

Экологическая дифференциация синтаксонов лесной растительности Звенигородской биостанции МГУ

©2020. Т. Ю. Браславская¹, к. б. н., в. н. с., Е. В. Тихонова¹, к. б. н., в. н. с.,
Д. В. Сухова², ведущий инженер, Н. Г. Уланова², д. б. н., профессор,
К. Б. Попова², ассистент, О. В. Чередниченко², к. б. н., доцент,

¹Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов
Российской академии наук,

117997, Россия, г. Москва, Профсоюзная ул., д. 84/32, стр. 14,

²Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
119234, Россия, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12,
e-mail: t-braslavskaya@yandex.ru

С целью выявить в водноледниковом ландшафте центра Русской равнины экологические различия между синтаксонами хвойных и смешанных лесов, относящихся к классам *Carpino-Fagetea* и *Vaccinio-Piceetea*, проанализированы 536 геоботанических описаний, выполненных в 2004–2016 гг. В результате выполнения эколого-флористической классификации описаний (по методу Браун-Бланке) в лесном покрове Звенигородской биостанции установлены 5 ассоциаций (включая 2 субассоциации, 3 варианта, в том числе новый ксеромезофитный вариант *Vaccinium vitis-idaea* зональной субасс. *Rhodobryo-Piceetum caricetosum pilosae* и новый подтаёжный вариант *Asarum europaeum* южнотаёжной субасс. *Melico-Piceetum typicum*) и 1 дериватное сообщество. Были проведены многомерная ординация описаний по сходству/различию флористического состава, фитоиндикация экологического режима при помощи экологических шкал Х. Элленберга и анализ приуроченности (при помощи геоинформационной системы на основе крупномасштабных карт) описаний из разных синтаксонов к экотопам на разных местоположениях в речной долине и с разными характеристиками почв. Результаты ординации и фитоиндикации продемонстрировали, что флористические различия лесов на уровне классов согласованы с закислением почвы и содержанием в ней азота, а на уровне ассоциаций в составе одного и того же класса – с режимом увлажнения. Частотный анализ распределения синтаксонов по экотопам выявил, что леса зонального синтаксона (субасс. *Rhodobryo-Piceetum caricetosum pilosae* вар. *typica*) тяготеют к хорошо гумусированным почвам без оглеения, а леса синтаксона с более северным ареалом (субасс. *Melico-Piceetum typicum* вар. *Asarum europaeum*) – к оглееным почвам. Специфическая приуроченность в связи с гранулометрическим составом почвы для исследованных лесов не выявлена. В обследованном водноледниковом ландшафте центра Русской равнины (подзона смешанных лесов) на местном водоразделе преобладают ксеромезофитные смешанные леса, сочетающие признаки двух классов, но всё же по флористическим критериям относящиеся к неморальному классу *Carpino-Fagetea*.

Ключевые слова: гемибореальные леса, эколого-флористическая классификация по Браун-Бланке, многомерная ординация, распределение в водноледниковом ландшафте.

Ecological differentiation of forest syntaxa at MSU's Zvenigorod Biological Station

© 2020. T. Yu. Braslavskaya¹ ORCID: 0000-0001-7081-0533[?]

E. V. Tikhonova¹ ORCID: 0000-0003-4641-3735[?], D. V. Sukhova² ORCID: 0000-0002-2873-9857[?]

N. G. Ulanova² ORCID: 0000-0001-5364-940X[?], K. B. Popova² ORCID: 0000-0001-8501-0686[?]

O. V. Cherednichenko² ORCID: 0000-0002-6251-3210[?]

¹Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences,
bldg. 14, 84/32, Profsoyuznaya St., Moscow, Russia, 117997,

²Lomonosov Moscow State University,

1–12, Leninskiye Gory, Moscow, Russia, 119234,

e-mail: t-braslavskaya@yandex.ru

In the fluvio-glacial woodland landscape of the Zvenigorod biological station (located within the mixed forest subzone, in the center of the Russian Plain), in order to identify ecological differences between syntaxa of coniferous and mixed forests referred to the classes *Carpino-Fagetea* and *Vaccinio-Piceetea*, 536 geobotanical relevés collected in 2004–2016 were analyzed. Resulting from ecological-floristic classification (according to the Braun-Blanquet approach), 5 associations were established in this woodland (including 2 subassociations, 3 variants, particularly new

xeromesophytic variant, named *Vaccinium vitis-idaea*, of zonal subass. *Rhodobrya–Piceetum caricetosum pilosae* and new sub-taiga variant named *Asarum europaeum* of south-taiga subass. *Melico–Piceetum typicum*) and 1 derivative community. Multidimensional ordination based on the similarity of floristic composition, phytoindication of the ecological regime using rank scales of H. Ellenberg, and analysis of the syntaxa localization in ecotopes at different positions in the river valley and with different soil characteristics (using a geographic information system based on large-scale maps), were carried out. The results of ordination and phytoindication showed that floristic differences between forest classes are consistent with soil reaction and nitrogen content, and at the level of associations in the same class – with a moisture regime. Frequency analysis of the syntaxa distribution by ecotopes revealed that the forests of the zonal syntaxon (subass. *Rhodobrya–Piceetum caricetosum pilosae* var. *typica*) have a tendency to grow on well-humified soils without gleyzation, whereas the forest syntaxon of the more northern range (subass. *Melico–Piceetum typicum* var. *Asarum europaeum*) do on gleyed soils. The specific accordance of forests studied to the granulometric soil composition has not been revealed. In the surveyed fluvio-glacial woodland landscape, xeromesophytic mixed forests dominate at the local watershed, those combine features of two classes, but basing on floristic criteria have to be referred to the nemoral class *Carpino–Fagetea*.

Keywords: hemiboreal forests, Braun-Blanquet classification approach, multidimensional ordination, fluvio-glacial landscape in the center of the Russian Plain.

Центр Русской равнины расположен в подзоне смешанных лесов; зональные лесные сообщества здесь сформированы елью и широколиственными видами деревьев, однако в специфических эдафических условиях – в водноледниковых ландшафтах с бедными песчаными почвами – отмечено широкое распространение хвойных лесов южнотаёжного облика [1]. Многие вопросы классификации лесов этой территории всё ещё остаются темой дискуссий [2], для развития которых необходим экологический анализ данных, полученных в разнообразных географических и ландшафтных условиях. Цель нашей работы – на примере лесного массива Звенигородской биостанции (ЗБС) имени С.Н. Скадовского выявить основные тенденции экологической дифференциации смешанных и хвойных лесов в водноледниковом ландшафте Москворецко-Окской равнины. Задачи работы включали: 1) ординацию лесной растительности по сходству/различию флористического состава сообществ, 2) фитоиндикацию экологического режима в сообществах на основе экологических шкал, 3) эколого-флористическую классификацию лесной растительности, 4) выявление связей между установленными синтаксонами и характеристиками экотопов.

Объекты и методы исследования

Лесничество ЗБС (715 га) расположено в Одинцовском районе Московской области. Климат – умеренно-континентальный с продолжительной и холодной зимой и умеренно тёплым летом. Территория ЗБС подразделяется на плато местного водораздела (около 600 га; до 192 м н. у. м., до 56 м над уровнем воды в р. Москве), склон долины р. Москвы (около 80 га, включает 3 террасы) и пойму [3, 4]. На местном водоразделе распространены локальные

неглубокие бессточные депрессии (площадью не более 0,5 га) и развита неглубокая овражная система. Почвообразующая порода – флювиогляциальные отложения: песчаные и песчано-галечниковые, а также суглинистые (мощностью 30–80 см), перекрывающие их на востоке территории. На плато водораздела преобладают кислые дерново-подзолистые и подзолистые почвы, а в депрессиях и на участках с водоупорными прослоями суглинков в толще песков – оглеенные дерново-подзолистые или же торфянисто- и торфяно-глеевые почвы. На склоне долины развиты бурые лесные и дерново-подзолистые почвы. На днищах оврагов, прорезающих склон долины и местный водораздел, под влиянием сезонного переувлажнения сформировались перегнойно-глеевые почвы [4, 5]. На плато местного водораздела и склоне долины (включая притеррасную пойму) произрастают хвойные, смешанные и лиственные леса [3].

Анализируемый материал включает 536 геоботанических описаний, которые были выполнены в 2004–2016 гг. (из них 351 – с географической привязкой по GPS-навигатору). Описания выполнены по опубликованной методике [6] на площадках 100–900 м². Классификация описаний (выделение синтаксонов) проведена методом ручной обработки общей таблицы описаний в программе Juice [7]. Критерием значимости различий между выделенными группами описаний служила разница в константности каждого из дифференцирующих видов не менее 40% в двух сравниваемых группах [6]. Ординация описаний по сходству/различию флористического состава проведена методом неметрического многомерного шкалирования (NMDS) на основе меры различия (*measure of discordance*, DC) Я. Подани [8]. Фитоиндикация экологического режима в сообществах проведена на основе

оценок описаний в шкалах Х. Элленберга [9]; варьирование этих оценок отображено на диаграмме NMDS-ординации в форме векторов и проанализировано совместно с результатами ординации. Аналогично отображено в форме вектора на ординационной диаграмме и проанализировано вместе с результатами ординации варьирование покрытия мохово-лишайникового яруса в лесных сообществах. Расчёты координат описаний в осях флористического сходства, оценок в шкалах Элленберга и направлений векторов на ординационной диаграмме выполнены в среде R [10] при помощи программного пакета *vegan-2.4-6* [11].

Для выявления связей между выделенными синтаксонами и характеристиками экотопов было проведено в программе ArcGIS 9.3 пространственное связывание (*overlay*) географических координат 351 геоботанического описания с геопривязанными векторными слоями геоморфологических подразделений речной долины и разностей почвенного по-

крова, созданными на основе топографической карты масштаба 1:50 000 и опубликованной картосхемы территории ЗБС [4] такого же масштаба. Этим способом для описаний каждого синтаксона было установлено соответствие с характеристиками почв (градациями гранулометрического состава, оглеения, оподзоливания, гумусообразования) и позиций в речной долине. Статистическую значимость различий между синтаксонами по частотам анализируемых характеристик оценивали при помощи точного теста Фишера (*Fisher's exact test*) [12]; расчёты выполнены при помощи встроенной функции среды R [10].

Результаты и обсуждение

На основе проведённой классификации в лесной растительности ЗБС были установлены следующие синтаксоны: *Rhodobryo-Piceetum caricetosum pilosae* var. *typica* (на рисунке и в таблицах 1 и 2: I), *Rh.-Pic. caricetosum*

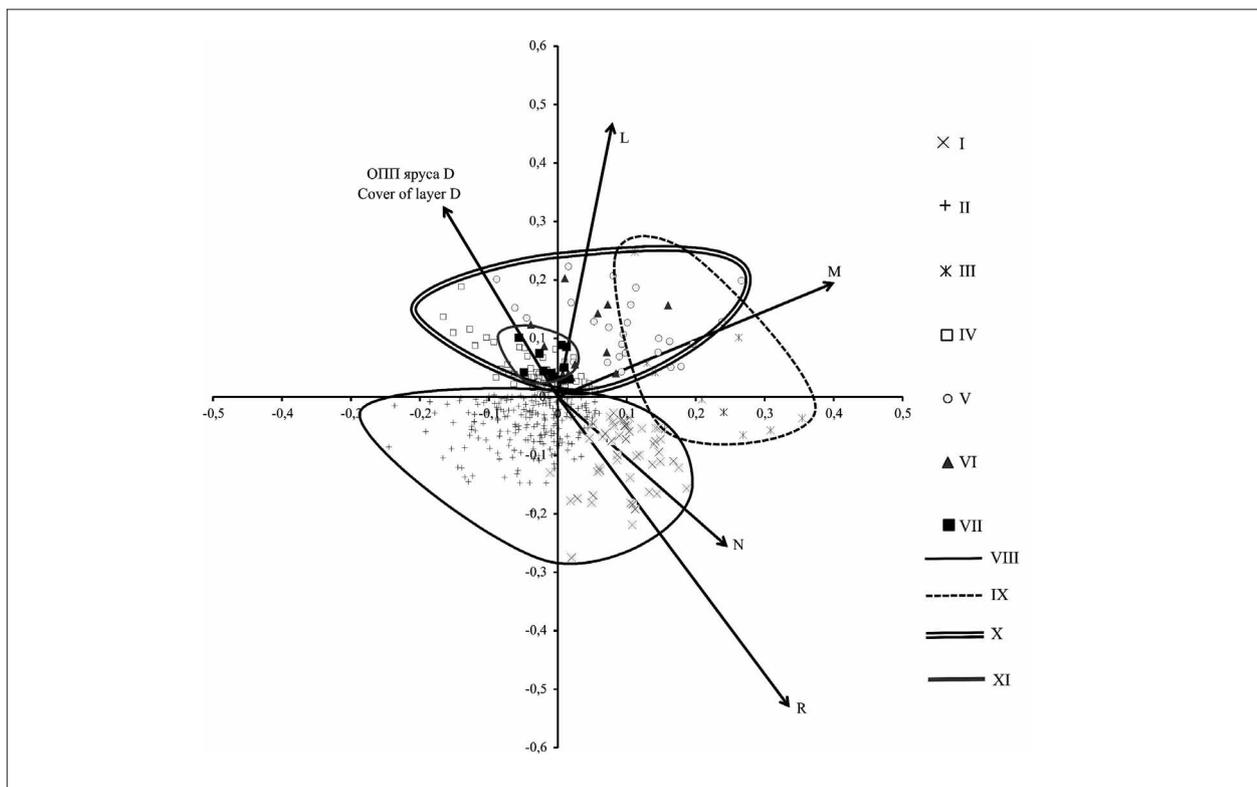


Рис. Экологическая дифференциация лесных сообществ ЗБС по результатам NMDS-ординации.

Деления шкалы на обеих ординационных осях – доли стандартного отклонения (σ) парных коэффициентов флористического сходства. Расшифровку условных обозначений синтаксонов (I–XI) см. в тексте. Характеристики сообществ (тренды увеличения значений отображены в виде векторов):

ОПП яруса D – общее проективное покрытие мохово-лишайникового яруса; оценки по шкалам Х. Элленберга: М – влажность почвы, L – освещённость, N – богатство почвы азотом, R – реакция почвы
Fig. NMDS-diagram of ecological differentiation of forests communities at Zvenigorod biological station. On both ordination axes scale is presented by fractions of standard deviation (σ) of paired coefficients of floristic similarity. See the text for denotations of syntaxa (I–XI). Community characteristics (increase trends are presented as vectors): Cov. of layer D – total cover of moss-lichen layer; Ellenberg's values of relevés: M – soil moisture, L – light, N – soil fertility, R – soil reaction

Таблица 1 / Table 1

Число геоботанических описаний при различном оглеении почвы
The number of geobotanic relevés with various levels of gleyzation

Синтаксон* Syntaxon*	Степени оглеения / Levels of gleyzation			P**
	отсутствует none	слабое weak	среднее или сильное moderate or strong	
Все / All	260	45	46	
I	37	9	0	0,999
II	174	24	20	0,998
III	4	5	0	0,996
IV	21	3	13	0,998
V	6	0	3	0,837
VI	3	0	9	> 0,999
VII	15	4	1	0,627

Примечания: * – расшифровку обозначений синтаксонов (I–VII) см. в тексте; ** – вероятность неслучайного отклонения в распределении описаний синтаксона от распределения всех описаний.

Note: * – denotations of syntaxa (I–VII) see in the text; ** – probability of non-random deviation in distribution of the syntaxon relevés from distribution of all relevés.

Таблица 2 / Table 2

Число геоботанических описаний при различном гумусообразовании в почве
The number of geobotanic relevés with various levels of humification

Синтаксон* Syntaxon*	Степени гумусообразования Levels of humification			P*****
	отсутствует или слабое** none or weak**	среднее*** moderate***	сильное**** strong****	
Все / All	235	80	36	
I	6	18	22	> 0,999
II	161	48	9	> 0,999
III	4	3	2	0,830
IV	31	6	0	0,964
V	6	3	0	0,253
VI	11	1	0	0,666
VII	16	1	3	0,940

Примечание: *, ***** – см. примечания к таблице 1; ** – подзолы, а также торфянисто- и торфяно-глеевые почвы; *** – дерново-подзолистые почвы, **** – бурые лесные, перегнойно-глеевые и дерново-луговые почвы.

Note: *, ***** – see explanations in Table 1; ** – podzols, peaty and bog gley soils; *** – soddy-podzolic soils; **** – brown forest, humus gley and soddy-meadow soils.

pilosae var. *Vaccinium vitis-idaea* (II), *Alnetum incanae* (III), *Melico-Piceetum typicum* var. *Asarum europaeum* (IV), *Oxalido-Pinetum*, (V), *Sphagno-Piceetum* (VI), дериватное сообщество *Veronica chamaedrys-Salix caprea* (VII); I и II – в составе союза *Quercus-Tilion* (VIII) класса *Carpino-Fagetea*, III – в составе союза *Alnion incanae* (IX) того же класса; IV, VI и VII – в составе союза *Piceion excelsae* (X) класса *Vaccinio-Piceetea*, V – в составе союза *Dicrano-Pinion* (XI) того же класса. NMDS-ординация продемонстрировала (рис.) континуальное варьирование флористического состава лесных сообществ. Путём

сопоставления расположения описаний в ординационном пространстве с оценками экологического режима, полученными на основе шкал X. Элленберга, можно проследить в этом варьировании ряд закономерностей.

Наиболее резко выражена дифференциация по реакции (закислению) почв: максимальную длину в ординационном пространстве имеет вектор оценок по шкале R. Вдоль его направления разграничены класс неморальных (*Carpino-Fagetea* Jakucs ex Passarge 1968: I–III на рисунке) и класс бореальных (*Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939: IV–VII на рис.) лесов, что означает согласо-

ванность между их флористическими различиями и степенью закисления почвы. Хорошо согласована с разграничением этих классов также дифференциация по богатству почв азотом (вектор оценок по шкале N).

В составе каждого из классов достаточно резко дифференцированы мезофитные и мезогигрофитные сообщества. Так, вдоль направления вектора оценок шкалы M (увлажнения почвы) разграничены в классе неморальных лесов – ассоциация *Rhodobryo–Piceetum* Korotkov 1986 (I и II) с асс. *Alnetum incanae* Lüdi 1921 (III), а в классе бореальных лесов – асс. *Sphagno girgensohnii–Piceetum abietis* V. Pol. 1962 (VII) с асс. *Melico nutantis–Piceetum abietis* K.-Lund 1981 (IV) и асс. *Oxalido acetosellae–Pinetum sylvestris* Bulokhov et Shapurko 2010 (V).

Мелколиственные леса дериватного сообщества *Veronica chamaedrys–Salix caprea* (VII), недавно сформировавшиеся на месте вырубок или сообществ, испытавших осветление после гибели древостоя в результате поражения короедом-типографом, разграничены с остальными лесными сообществами вдоль вектора оценок шкалы освещённости L.

Среди связей синтаксонов лесной растительности ЗБС с характеристиками экотопов наиболее интересны значимые связи, выявленные для мезофитных лесов (I, II и IV в табл. 1, 2). Так, зональные в центре Русской равнины елово-широколиственные леса субассоциации *Rhodobryo–Piceetum caricetosum pilosae* var. *typica* [13] проявляют приуроченность выше случайной к хорошо гумусированным почвам без оглеения (I в табл. 1, 2); при этом для них не обнаружена связь с гранулометрическим составом почвы. В водноледниковом ландшафте, где находится ЗБС, эти сообщества распространены преимущественно на террасах склона долины р. Москвы. От них дифференцированы в составе той же субассоциации сосново-еловые леса варианта *Vaccinium vitis-idaea*, которые преобладают на плато водораздела и проявляют повышенную приуроченность к слабо гумусированным (II в табл. 1, 2) супесчаным почвам.

Сосново-еловые и мелколиственно-еловые леса южнотаёжной асс. *Melico nutantis–Piceetum abietis* (на территории ЗБС – вариант *Asarum europaeum*) выявлены только на водоразделе, где они проявляют значимую повышенную приуроченность к средне- и сильнооглеенным почвам (IV в табл. 1, 2) различного гранулометрического состава на

нижних частях склонов в бессточные депрессии и овраги.

Вторичные молодые мелколиственные леса, в формировании которых ведущую роль играл режим освещённости, не демонстрируют значимых связей с характеристиками рельефа и почв.

Выводы

1. Выделение в составе лесной растительности ЗБС синтаксонов по критериям флористического состава подтверждается дифференциацией по экологическим критериям.

2. В водноледниковом ландшафте, где расположена территория ЗБС, сообщества субасс. *Rhodobryo–Piceetum caricetosum pilosae* var. *typica* (зонального синтаксона в подзоне смешанных лесов центра Русской равнины) значимо тяготеют к сильногумусированным почвам и при этом произрастают преимущественно на склоне речной долины, а не на водоразделе.

3. Для бореальных сообществ субасс. *Melico–Piceetum typicum* var. *Asarum europaeum*, не являющихся зональными в подзоне смешанных лесов, в водноледниковом ландшафте выявлено значимое тяготение к средне- и сильнооглеенным почвам.

Исследование выполнено в рамках государственного задания ЦЭПЛ РАН (№ АААА-А18-118052400130-7) и МГУ (№ АААА-А16-116021660037-7).

Литература

1. Курнаев С.Ф. Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука, 1973. 203 с.
2. Морозова О.В. Леса широколиственно-хвойной зоны Европейской России (синтаксономический обзор) // Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада. Ялта: Типография ФЛП Бражникова Д.А., 2016. № 143. С. 118–125.
3. Пятковская В.П., Барсукова А.В. Растительность Звенигородской биостанции // Природа Звенигородской биологической станции МГУ. Методическое пособие. М.: Изд-во Моск. унив., 1962. Вып. 2. С. 1–63.
4. Смирнова К.М. Почвенный покров Звенигородской биологической станции. М.: Изд-во Московского университета, 1962. 74 с.
5. Копчик Г.Н., Рыжова И.М. Почвы Звенигородской биостанции // Руководство по летней учебной практике студентов-биологов на Звенигородской биостанции им. С.Н. Скадовского. М.: Изд-во Московского университета, 2004. С. 13–55.

6. Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetation-skunde. 3 Aufl. Vienna, New York: Springer; 1964. 865 p.

7. Tichý L. JUICE, software for vegetation classification // *J. Veg. Sci.* 2002. V. 13. P. 451–453.

8. Podani J. A measure of discordance for partially ranked data when presence/absence is also meaningful // *Coenoses*. 1997. V. 12. P. 127–130.

9. Ellenberg H., Weber H.E., Dull R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // *Scripta Geobotanica*. B. 18. Gottingen: Verlag Erich Goltze KG, 1991. 248 p.

10. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2017. [Электронный ресурс] <https://www.R-project.org/> (Дата обращения: 27.04.2018).

11. Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlenn D., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Szoecs E., Wagner H. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-2. 2018. [Электронный ресурс] <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf> (Дата обращения: 04.06.2018).

12. Crawley M.J. The R Book. Chichester: John Wiley and Sons, 2007. 939 p.

13. Морозова О.В., Семенищенков Ю.А., Тихонова Е.В., Беляева Н.Г., Кожевникова М.В., Черненкова Т.В. Неморально-травяные ельники Европейской России // *Растительность России*. 2017. № 31. С. 33–58.

References

1. Kurnaev S.F. Forest districts within USSR. Moskva: Nauka, 1973. 203 p. (in Russian).

2. Morozova O.V. The forests of mixed-forest zone of European Russia (syntaxonomical review) // *Sbornik nauchnykh trudov Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada*. Yalta: Tipografia Brazhnikova D.A., 2016. No. 143. P. 118–125 (in Russian).

3. Pyatkovskaya V.P., Barsukova A.V. Vegetation in Zvenigorod biological station // *Nature of the Zvenigorod Biological Station of Moscow State University. Metod-*

icheskoe posobie. Moskva: Izdatelstvo Moskovskogo universiteta, 1962. No. 2. P. 1–63 (in Russian).

4. Smirnova K.M. Soils in Zvenigorod biological station. Moskva: Izdatelstvo Moskovskogo universiteta, 1962. 74 p. (in Russian).

5. Koptsik G.N., Ryzhova I.M. Soils in Zvenigorod biological Station // *Rukovodstvo po letney uchebnoy praktike studentov-biologov na Zvenigorodskoy biostantsii imeni S.N. Skadovskogo*. Moskva: Izdatelstvo Moskovskogo universiteta, 2004. P. 13–55 (in Russian).

6. Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetation-skunde. 3 Aufl. Vienna, New York: Springer; 1964. 865 p.

7. Tichý L. JUICE, software for vegetation classification // *J. Veg. Sci.* 2002. V. 13. P. 451–453. doi: 10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x

8. Podani J. A measure of discordance for partially ranked data when presence/absence is also meaningful // *Coenoses*. 1997. V. 12. P. 127–130.

9. Ellenberg H., Weber H.E., Dull R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // *Scripta Geobotanica*. B. 18. Gottingen: Verlag Erich Goltze KG, 1991. 248 p.

10. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2017. [Internet resource] <https://www.R-project.org/> (Accessed: 27.04.2018).

11. Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlenn D., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Szoecs E., Wagner H. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-2. 2018. [Internet resource] <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf> (Accessed: 04.06.2018).

12. Crawley M.J. The R Book. Chichester: John Wiley and Sons, 2007. 939 p.

13. Morozova O.V., Semenishchenkov Yu.A., Tikhonova E.V., Belyaeva N.G., Kozhevnikova M.V., Chernenkova T.V. Nemoral herb spruce forests of European Russia // *Rastitelnost Rossii*. 2017. No. 31. P. 33–58 (in Russian).