса Северо-Востока РФ характеризуются невысоким синтаксономическим разнообразием и представлены флористически обедненными сообществами. Обсуждается структура и динамика сообществ пойменных лесов. Вычислены показатели видового разнообразия и выравненности для каждого из изученных сообществ. Наименьшим значением индекса Шеннона характеризуется пионерный чозеник редкотравный, встречающийся на молодых галечниках; а наибольшим значением – тополевик травяно-зеленомошный, занимающий наиболее высокие уровни поймы. Остальные ассоциации показали промежуточные значения индекса Шеннона. Выявлена тенденция к увеличению видового разнообразия в ходе аллювиальной сукцессии. Полученные данные позволяют предположить, что в ходе сукцессионных смен, связанных с уменьшением поемности и аллювиальности местообитаний, наблюдается увеличение видового разнообразия сообществ.

**Ключевые слова:** видовое разнообразие, видовое богатство, выравненность, чозения, тополь душистый, ива удская, ива Шверина, ольха пушистая, Северо-Восток РФ.

DOI: 10.31857/S0024114822060079

Пойменные леса Северо-Востока имеют большое природоохранное, берегозащитное, водоохранное и нерестовое значение. Для местного населения они являются важным источником деляной и дровяной древесины, а также сопутствующих растительных ресурсов. Распространение пойменных лесов в северотаежных и лесотундровых районах Северо-Востока РФ обусловлено более теплым микроклиматом в пределах пойм и

надпойменных террас, а также существованием подрусловых таликов в долинах непромерзающих рек, благодаря которым создаются особо благоприятные, “оазисные” условия, способствующие развитию древесной растительности (Клюкин, 1970). На Северо-Востоке тополевые (тополь душистый) и чозениевые (чозения толокнянколистная) леса распространены по подрусловым таликам пойм в зоне многолетней мерзлоты. В поймах горных рек Охотии и Колымского нагорья пойменные леса занимают узкие полосы вдоль русел. В различных районах Восточной Сибири и Дальнего Востока описаны различные типы пойменных лесов: тополевик хвощово-сви-

<sup>1</sup> Работа выполнена в рамках плановой темы БИН РАН № 121032500047-1 “Растительность Европейской России и северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации”. Полевые исследования поддержаны РФФИ: проект № 19-05-00805-а.

диновый, тополевик хвощовый (Тюлина, 1959), *Populus suaveolens* forests (Krestov, 2003), чозенник с тополем разнотравно-хвощовый (Москалюк, 1988), кустарниково-разнотравно-злаковые лиственнично-чозениевые леса (Полежаев, 2005), чозениево-тополевые леса с примесью лиственницы и белой березы вейниково-грушанково-хвощовые (Гаращенко, 1993), кустарниково-разнотравно-злаковые лиственнично-чозениевые леса (Котляров, 1971), тополевик свидиново-грушанковый (Осипов, 2002). Лесоводственные характеристики тополевых и чозениевых насаждений, их состав и условия местопроизрастания достаточно хорошо изучены на юге Дальнего Востока (Зархина, 1969а, б, 1986).

Чозениевые леса являются характерным компонентом растительного покрова региона, они широко распространены в поймах рек Дальнего Востока и Якутии (Шелудякова, 1943; Тюлина, 1959; Котляров, 1971; Miyawaki, 1988; Осипов, 2002; Krestov, 2003; Qian et al., 2003; Исаев, Кузнецова, 2010). Леса занимают острова низкого и среднего уровня (0.7–1.2 м), отмечены преимущественно на галечных аллювиях. В восточных районах Якутии чозениевые леса описаны на молодых галечно-песчаных отложениях поймы р. Неры (Бурцева, Дестякина, 1998). На востоке Якутии (Восточное Верхоянье, бассейн р. Хандыги) чозениевые и тополевые леса приурочены к укрытым от холодных ветров пойменным островам в верховьях и среднем течении горных рек (Куваев, 1956). Встречаются такие сообщества довольно редко, и некоторые исследователи (Яровой, 1939; Шелудякова, 1943) указывают на их реликтовый характер. Здесь отмечены чозениево-тополевые роши на молодых песчаных и песчано-галечных аллювиях и сомкнутые чозениево-тополевые разнотравно-вейниковые леса с подлеском из ольхи кустарниковой (*Alnus fruticosa*). На западном побережье Камчатки тополевые и чозениевые леса имеют ограниченное распространение (Тюлина, 2001). Травостой пойменных лесов Центральной и Восточной Камчатки образован видами камчатского крупнотравья (лабазник камчатский (*Filipendula camtchatica*), крестовник коноплеволистный (*Senecio cannabifolius*), борщевик шерстистый (*Heracleum dulce*)) и крапива плосколистная (*Urtica platyphylla*); тополевики и ивняки вейниковые (вейник Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorffii*)) встречаются довольно редко (Нешатаева, 2009). Тополевики и ивняки крупнотравные распространены также в поймах горных рек Сахалина (Кабанов, 1940).

Леса из ивы Шверина многочисленны на Дальнем Востоке. На юге Дальнего Востока они формируют основу пойменной лесной растительности Амура (Ахтямов, 2001). Ивняки занимают острова низкого и среднего уровня (0.7–1.2 м), отмечены на суглинистых аллювиях в тыловых

частях островов и по старичным понижениям. В Охотии леса из ивы Шверина менее распространены, в поймах крупных рек бассейна р. Тауй отмечены полидоминантные разнотравно-злаковые ивняки (Полежаев, 2005).

В пойменных лесах Магаданской обл. с использованием флористической классификации выделены ассоциации *Salicetum schwerinii* Sinelnikova 1995, *Elymo-Chosenietum arbutifoliae* Sinelnikova 1995 и *Chosenio-Populetum suaveolentis* Sinelnikova 1995, отнесенные к союзу *Chosenion arbutifoliae* Sinelnikova 1995 и порядку *Populetalia laurifolia-suaveolentis* Mirkin et al. 1986 класса *Salicetea purpurea* Moog 1958. Пойменные лиственничники отнесены к ассоциации *Equiseteto-Laricetum cajanderi* Sinelnikova 1995 и союзу *Rosovicularis-Laricetum cajanderi* Sinelnikova 2016 класса *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss et Vlieger 1939. (Синельникова, 1995, 2016).

Показатели разнообразия растительности являются ее фундаментальными характеристиками. Различают  $\alpha$ -разнообразие (разнообразие видов в пределах фитоценоза) и  $\beta$ -разнообразие (разнообразие растительных сообществ) (Розенберг, 2010). Мерой  $\beta$ -разнообразия является количество типов сообществ (низших единиц классификации растительности). В геоботанике наибольшее распространение для оценки  $\alpha$ -разнообразия получили видовое богатство (число видов на ПП) и показатели выравненности: индекс Шеннона ( $H$ ) и индекс Пиелу ( $E$ ) — отношение индекса Шеннона к его теоретически возможному максимальному значению (Pielou, 1975; Левич, 1980; Василевич, 2009, 2015, 2017, 2018; Розенберг, 2010; Василевич, Кессель, 2017).

Цель настоящей работы — проанализировать видовое и ценогическое разнообразие пойменных лесов Северной Корьякии и сопредельных районов северо-востока Магаданской обл. и юга Чукотского АО, выявить их связь с условиями местообитания и положением сообществ в сукцессионных рядах. В задачи настоящего исследования входили геоботаническая характеристика пойменных лесов севера Корьякского округа, определение количественных показателей видового и ценогического разнообразия и их анализ.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

**Природные условия районов исследований.** Исследования проведены в долинах рек Колымы, Омолон и Олой (Тенькинский и Среднеканский р-ны Магаданской обл. и Билибинский р-н Чукотского АО), в среднем течении р. Анадырь (Анадырский р-н Чукотского АО) и на севере Корьякского округа — в долинах рек Пенжинны, Белой, Ичигинновьям, Тыклаваям, Каталянайваям, Евъинновьям, Вывенки, Ветвей, Тылгаваям,



Рис. 1. Район исследований.

Пылговаям (Пенжинский и Олюторский р-ны Камчатского края) (рис. 1).

Для долины р. Колымы и ее притоков характерен континентальный климат с суровой продолжительной (220 дней) зимой; средняя температура января достигает  $-38.3^{\circ}\text{C}$ , июля  $+15.1^{\circ}\text{C}$ . Среднее течение р. Анадырь находится в области умеренно-континентального климата; средняя температура января составляет  $-32^{\circ}\text{C}$ , июля  $+14^{\circ}\text{C}$ . Годовая сумма осадков  $-307$  мм, продолжительность безморозного периода  $-90-95$  дней. Долина р. Пенжины изолирована от влияния Берингова моря; здесь климат континентальный, с продолжительной холодной зимой и коротким теплым летом. Средняя температура февраля составляет  $-25^{\circ}\text{C}$ , июля  $+13, +14^{\circ}\text{C}$ . Vegetационный период  $-100-110$  дней. Сумма активных температур  $-800-900^{\circ}\text{C}$ . Годовая сумма осадков  $-250$  мм. В среднем течении р. Пенжины (пос. Аян-ка и Слаутное) климат более суровый, чем в ее низовьях (пос. Каменское и Манилы), находящиеся под влиянием Охотского моря. Повсеместно распространена многолетняя мерзлота.

В межгорной депрессии Парапольский Дол, расположенной между Корякским нагорьем и Пенжинским хребтом, климат умеренно-континентальный. Средняя температура февраля равна  $-17, -20^{\circ}\text{C}$ , июля  $+11, +13^{\circ}\text{C}$ . Сумма активных температур  $-650-750^{\circ}\text{C}$ . Годовая сумма осадков  $-300$  мм. В бассейне р. Вывенки климат континентальный, зима продолжительная (230 дней). Средняя температура января составляет  $-22^{\circ}\text{C}$ ;

июля  $+10, +12^{\circ}\text{C}$ . Vegetационный период  $-около$  100 дней. Годовая сумма осадков  $-500-600$  мм (Кондратюк, 1974).

По геоботаническому районированию (Нешатаева и др., 2020) районы исследований относятся к Корякской горной провинции Берингийской лесотундровой области и Колымской горной провинции подобласти Светлохвойных лесов Евразийской таежной области. Зональная растительность представлена стланиковыми и кустарниковыми сообществами, образованными кедровым стлаником (*Pinus pumila*), ольховником кустарниковым (*Alnus fruticosa*) и березкой Миддендорфа (*Betula middendorffii*). Лесная растительность встречается в долинах крупных рек и представлена пойменными тополевыми (тополем душистым), чозенниками (чозенией толокнянколистной и ивняками (ивой удской, ивой Шверина), реже ольшаниками из ольхи пушистой. На юго-востоке Корякского нагорья в приморских районах до высот  $100-250$  м над ур. моря встречаются каменноберезовые рощи (береза Эрмана (*Betula ertmanii*)). На высоких надпойменных террасах распространены ерниковые тундры, образованные березкой тощей (*Betula exilis*) и кустарничками. В переувлажненных депрессиях развиты осоково-пушицевые (осока траурная (*Carex lugens*), осока шаровидная (*C. globularis* L.), пушица влагалитная (*Eriophorum vaginatum* L.)), кочкарники с участием моршкови (*Rubus chamaemorus* L.), подбела обыкновенного (*Andromeda polifolia* L.), клюквы мелкоплодной (*Oxycoccus microcarpus*) и мхи (сфагнум ленский (*Sphagnum lenense*), сфагнум

Руссова (*S. russowii*), аулакомниум болотный (*Aulacomnium palustre*), дикранум удлиненный (*Dicranum elongatum*). В горах до 400–500 м преобладают сообщества кедрового стланика в сочетании с кустарничковыми (голубикой обыкновенной (*Vaccinium uliginosum* L.), брусникой обыкновенной (*V. vitis-idaea* L.)), багульником стелющимся (*Ledum decumbens*), водяникой черной (*Empetrum nigrum* L.) и ягельными (кладонией лесной (*Cladonia arbuscula*), кладонией оленьей (*C. gan-giferina* L.), кладонией звездчатой (*C. Stellaris*) и др.) тундрами. На высотах 500 м и выше, на крутых склонах, вершинах и гребнях хребтов, преобладают каменистые осыпи и россыпи с разреженными группировками петрофитов и пятнами накипных эпилитных лишайников.

**Методы полевых исследований.** Использовали детально-маршрутные методы с закладкой пробных площадей (ПП) размерами 20 × 20 м. В поймах рек на севере Чукотского АО было заложено 30 ПП, на северо-востоке Магаданской обл. и юге Чукотского АО – 147 ПП. Таксацию древостоев проводили глазомерно-инструментальным методом. Применяли оптический высотомер, возрастной бур Пресслера и рулетку. На каждой ПП выявляли полный видовой состав сосудистых растений, мохообразных и лишайников; определяли проективное покрытие для каждого вида и яруса, сомкнутость древостоя, среднюю и максимальную высоту и диаметр деревьев по элементам леса, высоту и сомкнутость подроста и подлеска. На каждой ПП закладывали 5–10 почвенных прикопок глубиной 0.3 м и почвенный разрез глубиной 0.7–1.5 м, выполняли описание почвенного профиля. Определяли мощность и характер генетических почвенных горизонтов и их характеристики, в т.ч. мощность свежего наилка, являющегося показателем аллювиальности.

Поймы крупных рек включают несколько уровней: низкая пойма (высота 0.5–1.2 м над уровнем воды в межень), средняя пойма (1.2–2.5 м), высокая пойма (2.5–3.5 м). Для каждой ПП устанавливали превышение уровня пойменной террасы над уровнем воды в реке в межень (далее – уровень террасы). Этот показатель косвенно характеризует поемность – длительность затопления во время половодья. Косвенным показателем уменьшения поемности и аллювиальности также является развитие кустарничкового и мохового ярусов.

**Эколого-фитоценологическая классификация** пойменных лесов Северной Корякии и Камчатки разработана нами ранее (Нешатаева, 2009; Нешатаева и др., 2017, 2018). Принципы классификации лесной растительности В.Н. Сукачёва (1951) приняты в качестве национального стандарта РФ (ГОСТ 18486-87, Лесоустроительная ..., 2018). Основной единицей классификации является *тип лесорастительных условий* (ЛРУ), который выде-

ляется по почвенно-гидрологическим и высотнопоясным условиям, индикаторами которых являются доминанты и экологические группы растений. В системе фитоценологической номенклатуры типу ЛРУ соответствует *цикл ассоциаций*, а его подчиненным синтаксонам – *серия ассоциаций* (Нешатаев, 2001). Согласно В.Н. Сукачёву (1945) и его последователям (Гельтман, 1982 и др.), для каждого типа леса может быть выделена одна или несколько ассоциаций (или субассоциаций), отражающих варьирование фитоценозов в пределах типа леса, обусловленное возрастными изменениями сомкнутости и продуктивности древостоя, вариациями эдафических условий, освещенности и др. Классификацию ЛРУ проводили путем упорядочивания геоботанических описаний ПП по степени увлажнения, поемности и аллювиальности местообитаний. Затем описания группировали в фитоценологических таблицах по сходству ЛРУ и индицирующих их видов растений и выделяли серии ассоциаций. В пределах серий выделяли ассоциации с учетом преобладающих видов древесного яруса. Латинские названия синтаксонов даны в соответствии с Проектом Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры (Нешатаев, 2001). Номенклатура видов сосудистых растений приведена по работе (Сосудистые ..., 1985–1996), мохообразных – (Ignatov et al., 2006), лишайников – (Andreev et al., 1996). Методическое руководство “Классификация и диагностика почв России” (2004) послужило источником для номенклатуры почв. При характеристике синтаксонов использовали средние арифметические и их стандартные ошибки, равные корню квадратному из частного от деления дисперсии на количество ПП, отнесенных к данному синтаксону.

**Методы оценки видового разнообразия.** Разнообразии сообществ пойменных лесов оценивали по следующим показателям: 1) число видов, встреченных в каждом ярусе, в составе внеярусной растительности (эпифиты) и в целом для всего сообщества; 2) индекс Шеннона, рассчитанный для древостоя и подроста, подлеска, травяно-кустарничкового (ТКЯ) и мохово-лишайничкового (МЛЯ) ярусов, сумма индексов Шеннона для всех ярусов;

$H = - \sum p_i^* \log_2 p_i$ ,  $i = 1 \dots N$ , где  $p_i$  – вероятность  $i$ -ого события из полной группы событий, когда  $\sum p_i = 1$ , в геоботанике соответствует проективному покрытию или сомкнутости крон по ярусам, выраженным в долях от 1;

3) индекс выравненности Пиелу (Pielou, 1975), рассчитанный для каждого яруса и в целом для всего сообщества. Индекс выравненности  $E$  рассчитан по формуле:

$E = H/H_{\max}$ , где  $H_{\max}$  – теоретически возможное максимальное значение  $H$ -функции, наблюдаемое при одинаковом проективном покрытии

всех  $N$  видов, встречаемых в сообществе, и в общем проективном покрытии, равном 100%:

$$H_{\max} = -N(1/N)(\log_2 1/N) = -(\log_2 1 - \log_2 N) = \\ = -(0 - \log_2 N) = \log_2 N.$$

Следует отметить, что в одновидовых ярусах ( $N = 1$ ) или при их отсутствии ( $N = 0$ ) в формуле выравнивания возникает деление на 0 ( $\log_2 1 = 0$ ) или на пустое множество ( $\log_2 0 \in \emptyset$ ). В этом случае индекс выравнивания мы рассматриваем как предел, к которому стремится  $H/H_{\max}$  при условии, что он лежит в области значений от 0 до 1. Поэтому:

$$\text{при } N \rightarrow 1; \log_2 N \rightarrow 0; E \rightarrow \infty \text{ и } 0 < E < 1 \Rightarrow \lim E = 1;$$

$$\text{при } N \rightarrow 0; \log_2 N \rightarrow -\infty; E \rightarrow -1 \text{ и } 0 < E < 1 \Rightarrow \lim E = 0.$$

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего в изученных сообществах пойменных лесов на 177 ПП отмечено 205 видов (не считая эпифитов), из них деревьев – 14, кустарников – 23, кустарничков – 3, трав – 118, эпигейных мохообразных – 36, эпигейных лишайников – 3. На пробной площади (400 м<sup>2</sup>) встречается от 4 до 43 видов, среднее число видов на ПП – 11. Распределение числа видов и индексов Шеннона и Пиелу по сериям ассоциаций приведены в таблице 1.

Анализ структуры древостоев и видового состава сообществ, отражающих условия местообитания, позволил выявить ценотическое разнообразие пойменных лесов районов исследований, представленное 6 формациями и 19 ассоциациями. Из них 15 ассоциаций были описаны ранее (Тихомиров, 1935; Воробьев, 1937; Колесников, 1937; Биркенгоф, 1938; Васильев, 1956; Балмасова, Нешатаева, 1994; Нешатаева, 2009; Нешатаева и др., 2002, 2017, 2018), четыре ассоциации выделены по материалам исследований 2021 г. Ассоциации объединены в 5 серий, в зависимости от условий местообитания и динамического статуса сообществ.

Ниже приведена краткая характеристика серий ассоциаций, расположенных в порядке продвинутой сукцессии в ходе аллювиальной сукцессии, обусловленной понижением базиса эрозии и, соответственно, уровня воды в реке и грунтовых вод по отношению к поверхности, на которой расположено сообщество. Сомкнутость ярусов, суммы проективных покрытий травяно-кустарничкового (ТКЯ) и мохово-лишайникового (МЛЯ) ярусов, число видов по ярусам и их сумма, а также индексы Шеннона и Пиелу для каждой серии ассоциаций приведены в таблице 1. При геоботанической характеристике серий ассоциаций

константными мы считали виды, встречаемые в сообществах данной серии на 50% и более ПП.

**Серия ассоциаций *Oligoherbosa* – редкотравная** (20 ПП). Включает три корреспондирующие ассоциации: *Salicetum schwerinii oligoherbosum* – ивняк из ивы Шверина редкотравный, *Chosenietum oligoherbosum* – чозенник редкотравный, *Populetum suaveolentis* – тополевик редкотравный. Сообщества описаны на участках со свежими песчано-галечными наносами, не успевающими зарастать в силу периодического поступления свежего аллювия. Средний уровень террасы –  $1.6 \pm 0.1$  м (0.6–2.5). Почвы аллювиальные слоистые с фрагментами дерново-аллювиальных грунтово-глеевые сильно- и среднескелетные. Древостой разного возраста, высотой  $10.8 \pm 1.2$  м (3–24). Здесь и далее для высоты древостоя и уровня террасы даны средние значения  $\pm$  стандартная ошибка и размах варьирования. В подлеске константных видов нет. ТКЯ редкий, с покрытием 0.2–20%, константны злаки: вейник пурпурный (*Calamagrostis purpurea*) и пырейник длинноколосый (*Elymus macrourus*). Всего на 20 ПП отмечено 55 видов (здесь и далее – без учета ствольных эпифитов). В сообществах серии отмечено от 5 до 11 видов на ПП.

**Серия ассоциаций *Calamagrostidosa purpureae* – вейниковая** (95 ПП). Включает шесть ассоциаций: *Alnetum hirsutae calamagrostidosum* – ольшаник вейниковый, *Salicetum udensis calamagrostidosum* – удскоивняк вейниковый, *Salicetum schwerinii calamagrostidosum* – шверинойвняк вейниковый, *Laricetum cajanderi calamagrostidosum* – лиственничник вейниковый, *Populetum suaveolentis calamagrostidosum* – тополевик вейниковый и *Chosenietum calamagrostidosum* – чозенник вейниковый. Сообщества вейниковой серии занимают средние и высокие уровни террас с превышением  $2.1 \pm 0.1$  м (0.8–4.0 м). Почвы дерново-аллювиальные грунтово-глеевые сильно- и среднескелетные. Древостой разновозрастный, высотой  $17.8 \pm 0.6$  м (5–27 м), в подлеске константна смородина печальная (*Ribes triste*). Сомкнутость подлеска менее 50%. ТКЯ высотой около 1 м, его общее проективное покрытие от 30 до 90%, доминирует вейник пурпурный. Мхи встречаются на 35% ПП, их среднее покрытие менее 2%. На 95 ПП отмечено 155 видов растений. В сообществах серии зафиксировано от 4 до 40 видов на ПП, в среднем 11 видов. Наибольшее число видов (15–40) отмечено для чозенника вейникового, обогащенного видами высокотравья: недоспелкой копьевидной (*Cacalia hastata* L.), волжанкой двудомной (*Aruncus dioicus*). Наряду с этими эуτροφными видами в сообществах встречаются также олиготрофные кустарнички: водяника черная (*Empetrum nigrum* L.), голубика обыкновенная, брусника обыкновенная, заселяющие отложения крупнопесчаного аллювия прошлых лет.

**Таблица 1.** Показатели разнообразия пойменных лесов севера Корякского округа и северо-востока Магаданской области

Показатели	Серия ассоциаций									
	<i>Oligo-herbosa</i>		<i>Calamagros-tidosa</i>		<i>Fruticoso-Herbosa</i>		<i>Calamagrostidoso-Alnosa</i>		<i>Herboso-Hylocomiosa</i>	
	Количество ПП									
	20		95		49		8		5	
	М	SE	М	SE	М	SE	М	SE	М	SE
Сомкнутость древесного яруса, %	60	3.4	59.2	1.6	58	2	54	4	46	7.2
Количество видов ДЯ	2.9	0.2	2.5	0.1	2.5	0.1	2.5	0.3	2.2	0.4
Индекс Шеннона ДЯ	1.1	0.1	0.9	0.01	0.9	0.05	0.9	0.1	0.7	0.2
Индекс Пилу ДЯ	0.8	0.01	0.8	0.01	0.7	0.03	0.7	0.1	0.6	0.1
Сумма сомкнутости крон подлеска, %	0.7	0.5	12.9	1.4	12	2	73	4.4	19	8.2
Количество видов подлеска	0.7	0.2	2.2	0.2	2.2	0.3	3.5	0.4	3.8	0.9
Индекс Шеннона для подлеска	0	0.01	0.4	0.01	0.3	0.1	0.8	0.1	0.4	0.2
Индекс Пилу для подлеска	0.3	0.1	0.5	0.01	0.4	0.1	0.5	0.1	0.2	0.2
Сумма покрытий видов ТЯ, %	14	1.6	58.5	1.6	42	2.5	50	6.9	26	8.9
Количество видов ТЯ	3.2	0.3	5.4	0.4	6.2	0.8	4.5	1.3	8.6	2.4
Индекс Шеннона ТЯ	0.5	0.01	1	0.01	1.0	0.1	0.9	0.2	0.9	0.2
Индекс Пилу ТЯ	0.4	0.1	0.6	0.01	0.6	0.03	0.6	0.1	0.3	0.1
Сумма покрытий видов МЯ, %	0.5	0.5	1.4	0.5	3.1	1.2	0.9	0.5	46	7.1
Количество видов МЯ	0.2	0.1	1.2	0.2	1.2	0.3	1.3	0.6	5.6	1.1
Индекс Шеннона МЯ	0	0.01	0.1	0.01	0.1	0.04	0.1	0.01	1.2	0.2
Индекс Пилу МЯ	0	0.01	0.1	0.01	0.1	0.03	0	0.01	0.5	0.1
Количество видов всех ярусов	6.9	0.4	11.3	0.7	12	1.2	12	2.1	20	3.8
Сумма индексов Шеннона	1.6	0.1	2.4	0.1	2.5	0.1	2.6	0.2	3.2	0.4
Средний индекс Пилу по всем ярусам	0.4	0.01	0.5	0.01	0.5	0.02	0.5	0.1	0.4	0.1
Уровень террасы	1.6	0.1	2.1	0.1	1.9	0.01	2.6	0.01	3.3	0.3

Примечание. М – среднее значение, SE – стандартная ошибка.

**Серия ассоциаций *Fruticoso-Herbosa* – кустарниково-травяная (49 ПП).** Включает пять ассоциаций: *Salicetum udensis fruticoso-herbosum* – удскоивняк кустарниково-травяной, *Salicetum schwerinii fruticoso-herbosum* – швериноивняк кустарниково-травяной, *Laricetum cajanderi fruticoso-herbosum* – лиственничник кустарниково-травяной, *Populetum*

*suaveolentis fruticoso-herbosum* – тополевик кустарниково-травяной и *Chosenietum fruticoso-herbosum* – чозенник кустарниково-травяной. Уровень террасы –  $1.9 \pm 0.1$  м (0.8–3.2). Почва дерново-аллювиальная песчано-галечная или супесчано-галечная грунтово-глеевая сильноскелетная. Возраст и состав древесного яруса (ДЯ) сильно варьирует, его

высота —  $14.3 \pm 1.0$  м (4–26 м). Подлесок (сомкнутость менее 50%) образован низкими кустарниками (высотой 0.6–1.2 м). Часто встречаются смородина печальная (*Ribes triste*), шиповник иглистый (*Rosa acicularis*). В полидоминантном ТКЯ единственный константный вид — вейник пурпурный, его среднее покрытие 12%, оно варьирует от 1 до 25%, но он не является доминантом в сообществах серии. С покрытием до 20–30% встречаются недоспелка копьевидная, иван-чай узколистный (*Chamerion angustifolium* L.), пырейник смешиваемый (*Elymus confusus*), пырейник длинноколосый, хвощ луговой (*Equisetum pratense*), мятлик луговой (*Poa pratensis* L.), грушанка круглолистная (*Pyrola rotundifolia* L.). Мхи произрастают на валеже и приствольных повышениях с покрытием менее 1%. Общее число видов, встреченных на 49 ПП, — 138. Число видов на ПП варьирует от 4 до 43, среднее — 12. Наибольшее число видов (39 и 43) отмечено в чозенниках с обильной недоспелкой копьевидной, индицирующей наиболее богатые почвы лесных пойм в районах исследований. Здесь, как и в чозеннике вейниковом с недоспелкой копьевидной, наряду с эутрофными видами встречаются олиготрофные кустарнички, заселяющие отложения крупнопесчаного аллювия прошлых лет.

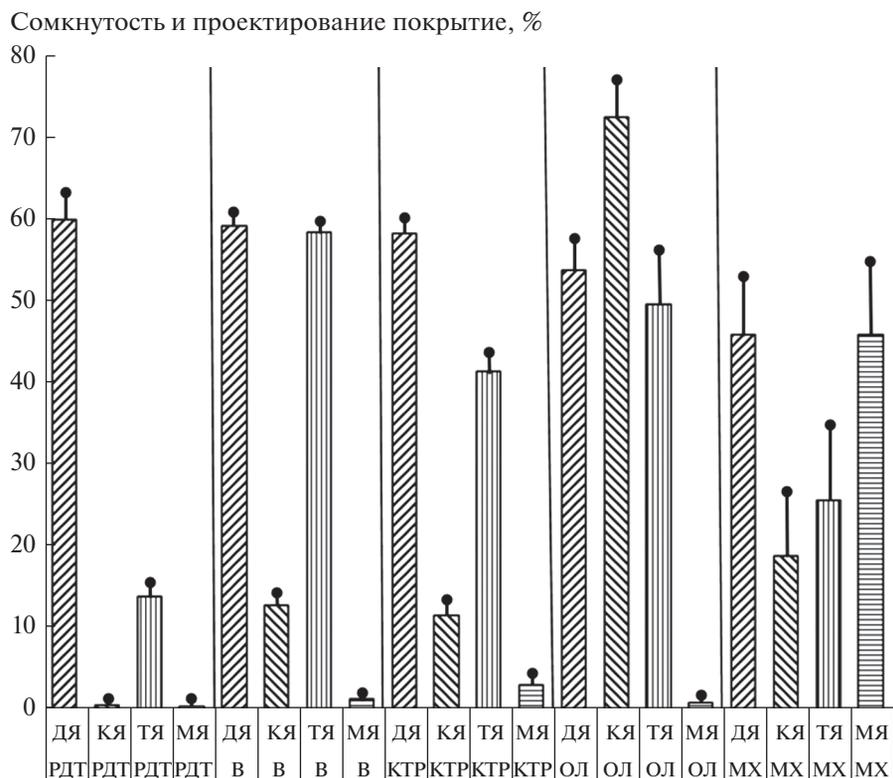
**Серия ассоциаций *Alnosa fruticosae* — ольховниковая** (8 ПП). Включает две ассоциации: *Populetum suaveolentis calamagrostidoso-alnosa fruticosae* — тополевик вейниково-ольховниковый и *Chosenietum alnosa fruticosae* — чозенник ольховниковый. Сообщества серии занимают более высокие уровни, чем сообщества серии *Calamagrostidosae*, они приурочены к пойменным террасам, расположенным на высоте  $2.6 \pm 0.01$  м (2.5–2.7 м) над уровнем воды в межень. Почвы дерново-аллювиальные грунтово-глеевые сильно- и средне-скелетные. Высота ДЯ —  $21 \pm 0.7$  м (20–24 м), возраст — 60–75 лет. Сомкнутость подлеска более 50%; в нем преобладает ольха кустарниковая (*Alnus fruticosa*) высотой 2.5–3.5 м; константны смородина печальная, шиповник иглистый. В ТКЯ доминирует вейник пурпурный, константна княженика обыкновенная (*Rubus arcticus* L.). Покрытие мхов менее 2%. Всего на 8 ПП встречено 37 видов. Число видов на ПП варьирует от 6 до 21, среднее — 12.

**Серия ассоциаций *Herboso-Hylocomiosa* — травяно-зеленомошная** (5 ПП). Представлена тремя ассоциациями: *Salicetum schwerinii herboso-hylocomiosum* — швериноивняк травяно-зеленомошный, *Populetum suaveolentis herboso-hylocomiosum* — тополевик травяно-зеленомошный, *Chosenietum herboso-hylocomiosum* — чозенник травяно-зеленомошный. Уровень террасы —  $3.3 \pm 0.3$  м (3.2–3.6 м). Местобитания краткопойменные, слабо аллювиальные. Почва — подбур грубогумусированный на песчано-галечных аллювиальных отложениях, сильноскелетный. Описания выполнены в верховьях рек, на

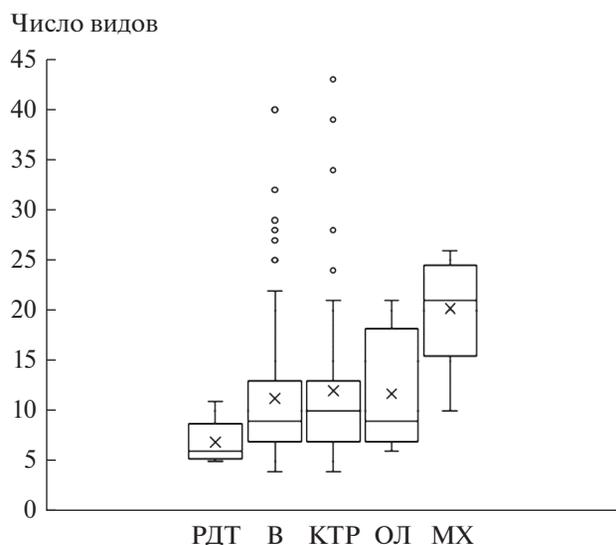
границе с горными тундрами и лиственничными редколесьями. Возраст древостоев — более 50 лет. Высота ивняков — 3–4 м, тополевников — до 15 м, чозенников — 7 м. В континентальных районах Колымского нагорья, верхнем и среднем течении р. Пенжины для сообществ серии характерно присутствие в древостое лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi*). Подлесок редкий или средней сомкнутости (менее 20%), константны курильский чай (*Potentilla fruticosa* L.) и ива мохнатая (*Salix lanata* L.). ТКЯ злаково-разнотравный, константны вейник краснеющий (*Calamagrostis purpurascens*), мятлик арктический (*Poa arctica*), княженика обыкновенная, голубика обыкновенная; доминируют вейник пурпурный, волоснец аянский (*Elymus ajanensis*), грушанка мясо-красная (*Pyrola incarnate*). Характерен развитый МЛЯ, его среднее покрытие 43% (варьирует от 15 до 60%); константны бореальные и субарктические виды мхов: аулакомниум вздутый (*Aulacomnium turgidum*), плевроциум Шребера (*Pleurozium schreberi*), поля поникшая (*Pohlia nutans*), саниония крючковатая (*Sanionia uncinata*). В качестве доминанта отмечен плевроциум Шребера, иногда обильен гилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens*). На 5 ПП отмечено 55 видов. Число видов на ПП варьирует от 10 до 26, среднее — 20 видов.

Серии ассоциаций пойменных лесов расположены в порядке уменьшения поемности и аллювиальности: 1 — редкотравная; 2 — вейниковая; 3 — кустарниково-травяная; 4 — ольховниковая; 5 — травяно-зеленомошная. В этом ряду наблюдается последовательное изменение структуры фитоценозов от редкотравных молодняков на свежих аллювиях к лесам вейниковой серии и далее к серии кустарниково-травяной и ольховниковой (рис. 2). В последнем звене этого ряда, по мере выхода сообщества из поемного режима, находятся наиболее сукцессионно-продвинутые леса травяно-зеленомошной серии с развитыми кустарниковым, травяным и моховым ярусами, нередко с участием лиственницы Каяндера или кедрового стланика (рис. 2). По составу и структуре они приближаются к северотаежным белоберезовым и лиственничным лесам Северо-Востока, а в Берингийской лесотундровой области — к ерниковым тундрам и кедровым стланикам.

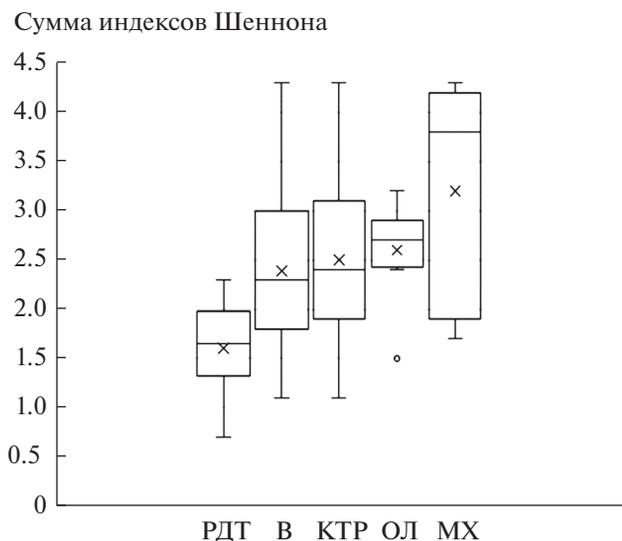
В рассматриваемом эколого-динамическом ряду сообществ происходит увеличение видового богатства и разнообразия от редкотравной серии к травяно-зеленомошной, что проявляется в увеличении числа видов во всех ярусах (рис. 3, табл. 1) и в увеличении значения индекса Шеннона (рис. 4, табл. 1). При этом максимальное разнообразие ТКЯ наблюдается в кустарниково-травяной серии; а в более продвинутых в сукцессионном ряду ольховниковой и травяно-зеленомошной сериях оно ниже (рис. 5). Таким образом, увеличение разнообразия идет за счет формиро-



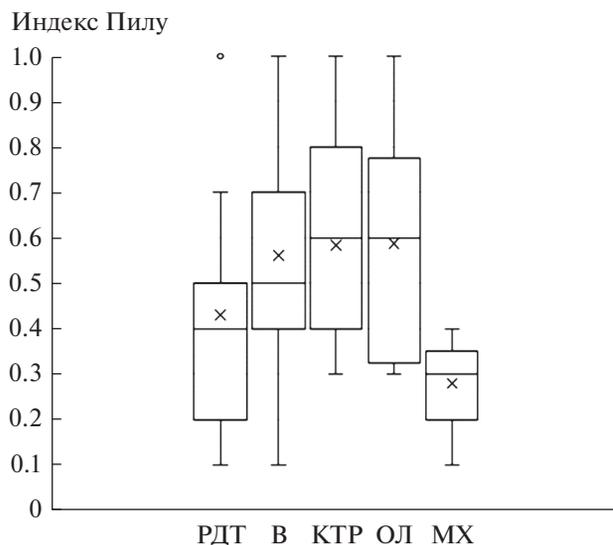
**Рис. 2.** Изменение ценотической структуры пойменных лесов в ряду уменьшения поемности и аллювиальности, отрезки с точкой – стандартная ошибка. Условные обозначения: ярусы: ДЯ – древесный, КЯ – кустарниковый, ТЯ – травяно-кустарниковый, МЯ – мохово-лишайниковый; серии ассоциаций: РДТ – редкотравная; В – веииковая; КТР – кустарниково-травяная; ОЛ – ольховниковая; МХ – травяно-зеленомошная.



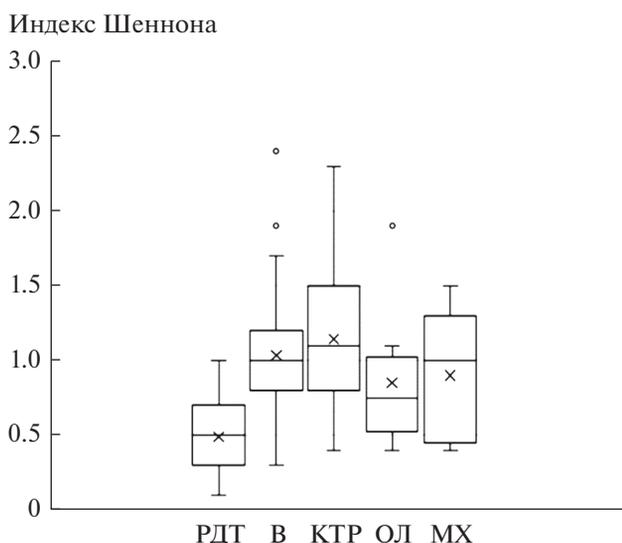
**Рис. 3.** Изменение числа видов в сообществах пойменных лесов в ряду уменьшения поемности и аллювиальности; обозначения: крестик посередине прямоугольника – среднее арифметическое, линия чуть выше или ниже крестика – медиана, нижняя и верхняя грани прямоугольника соответствуют первому и третьему квартилю, расстояние между 1-м и 3-м квартилем – межквартильный размах, горизонтальные черточки на конце “усов” – максимальное и минимальное значения (без учета выбросов), отдельные точки – выбросы, т.е. значения, выходящие за пределы 1.5 межквартильных значений размаха от ближайшего квартиля; обозначения серий ассоциаций те же, что на рис. 2.



**Рис. 4.** Изменение суммы индексов Шеннона по всем ярусам в ряду уменьшения поемности и аллювиальности; обозначения те же, что на рис. 2, 3.



**Рис. 6.** Изменение индекса Пилу для ТКЯ пойменных лесов в ряду уменьшения поемности и аллювиальности; обозначения те же, что на рис. 2, 3.



**Рис. 5.** Изменение индекса Шеннона для ТКЯ в ряду уменьшения поемности и аллювиальности; обозначения серий ассоциаций те же, что на рис. 2, 3.

вания мохового и кустарникового ярусов (рис. 2) и увеличения их видового богатства (табл. 1).

Индекс Пилу ( $E$ ), рассчитанный как средний по ярусам, незначительно меняется в ходе аллювиальной сукцессии, принимая значения от 0.4 до 0.5 (табл. 1). В то же время неожиданным оказалось низкое значение этого индекса для ТКЯ травяно-моховой серии, по сравнению с индексами, рассчитанными для ТКЯ других серий (рис. 6). Это можно объяснить, во-первых, невысоким суммар-

ным покрытием видов ТКЯ и, во-вторых, наличием в нем хорошо выраженных доминантов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пойменные леса севера Корякского округа, северо-востока Магаданской обл. и юга Чукотского АО находятся близ северного предела распространения. Несмотря на сравнительно невысокое видовое богатство, они увеличивают общее разнообразие растительного покрова Северо-Востока РФ. На основе табличного анализа 177 геоботанических описаний приведена геоботаническая характеристика пойменных лесов, образованных чозенией, тополем душистым, ольхой пушистой, ивами удской и Шверина, лиственницей Каяндера, распространенных в долинах рек севера Корякского округа, северо-востока Магаданской области и юга Чукотского АО. На пробных площадях всего отмечено 205 видов растений, в том числе сосудистых 166 видов, мохообразных — 36, лишайников — 3. Сообщества пойменных лесов отнесены к шести формациям и 19 ассоциациям, объединенным в 5 серий. Серии расположены в эколого-динамическом ряду по степени ослабления поемного и аллювиального режимов: редкотравная (3 ассоциации) → ветвикообразная (6 ассоциаций) → кустарников-травяная (5 ассоциаций) → ольховниковая (2 ассоциации) → травяно-зеленомошная (3 ассоциации).

Ивняки из древовидных ив удской и Шверина, чозенники и тополевики встречаются в поймах рек на всей территории исследований. Ивняки образованы пионерными древесными породами, встречаются на низких участках прирусловой

поймы, подвержены регулярному длительному затоплению во время паводков. Чозенники приурочены к молодым галечникам, перекрытым тонким слоем песчаного аллювия; почвы под ними примитивные, маломощные. Чозениевые древостои с участием тополя душистого (до 2 единиц) приурочены к участкам пойм, подверженным кратковременному затоплению. Сукцессионная динамика идет по пути постепенного отмирания чозении и увеличения доли тополя в древостое. Тополевники встречаются на участках высокой поймы, вышедших из-под влияния регулярного затопления. Для них характерны аллювиальные дерновые почвы и дерново-подбуры (мощность почвенного профиля 35–55 см) на галечниках или песчано-галечных аллювиальных отложениях. По мере выхода сообществ из поемного режима формируются леса травяно-зеленомошной серии с развитыми кустарниковым, травяным и моховым ярусами; в континентальных районах с участием лиственницы, в приморских — кедрового стланика. Выражена меридиональная дифференциация пойменных лесов: пойменные лиственничники, а также тополевые, чозениевые и ивовые леса с участием в древостое лиственницы Каяндера распространены в континентальных районах Магаданской обл. и юга Чукотского АО, а на севере Корякского округа встречаются только в бассейне р. Пенжины, в ее верхнем течении. Ольховые леса из ольхи пушистой отсутствуют в континентальных районах севера Корякии и Магаданской обл., встречаясь лишь на Охотском побережье и в восточной части Корякского округа, испытывающей влияние Берингова моря. Ольховые леса приурочены к притеррасной пойме с мелкодисперсным аллювием.

Вычислены показатели видового разнообразия и выравненности для каждого из изученных сообществ. Наименьшим значением индекса Шеннона характеризуется пионерный чозенник редкотравный, встречающийся на молодых галечниках; а наибольшим значением этого индекса — тополевник травяно-зеленомошный, занимающий наиболее высокие уровни поймы. Остальные ассоциации показали промежуточные значения индекса Шеннона. Выявлена тенденция к увеличению показателей видового разнообразия в ходе аллювиальной сукцессии. Полученные данные позволяют предположить, что при уменьшении поемности и аллювиальности увеличивается видовое разнообразие сообществ.

Сообщества пойменных лесов имеют большое водоохранное и противоэрозионное значение, закрепляя берега нерестовых рек, создавая необходимые условия для поддержания численности лососевых рыб. Пойменные леса используются местным населением как источник древесины и недревесного сырья и нуждаются в охране.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ахтямов М.Х.* Ценотаксономия прирусловых ивовых, ивово-тополевых и уремных лесов поймы реки Амур. Владивосток: Дальнаука, 2001. 138 с.
- Балмасова М.А., Нешатаева В.Ю.* Пойменные леса // Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка). Тр. Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. 1994. Вып. 16. С. 77–80.
- Биркенгоф А.Л.* Леса центральной части полуострова Камчатки // Тр. СОПС АН СССР. Сер. Камчатская. М.; Л.: Изд-во Акад. наук СССР, 1938. № 6. 220 с.
- Бурцева Е.И., Десякина Л.И.* Геоботаническая карта долины р. Неры // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI вв. Тез. докл., представл. II(X) съезду РБО. Т. 1. СПб., 1998. С. 231–232.
- Василевич В.И.* Видовое разнообразие в еловых лесах Европейской России // Ботанический журнал. 2015. Т. 100. № 12. С. 1249–1259. <https://doi.org/10.1134/S0006813615120017>
- Василевич В.И.* Видовое разнообразие растительности // Сибирский экологический журнал. 2009. Т. 16. № 4. С. 509–517.
- Василевич В.И.* Видовое разнообразие травяного яруса широколиственных лесов Северо-Запада Европейской России // Ботанический журнал. 2018. Т. 103. № 8. С. 955–967.
- Василевич В.И.* Видовое разнообразие сообществ черноольховых лесов Северо-Запада Европейской России // Ботанический журнал. 2017. Т. 102. № 7. С. 889–900. <https://doi.org/10.1134/S000681361707002X>
- Василевич В.И., Кессель Д.С.* Видовое разнообразие сообществ березовых и сероольховых лесов Северо-Запада России // Ботанический журнал. 2017. Т. 102. № 5. С. 585–597. <https://doi.org/10.1134/S0006813617050015>
- Васильев В.Н.* Растительность Анадырского края. М.; Л.: Изд-во Акад. наук СССР, 1956. 218 с.
- Воробьев Д.П.* Растительность южной части побережья Охотского моря // Тр. Дальневост. фил. АН СССР. Сер. Ботан. 1937. Т. 2. С. 19–102.
- Гаращенко А.В.* Флора и растительность Верхнечарской котловины. Новосибирск: Наука, 1993. 280 с.
- Гельтман В.С.* Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1982. 326 с.
- ГОСТ 18486-87. Лесоводство. Термины и определения. Утвержден и введен в действие Постановлением Государственного Комитета СССР по стандартам от 10 декабря 1987 г. № 4445.
- Зархина Е.С.* Тополевые леса // Леса Дальнего Востока. М.: Лесная промышленность, 1969а. С. 188–196.
- Зархина Е.С.* Чозениевые леса // Леса Дальнего Востока. М.: Лесная промышленность, 1969б. С. 196–198.
- Зархина Е.С.* Фациальная структура дальневосточных тополеводников // Проблемы рационального лесопользования на Дальнем Востоке. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 1986. С. 31–40.

- Исаев А.П., Кузнецова Л.В.* Растительность // Биоразнообразии ландшафтов Токинской котловины и хребта Токинский Становик. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010. С. 142–189.
- Кабанов Н.Е.* Лесная растительность Советского Сахалина. Владивосток: Горно-таежная станция АН СССР, 1940.
- Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
- Клюкин Н.К.* Климат // Север Дальнего Востока. Москва: Наука, 1970. С. 101–132.
- Колесников Б.П.* Чозения и ее ценозы на Дальнем Востоке // Тр. Дальневост. фил. АН СССР. Сер. Ботан. 1937. Т. 2. С. 703–800.
- Кондратьев В.И.* Климат Камчатки. М.: Гидрометеиздат, 1974. 204 с.
- Котляров И.И.* Краткая характеристика лиственничников юга Магаданской области // Биологические проблемы Севера. Вып. 42. Магадан, 1971. С. 188–197.
- Куваев В.Б.* Растительность Восточного Верхоянья // Растительность Крайнего Севера и ее освоение. 1956. Т. 2. С. 132–186.
- Левич А.П.* Структура экологических сообществ. М.: МГУ, 1980. 181 с.
- Лесостроительная инструкция. Утверждена приказом Минприроды России от 29 марта 2018 г. № 122. 42 с.
- Москалюк Т.А.* Структура и продуктивность лесов Северного Охотоморья. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. 144 с.
- Нешатаев В.Ю.* Проект Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры // Растительность России. 2001. № 1. С. 62–70.
- Нешатаев В.Ю., Потокин А.Ф., Томаева И.Ф., Добрыш А.А., Чернядьева И.В., Потемкин А.Д., Егоров А.А.* Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского государственного заповедника. СПб, 2002. 164 с.
- Нешатаева В.Ю.* Растительность полуострова Камчатка. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 537 с.
- Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю., Кириченко В.Е.* Растительный покров территории Северной Корякии (Камчатский край) и ее геоботаническое районирование // Вестник СПбУ. Науки о Земле. 2020. Т. 65. № 2. С. 1–32.  
<https://doi.org/10.21638/spbu07.2020.210>
- Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю., Кораблев А.П., Катыгин П.Н.* Пойменные леса Пенжинского района Камчатского края // Ботанический журнал. 2018. Т. 103. № 10. С. 1212–1239.
- Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю., Откидач М.С.* Пойменные леса Паропольского участка Корякского заповедника (Пенжинский р-н Камчатского края) // Тр. Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника. 2017. Вып. 5. С. 82–95.
- Осинов С.В.* Растительный покров таежно-гольцовых ландшафтов Буреинского нагорья. Владивосток: Дальнаука, 2002. 378 с.
- Полежаев А.Н.* Растительный покров побережья Тауйской губы // Биологическое разнообразие Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 2005. С. 644–666.
- Розенберг Г.С.* Информационный индекс и разнообразие: Больцман, Котельников, Шеннон, Уивер // Самарская Лука. 2010. Т. 19. № 2. С. 4–25.
- Синельникова Н.В.* Эколого-флористическая классификация пойменных лесов Магаданской области // Сибирский экологический журнал. 1995. № 4. С. 383–389.
- Синельникова Н.В.* Таежные лиственничные леса союза *Roso acicularis-Laricion cajanderi* all. пов. на северо-востоке России // Растительность России. 2016. № 28. С. 125–138.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Под ред. С.С. Харкевича. Л.; СПб.: Наука, 1985–1996. Т. 1–8.
- Сукачев В.Н.* Типы лесов и типы лесорастительных условий. М.: Гослестехиздат, 1945. 37 с.
- Сукачев В.Н.* Основные принципы лесной типологии // Тр. Совещания по лесной типологии. М.: Изд-во АН СССР, 1951. С. 7–19.
- Тихомиров Б.А.* Краткий очерк долинной растительности Пенжинского района // Тр. Дальневост. фил. АН СССР. 1935. Т. 1. С. 85–112.
- Тюлина Л.Н.* Лесная растительность среднего и нижнего течения р. Юдомы и низовьев р. Маи. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 222 с.
- Тюлина Л.Н.* Растительность западного побережья Камчатки // Тр. КИЭП ДВО РАН. Вып. 2. Петропавловск-Камчатский, 2001. 302 с.
- Шелудякова В.А.* Чозения в Якутской АССР // Ботанический журнал. 1943. Т. 28. № 1. С. 30–34.
- Яровой М.И.* Растительность бассейна р. Яны и Верхоянского хребта // Советская ботаника. 1939. № 1. С. 21–40.
- Andreev M.P., Kotlov Yu.V., Makarova I.I.* Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic // The Bryologist. 1996. V. 99. № 2. P. 137–169.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al.* Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. № 15. P. 1–130.  
<https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
- Krestov P.V.* Forest Vegetation of Easternmost Russia (Russian Far East). Forest vegetation of Northeast Asia. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, 2003. P. 93–180.
- Miyawaki A.* A general survey of Japanese vegetation // Veroff. Geobot. Inst. ETH. Stiftung Rubel. Zurich, 1988. № 98. P. 74–99.
- Pielou E.C.* Ecological Diversity. N.Y.: Gordon & Breach Sci. Publ., 1975. 165 p.
- Qian H., Krestov P.V., Fu P., Wang Q., Song J.-S., Chourmouzis C.* Phytogeography of the Far East Asia. Forest vegetation of Northeast Asia. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 2003. P. 51–91.

## Species and Coenotic Diversity of the Floodplain Forests' Communities in the North-East of Russia

V. Yu. Neshatayev<sup>1</sup>\*, V. Yu. Neshatayeva<sup>2</sup>, N. V. Sinelnikova<sup>3</sup>, and K. I. Skvortsov<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Saint-Petersburg Forestry University, Institutskiy ln. 5, Saint-Petersburg, 194021 Russia

<sup>2</sup>Komarov Botanical Institute of the RAS, Professor Popov st. 2, Saint Petersburg, 197376 Russia

<sup>3</sup>Federal State Institution of Science Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch of the RAS, Portovaya st. 18, Magadan, 685000 Russia

\*E-mail: vneshatayeva@binran.ru

In order to study the species diversity of the floodplain forests' communities in the North-East of the Russian Federation, 177 geobotanical descriptions were used, made in the north of the Koryak district, the north-east of the Magadan region and the south of the Chukotka Autonomous Okrug. The work aims at analysing the species and coenotic diversity of the floodplain forests depending on the habitat conditions and their position in the successional series. Geobotanical characteristics of communities in chosenia (*Chosenia arbutifolia*), poplar (Mongolian poplar (*Populus suaveolens*)), willow (*Salix udensis*, narrow-leaf willow (*S. schwerinii*)) and alder (grey alder (*Alnus hirsuta*)) forests was performed using an ecological-phytocenotic classification. The coenotic diversity of floodplain forests is represented by 19 associations, grouped into 5 series. The characteristics of the floristic composition and structure of the floodplain forests' communities were given, the Shannon and Pielou indices were calculated, as well as the average indicators of species richness, projective coverage of species and density of layers. Compared to the forests of the Kamchatka Peninsula, the floodplain forests of the Russia's North-East were characterised by low syntaxonomic diversity and represented by floristically depleted communities; the structure and dynamics of floodplain forests' communities are being discussed. The indicators of species diversity and uniformity were calculated for each of the studied communities. The lowest value of the Shannon index was characteristic for the pioneer chosenia communities with sparse grass cover, found on recent pebble beds; and the highest value was found in green-moss-grassy poplar forests, which occupied the highest elevations of the floodplain. The rest of the associations showed intermediate values of the Shannon index. A trend towards an increase in species diversity over the course of alluvial succession was revealed. The obtained data suggest that over the course of succession changes associated with moving further from the floodplain and alluvial habitats, an increase in the species diversity of communities can be observed.

**Keywords:** species diversity, species richness, uniformity, chosenia, Mongolian poplar, *Salix udensis*, narrow-leaf willow, grey alder, Russia's North-East.

**Acknowledgements:** The work has been carried out within the framework of the Komarov Botanical Institute of the RAS № 121032500047-1 "Vegetation of the European Russia and Northern Asia: diversity, dynamics, organisation principles". The field studies were supported by the RFBR: project № 19-05-00805-a.

### REFERENCES

- Akhtyamov M.K., *Tsenotaksonomiya priruslovykh ivovykh, ivovo-topolevykh i uremnykh lesov poimy reki Amur* (Cenotaxonomy of near-channel willow, willow-poplar and urema forests of the floodplain of the Amur River), Vladivostok: Dal'nauka, 2001, 138 p.
- Andreev M.P., Kotlov Yu.V., Makarova I.I., Checklist of lichens and lichenicocous fungi of the Russian Arctic, *The Bryologist*, 1996, Vol. 99, No. 2, pp. 137–169.
- Balmasova M.A., Neshataeva V.Y., Poimennye lesa (Floodplain forest), *Rastitel'nost' Kronotskogo gosudarstvennogo zapovednika (Vostochnaya Kamchatka)*, Tr. Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova RAN, 1994, Vol. 16, pp. 77–80.
- Birkengof A.L., *Lesa tsentral'noi chasti poluostrova Kamchatki* (Forests of the central part of the Kamchatka Peninsula), Moscow, Leningrad: Izd-vo Akad. nauk SSSR, 1938, 220 p.
- Bortseva E.I., Destyakina L.I., Geobotanicheskaya karta doliny r. Nery (Geobotanical map of the Nera river valley), *Problemy botaniki na rubezhe XX–XXI vv.* (Challenges of botany at the turn of the XX–XXI centuries), Saint Petersburg, Proc. of II(X) of Russian Botanical Society Meeting, Saint Petersburg, Vol. 1, pp. 231–232.
- Garashchenko A.V., *Flora i rastitel'nost' Verkhnecharskoi kotloviny (Severnoe Zabaikal'e)* (Flora and vegetation of the Verkhnecharskaya basin (Northern Transbaikalia)), Novosibirsk: VO "Nauka". Sibirskaya izdatel'skaya firma, 1993, 280 p.
- Gel'tman V.S., *Geograficheskii i tipologicheskii analiz lesnoi rastitel'nosti Belorussii* (Geographical and typological analysis of forest vegetation in Belarus), Minsk: Nauka i tekhnika, 1982, 326 p.
- GOST 18486–87.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al., Checklist of mosses of East Europe and North Asia, *Arctoa*, 2006, No. 15, pp. 1–130. doi: 10.15298/arctoa.15.01
- Isaev A.P., Kuznetsova L.V., Rastitel'nost' (Vegetation), In: *Bioraznoobrazie landshaftov Tokinskoi kotloviny i khrebt Tokinskii Stanovik* (Biodiversity of the landscapes of the Tokinskaya basin and the Tokinsky Stanovik range), Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2010, pp. 142–189.

- Kabanov N.E., *Lesnaya rastitel'nost' Sovetskogo Sakhalina* (Forest vegetation of Soviet Sakhalin), Vladivostok: Gornotaezhnaya stantsiya AN SSSR, 1940, 210 p.
- Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii* (Classification and recognition of soils in Russia), Smolensk: Oikumena, 2004, 342 p.
- Klyukin N.K., *Klimat* (Climate), In: *Sever Dal'nego Vostoka* (North of the Far East), Moscow: Nauka, 1970, pp. 101–132.
- Kolesnikov B.P., *Chozeniya i ee tsenozy na Dal'nem Vostoke* (Chosenia and its cenoses in the Far East), *Tr. Dal'nevost. fil. AN SSSR. Ser. Botan.*, 1937, Vol. 2, pp. 703–800.
- Kondratyuk V.I., *Klimat Kamchatki* (Climate of Kamchatka), Moscow: Gidrometeoizdat, 1974, 204 p.
- Kotlyarov I.I., *Kratkaya kharakteristika listvennichnikov yuga Magadanskoi oblasti* (Brief description of larch forests in the south of the Magadan region), *Biologicheskie problemy Severa*, 1971, Vol. 42, pp. 188–197.
- Krestov P.V., *Forest Vegetation of Easternmost Russia* (Russian Far East). In: *Forest vegetation of Northeast Asia*, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2003, pp. 93–180.
- Kuvaev V.B., *Rastitel'nost' Vostochnogo Verkhoyan'ya* (Vegetation of Eastern Verkhoyansk), In: *Rastitel'nost' Krainego Severa i ee osvoenie* (Vegetation of the Far North and its opening), 1956, Vol. 2, pp. 132–186.
- Lesoustroitel'naya instruktsiya* (Forest management instruction), No. 122, 42 p.
- Levich A.P., *Struktura ekologicheskikh soobshchestv* (Structure of ecological communities), Moscow: MGU, 1980, 181 p.
- Miyawaki A., *A general survey of Japanese vegetation*, *Veroff. Geobot.*, Inst. ETH. Stiftung Rubel. Zurich, 1988, No. 98, pp. 74–99.
- Moskalyuk T.A., *Struktura i produktivnost' lesov Severnogo Okhotomor'ya* (Structure and productivity of forests in northern Okhotsk sea region), Vladivostok: Izd-vo DVO AN SSSR, 1988, 144 p.
- Neshataev V.Y., Potokin A.F., Tomaeva I.F., Dobrysh A.A., Chernyad'eva I.V., Potemkin A.D., Egorov A.A., *Rastitel'nost', flora i pochvy Verkhne-Tazovskogo gosudarstvennogo zapovednika* (Vegetation, flora and soils of Verkhne-Tazovsky State Reserve), Saint Petersburg, 2002, 164 p.
- Neshataeva V.Y., Neshataev V.Y., Kirichenko V.E., *Rastitel'nyi pokrov territorii Severnoi Koryakii* (Kamchatskii krai) i ee geobotanicheskoe raionirovanie (Vegetation cover of the North of the Koryak Region (Kamchatsky Krai) and its geobotanical subdivision), *Vestnik SPbU. Nauki o Zemle*, 2020, Vol. 65, No. 2, pp. 1–32.  
<https://doi.org/10.21638/spbu07.2020.210>
- Neshataeva V.Y., Neshataev V.Y., Korablev A.P., P.N. K., *Poimennye lesa Penzhinskogo raiona Kamchatskogo kraja* (Floodplain forests of the Penzhinskii district, Kamchatka territory), *Botanicheskii zhurnal*, 2018, Vol. 103, No. 10, pp. 1212–1239.
- Neshataeva V.Y., Neshataev V.Y., Otkidach M.S., *Poimennye lesa Parapol'skogo uchastka Koryakskogo zapovednika* (Penzhinskii r-n Kamchatskogo kraja) (Floodplain forests of the Parapolsky section of the Koryaksky Reserve (Penzhinsky district of the Kamchatka Territory)), *Tr. Kronotskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika*, 2017, Vol. 5, No. 82–95.
- Neshataeva V.Y., *Rastitel'nost' poluostrova Kamchatka* (Vegetation of the Kamchatka Peninsula), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2009, 537 p.
- Neshatayev V.Y., *Proekt Vserossiiskogo kodeksa fitotsenologicheskoi nomenklatury* (The project of the All-Russian Code of phytosociological nomenclature), *Rastitel'nost' Rossii*, 2001, No. 1, pp. 62–70.
- Osipov S.V., *Rastitel'nyi pokrov taehzno-gol'tsovykh landshaftov Bureinskogo nagor'ya* (Vegetation cover of taiga-bald peak landscapes of the Bureya Highlands), Vladivostok: Dal'nauka, 2002, 425 p.
- Pielou E.C., *Ecological Diversity*, N.Y.: Gordon & Breach Sci. Publ., 1975, 165 p.
- Polezhaev A.N., *Rastitel'nyi pokrov poberezh'ya Tauiskoi guby* (Vegetation cover of the coast of the Tauiskaya Bay), In: *Biologicheskoe raznoobrazie Tauiskoi guby Okhotskogo morya* (Biological diversity of the Tauiskaya Bay of the Sea of Okhotsk), Vladivostok: Dal'nauka, 2005, pp. 644–666.
- Qian H., Krestov P.V., Fu P., Wang Q., Song J.-S., Chourmouzis C., *Phytogeography of the Far East Asia*, In: *Forest vegetation of Northeast Asia*, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2003, pp. 51–91.
- Rozenberg G.S., *Informatsionnyi indeks i raznoobrazie: Bol'tsman, Kotel'nikov, Shennon, Uiver...* (Information index and diversity: Boltzmann, Kotelnikov, Shannon, Weaver...), *Samarskaya Luka: problemy regional'noi i global'noi ekologii*, 2010, Vol. 19, No. 2, pp. 4–25.
- Sheludyakova V.A., *Chozeniya v Yakutskoi ASSR* (Chosenia in the Yakut ASSR), *Botanicheskii zhurnal*, 1943, Vol. 28, No. 1, pp. 30–34.
- Sinel'nikova N.V., *Ekologo-floristicheskaya klassifikatsiya poimennykh lesov Magadanskoi oblasti* (Ecological and floristic classification of floodplain forests of the Magadan region), *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 1995, No. 4, pp. 383–389.
- Sinel'nikova N.V., *Taezhnye listvennichnye lesa soyuzo Roso acicularis-Laricion cajanderi all. nov. na severo-vostoke Rossii* (Boreal larch forests of the alliance Roso acicularis-Laricion cajanderi All. Nov. in the north-east of Russia), *Rastitel'nost' Rossii*, 2016, No. 28, pp. 125–138.
- Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka* (Vascular plants of the Soviet Far East), Saint Petersburg: Nauka, 1985–1996, Vol. 1–8.
- Sukachev V.N., *Osnovnye printsipy lesnoi tipologii* (Basic principles of forest typology), In: *Tr. Soveshchaniya po lesnoi tipologii* (Proceedings of the Meeting on forest typology), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1951, pp. 7–19.
- Sukachev V.N., *Tipy lesov i tipy lesorastitel'nykh uslovii* (Types of forests and types of forest sites), Moscow: Goslestekhizdat, 1945, 37 p.
- Tikhomirov B.A., *Kratkii ocherk dolinnoi rastitel'nosti Penzhinskogo raiona* (A brief outline of the valley vegetation of the Penzhinsky region), *Tr. Dal'nevost. fil. AN SSSR*, 1935, Vol. 1, pp. 85–112.
- Tyulina L.N., *Lesnaya rastitel'nost' srednego i nizhnego techeniya r. Yudomy i nizov'ev r. Mai* (Forest vegetation of the middle and lower reaches of the river Yudoma and lower reaches of the river Mai), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1959, 222 p.
- Tyulina L.N., *Rastitel'nost' zapadnogo poberezh'ya Kamchatki* (Vegetation of the western coast of Kamchatka), *Tr.*

- KIEP DVO RAN*, Petropavlovsk-Kamchatskii, 2001, Vol. 2, 302 p.
- Vasil'ev V.N., *Rastitel'nost' Anadyrskogo kraya* (Vegetation of the Anadyr Territory), Moscow, Leningrad: Izd-vo Akad. nauk SSSR, 1956, 218 p.
- Vasilevich V.I., Kessel' D.S., Vidovoe raznoobrazie soobshchestv berezovykh i serool'khovykh lesov Severo-Zapada Rossii (Species diversity of birch and grey alder forest communities of Northwest Russia), *Botanicheskii zhurnal*, 2017, Vol. 102, No. 5, pp. 585–597.  
<https://doi.org/10.1134/S0006813617050015>
- Vasilevich V.I., Species diversity of plants, *Contemporary Problems of Ecology*, 2009, Vol. 2, No. 4, pp. 297–303.
- Vasilevich V.I., Vidovoe raznoobrazie soobshchestv chernool'khovykh lesov Severo-Zapada Evropeiskoi Rossii (Species diversity of black alder communities in European Russia), *Botanicheskii zhurnal*, 2017, Vol. 102, No. 7, pp. 889–900.  
<https://doi.org/10.1134/S000681361707002X>
- Vasilevich V.I., Vidovoe raznoobrazie travyanogo yarusy shirokolistvennykh lesov Severo-Zapada Evropeiskoi Rossii (Species diversity in herb layer of nemoral forests in north-western European Russia), *Botanicheskii zhurnal*, 2018, Vol. 103, No. 8, pp. 955–967.
- Vasilevich V.I., Vidovoe raznoobrazie v elovykh lesakh Evropeiskoi Rossii (Species diversity of spruce forests in European Russia), *Botanicheskii zhurnal*, 2015, Vol. 100, No. 12, pp. 1249–1259.  
<https://doi.org/10.1134/S0006813615120017>
- Vorob'ev D.P., Rastitel'nost' yuzhnoi chasti poberezh'ya Okhotskogo morya (Vegetation of the southern part of the coast of the Sea of Okhotsk), *Tr. Dal'nevost. fil. AN SSSR. Ser. Botan.*, 1937, Vol. 2, pp. 19–102.
- Yarvoi M.I., Rastitel'nost' basseina r. Yany i Verkhoyanskogo khrebta (Vegetation of the basin of the Yana River and the Verkhoyansk Range), *Sovetskaya botanika*, 1939, No. 1, pp. 21–40.
- Zarkhina E.S., Chozenievye lesa (Chosenia forests), In: *Lesy Dal'nego Vostoka* (Forests of the Far East), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1969, pp. 196–198.
- Zarkhina E.S., Fatsial'naya struktura dal'nevostochnykh topolevnikov (Facies structure of Far Eastern poplar forests), In: *Problemy ratsional'nogo lesopol'zovaniya na Dal'nem Vostoke* (Problems of rational forest management in the Far East), Khabarovsk: Dal'NIILKh, 1986, pp. 31–40.
- Zarkhina E.S., Topolevye lesa (Poplar forests), In: *Lesy Dal'nego Vostoka* (Forests of the Far East), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1969a, pp. 188–196

## ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

DOI: 10.31857/S0024114822060110

В журнале “Лесоведение” печатаются оригинальные и обзорные статьи российских и зарубежных авторов, посвященные лесоведению и смежным с ним дисциплинам. **Допускается публикация текста на английском языке, изначально выполненным Автором(ами). При оценке статей будет учитываться качество английского языка, обеспечивающее достаточное и правильное понимание содержания статьи носителями английского языка.**

Редакция принимает материалы только в электронном виде. Подача рукописи осуществляется либо по электронной почте в редакцию журнала: forest.sci@yandex.ru, либо через редакционно-издательскую систему (РИС) <https://www.pleiades.online/ru/authors/>. На издательском портале Pleiades Publishing представлена пошаговая инструкция.

Образец лицензионного договора о передаче исключительных прав на произведение (научную статью) высылается авторам после того, как статья прошла научное редактирование и направляется им для перепечатки или форму договора можно скачать на сайте журнала <http://lesovedenie.ru/index.php/forestry/index>. Если в статье два соавтора и более, договор составляется один, но в нем указываются данные всех соавторов статьи и приводятся их подписи. Заполненный и подписанный договор должен быть отсканирован в формате PDF и отослан в редакцию вместе с перепечатанным вариантом статьи.

При оформлении статей просим авторов соблюдать следующие требования: Объем текста статьи (включая аннотацию и список литературы) не должен превышать 15 стр., кратких сообщений — 8 стр., рецензий и хроник — 3–4 стр. текста, набранных шрифтом 12 Times New Roman, межстрочный интервал 1.5, поля — 2.5 см слева, 1.5 см справа, 2 см сверху и снизу. Абзацный отступ 1.25 см.

Точку следует использовать как разделительный знак в десятичных дробях.

Число рисунков не должно превышать 4 шт., число таблиц — 5 шт. Рисунки и таблицы не учитываются в лимите объема текста.

Статья оформляется следующим образом. Сначала указывается УДК — индекс по Универсальной десятичной классификации (курсив, выравнивание слева). Далее следует название статьи; авторы; полное название учреждений, в которых выполнялись исследования: почтовый адрес; контактный электронный адрес; дата поступления в редакцию. Все перечисленные элементы выравниваются по центру.

*Пример оформления заглавной части статьи:*

УДК 630\*232.4

### ОСНОВЫ СОЗДАНИЯ ЛЕСНЫХ КУЛЬТУР НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

© 2021 г. О. В. Толкач<sup>а, \*</sup>, Г. Г. Терехов<sup>а</sup>,  
И. А. Фрейберга<sup>а</sup>, В. Н. Луганский<sup>б</sup>

<sup>а</sup>Ботанический сад УрО РАН, ул. 8 Марта, 202а,  
Екатеринбург, 620144 Россия

<sup>б</sup>Уральский государственный лесотехнический университет, ул. Сибирский тракт, 32-а,  
Екатеринбург, 620100 Россия

\*E-mail: [tolkach\\_o\\_v@mail.ru](mailto:tolkach_o_v@mail.ru)

Поступила в редакцию 12.04.2018 г.

После доработки 04.02. 2019 г.

Принято к публикации 06.06.2020 г.

Ниже располагается аннотация, которая должна быть информативной (не содержать общих слов), отражать основное содержание статьи и результаты исследований, а не перечень рассматриваемых в ней вопросов, следовать логике описания результатов в статье. Объем аннотации — 200–250 слов.

Далее указываются ключевые слова, набранные курсивом (не более 10 слов или словосочетаний).

Информация о финансовой поддержке (название фонда и номер проекта) оформляется в виде сноски в конце первой страницы, при этом в конце названия статьи ставится цифра 1.

Основной текст статьи разделяется на несколько стандартных рубрик: ВВЕДЕНИЕ (без заголовка); ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА; РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ; ВЫВОДЫ или ЗАКЛЮЧЕНИЕ.

Ссылки на литературу в тексте статьи даются в круглых скобках с указанием фамилии автора и

года публикации. Если число авторов составляет три и более, то указывается первый автор и пишется “и др.” для русскоязычных публикаций и “et al.” для англоязычных. Например, (Лаврова и др., 2007), (Lavrova et al., 2007) или (Лаврова, Митягина, 2009), (Lavrova, Mityagina, 2009).

**СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ** (начинается с новой страницы) приводится после текста. Список оформляется в соответствии с ГОСТ Р 7.0.5-2008. Примеры оформления различных вариантов библиографических ссылок приведены в левой части таблиц Приложения к настоящим Правилам. Литературные источники располагаются в алфавитном порядке – сначала на кириллице, потом на

латинице. Литературные источники в списке не нумеруются.

Таблицы нумеруются и помещаются в тексте после первого упоминания их. Если в статье только одна таблица, то номер не ставится.

Рисунки помещаются в конце статьи. В тексте должны быть ссылки на все рисунки. Если рисунок один, то номер не ставится. Рисунки должны быть представлены в формате PDF, в черно-белом, сером полутоновом вариантах или **цветном варианте**. Подписи ко всем рисункам приводятся на отдельной странице и помещаются перед рисунками или после них.