

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ, ЦЕНОТИЧЕСКИЙ И ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГРУППЫ АССОЦИАЦИЙ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ ЦЕНТРА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

ECOLOGICAL, COENOTIC AND FLORISTIC ANALYSIS OF GROUPS OF ASSOCIATIONS OF BROADLEAVED-CONIFEROUS FORESTS
FROM CENTRAL EUROPEAN RUSSIA

© Л. Б. Заугольнова, И. И. Истомина, Е. В. Тихонова
L. B. ZAUGOLNOVA, I. I. ISTOMINA, E. V. TIKHONOVA

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН. 117810, Москва, ГСП-7,
ул. Профсоюзная д. 84/32. E-mail: smirnova@cepl.rssi.ru; luda@cepl.rssi.ru

На основании справочной базы данных о синтаксонах различного ранга лесной растительности и базы геоботанических описаний «Леса Европейской России» проведены эколого-ценотический и флористический анализы вариантов хвойно-широколиственных лесов, которые в наибольшей степени соответствуют асс. *Rhodobryo rosei—Piceetum abietis* Коротков 1986 (*Rhodobryo-Piceetum*). Используются геоботанические описания (305), собранные в подзонах южной тайги и хвойно-широколиственных лесов Европейской России. Анализ описаний, отнесенных к *Rhodobryo-Piceetum*, показал ее сложную синтаксономическую структуру, бореально-неморальный характер и широкое распространение в центре Европейской России. Предложен предварительный продромус для хвойно-широколиственных лесов Европейской России. Проведено экологическое сопоставление *Rhodobryo-Piceetum* с некоторыми номенклатурными типами ассоциаций смешанных лесов, описанных для стран Восточной Европы. Показана роль экологических, сукцессионных и региональных факторов в дифференциации синтаксонов.

Ключевые слова: хвойно-широколиственные леса, асс. *Rhodobryo rosei—Piceetum abietis* Коротков 1986, анализ соответствия с удаленным трендом (DCA), прямой градиентный анализ, эколого-ценотический анализ.

Key words: coniferous-broadleaved forests, ass. *Rhodobryo rosei—Piceetum abietis* Коротков 1986, Detrended Correspondence Analysis, direct gradient analysis, ecological coenotic analysis.

Номенклатура: Черепанов, 1995.

ВВЕДЕНИЕ

Проблема классификации растительных сообществ всегда была в центре внимания фитоценологов, что связано прежде всего с необходимостью идентификации геоботанических данных и однотипной адресации любых фрагментов растительного покрова. В современной фитоценологии все большее распространение получает флористическая классификация, основанная на совместной встречаемости той или иной группы видов. Ее основы были заложены работами Браун-Бланке, и классификация растительности для большей части территории Западной Европы создана на традициях этой синтаксономической школы (Миркин, 1989). К настоящему времени разработаны достаточно подробные классификационные системы для Европейской России (Миркин и др., 1989; Kоротков et al., 1991; Соломещ, 1994; Миркин, Наумова, 1998) и Сибири (Kоротков, Ермаков, 1999), установлены номенклатурные типы ассоциаций и определены

группы диагностических видов для синтаксонов разного ранга. К сожалению, использование и сопоставление накопленных материалов затруднено тем обстоятельством, что все эти сведения рассредоточены по разным литературным источникам и представлены исключительно на бумажных носителях, что затрудняет их применение для целей диагностики сообществ.

В этой области на протяжении последних десятилетий была весьма сильна тенденция инвентаризации различных вариантов мелких синтаксонов (ранга ассоциации и ниже), которая постепенно привела к тому, что обилие этих единиц превратилось в серьезное препятствие для практического использования флористической классификации широким кругом специалистов. Наряду с этим возрастала потребность в классификации, базирующейся на хорошо разработанных алгоритмах. Таким образом, с одной стороны, назрела задача концентрации справочных материалов в виде, удобном для использования, а с другой, стал насущным поиск таких приемов анализа, которые

позволяют даже неспециалисту в области синтаксономии достаточно уверенно решать вопрос о принадлежности группы описаний к тому или иному синтаксону.

В связи с этим первой нашей задачей явилось формирование справочной базы данных, которая аккумулирует основные сведения о синтаксонах разного ранга (название, перечень диагностических видов, текстовые комментарии), а также полные списки видов для номенклатурных типов (в виде геоботанических описаний или диагностических таблиц). Для лесного типа растительности такая база создается совместными усилиями Центра по проблемам экологии лесов РАН и Института математических проблем в биологии РАН (Заугольнова и др., 1999). Параллельно происходит накопление обширного фактического материала полевых наблюдений в виде компьютерной базы данных «Леса Европейской России», которая к настоящему времени насчитывает около 4000 геоботанических описаний.

Собранный полевой материал и опыт изучения лесного покрова в подзонах широколиственных и хвойно-широколиственных лесов позволили перейти к следующему этапу — эколого-ценотическому и флористическому анализу основных синтаксонов лесной растительности Европейской России. Подобная задача была выдвинута на 42-м Симпозиуме Международного общества наук о растительности (IAVS) в качестве одной из наиболее актуальных для синтаксономии XXI века (Dirschke, 2000).

В качестве первого объекта для такого анализа были выбраны хвойно-широколиственные леса. Они представляют особый интерес для анализа, поскольку несут черты двух крупных классов лесной растительности: *Quercus-Fagetea* и *Vaccinio-Piceetea* (Коротков, 1991). Следствием такого положения является высокая степень их биологического разнообразия, динамизма и структурной неоднородности.

Анализ хвойно-широколиственных лесов благодаря их значительной пространственной протяженности позволяет выявить экологическую и ценотическую специфику и показать ведущие факторы их неоднородности. Кроме того, подзона хвойно-широколиственных лесов с древних времен являлась ареной активной хозяйственной деятельности, и ее лесной покров оказался сильно трансформированным. В связи с этим было интересно использовать возможности эколого-ценотического анализа для того чтобы показать роль хозяйственной деятельности в формировании состава и структуры смешанных лесов.

Предварительное изучение структуры лесного покрова в разных типах ландшафтов (Заугольнова, 1998, 1999; Заугольнова и др., 2000) и анализ картографического материала (Растительность Московской области, 1996) показали, что в подзоне хвойно-широколиственных лесов на местных водоразделах и склонах речных террас преобладают два варианта лесных сообществ: неморальный и бореально-неморальный. Последний вариант и стал предметом анализа. Бореально-неморальный вариант лесного покрова занимает центральное положение в экологическом пространстве по двум ведущим факторам среды — увлажнению и кислотности почв (Заугольнова, 1999; Заугольнова и др., 2000). Оказалось, что оно в наибольшей степени соответствует экологическому пространству асс. *Rhodobryo rosei—Piceetum abietis* Коротков 1986 (в дальнейшем — *Rhodobryo-Piceetum*).

Хотя К. О. Коротков, впервые описавший эту ассоциацию и предложивший ее название (Коротков,

1986, 1991; Коротков, Морозова, 1986), дал подробный флористический анализ и сопоставил ее состав с европейскими синтаксонами, в настоящее время ощущается необходимость более разностороннего сравнения накопленного фактического материала как с номенклатурным типом *Rhodobryo-Piceetum*, так и с другими близкими к нему синтаксонами.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исходным материалом для анализа послужили геоботанические описания, собранные в подзонах южной тайги и хвойно-широколиственных лесов Европейской России (табл. 1).

Классификацию описаний проводили по методике Браун-Бланке с использованием программного пакета TURBOVEG (Hennekens, 1995). Для сравнения собранного материала с номенклатурными типами были привлечены описания асс. *Rhodobryo-Piceetum* Коротков 1986 (Коротков, Морозова, 1986, 1988); при этом в качестве типичного представителя ассоциации рассматривается вариант, описанный на Валдае (*Rhodobryo-Piceetum typicum*), а в Подмоскovie представлен вариант с *Carex pilosa*.

Для сравнения флористического состава и отсеивания описаний, явно не принадлежащих к асс. *Rhodobryo-Piceetum* в широком смысле, на первом этапе обработки выполняли кластеризацию всей выборки описаний с использованием программы TWINSPAN (Hill, 1979). Кластеризацию проводили с учетом состава сосудистых растений. Мы не имели возможности анализировать состав мхов и лишайников, так как их регистрировали не во всех группах описаний.

На первом этапе исходная выборка содержала около 600 описаний. В ходе кластеризации этой выборки были выявлены кластеры, резко отличающиеся по своему флористическому составу от номенклатурного типа. Описания данных кластеров в дальнейшем исключали из обработки.

На втором этапе составляли сводную геоботаническую таблицу с выделением групп диагностических и высококонстантных видов асс. *Rhodobryo-Piceetum*; видов, характеризующих союз *Carpinion betuli*; аффиных видов класса *Quercus-Fagetea*. Флористические списки анализируемых описаний сравнивали с номенклатурными для *Rhodobryo-Piceetum* и на основании сходства их состава решался вопрос о причислении данного описания или исключении его из обработки. Итоговая группа включала 305 описаний.

Следующий этап анализа заключался в исследовании описаний с целью выявления сходства и различий внутри группы по: 1) флористическому составу, 2) занимаемому экологическому пространству, 3) эколого-ценотической структуре, 4) доминированию видов древесного яруса.

Флористический анализ осуществляли путем непрямого ординации описаний в абстрактных осях варьирования (анализ соответствия с удаленным трендом — DCA) с помощью программы PCOrd (Джонгман и др., 1999). Из подготовленной для анализа выборки были удалены виды с встречаемостью менее 5%, так что выборка содержала 130 видов и 328 описаний, поскольку в нее также были включены описания номенклатурных типов (10 описаний по: Коротков, Морозова, 1986 и 13 описаний по: Коротков, Морозова, 1988).

На основе близости описаний друг к другу на диаграмме было выделено 6 подгрупп, которые в даль-

Таблица 1

Характеристика исходной выборки геоботанических описаний
Characteristic of original geobotanic relevés

№ п.п.	Административное положение	Число описаний	Размер площадок, м ²	Тип ландшафта	Положение в ландшафте	Авторы описаний
1	Московская обл., Шатурский р-н, Черусти	23	100	Зандровый, подстилаемый известняками	Местный водораздел	Смирнова О. В., Агафонова А. А., Красильников Е. А.
2	Московская обл., Подольский р-н, Малинки	66	25	Моренный, пологоволнистый	То же	Тихонова Е. В., Заугольнова Л. Б.
3	Московская обл., Серпуховский р-н, Приокско-террасный заповедник	25	25	Моренно-зандровый притеррасный на известняках	»	Заугольнова Л. Б.
4	Московская обл., Ленинский р-н, Горки	32	100	Моренный, холмистый	Основания камов и склонов терасс	Коротков В. Н.
5	Калужская обл., Ульяновский р-н, заповедник «Калужские засеки»	15	100	Моренно-зандровый, пологоволнистый	Склоны терасс	Смирнова О. В. Попадюк Р. В.
6	Нижегородская обл., Шарангский р-н, Килемары	30	100	Моренный, полого-волнистый	Местный водораздел	Широков А. И.
7	Костромская обл., Судиславский р-н, бассейн р. Тома	62	100	То же	То же	Заугольнова Л. Б., Тихонова Е. В., Шутов В. В.
8	Костромская обл., Судиславский р-н, бассейн р. Корба	15	100	Моренно-зандровый, холмистый	Склон террасы	Заугольнова Л. Б., Тихонова Е. В., Шутов В. В.
9	Республика Марий Эл, Медведевский р-н, бассейн р. Куярка	16	100	Зандровый, полого-волнистый	Местный водораздел	Дорогова Ю. А.
10	Тверская обл., Центрально-лесной государственный заповедник	21	100	Моренный, полого-волнистый	То же	Минаева Т. Ю.

нейшем сопоставляли по константности видов и степени флористического сходства на основе меры сходства Серенсена (Мэггаран, 1992).

Экологическое пространство синтаксонов характеризовали с помощью балловых экологических шкал (Цыганов, 1983) увлажнения (Hd) и кислотности (Rc); балловую оценку устанавливали как среднюю взвешенную диапозонов всех видов, отмеченных в описании.

Эколого-ценотическую структуру оценивали по соотношению следующих групп видов: неморальной, нитрофильной, бореальной, боровой, березняковой, луговой и болотной (Ниценко, 1969; Зозулин, 1973). Традиции использования вышеперечисленных групп индикаторных видов в российской фитоценологии имеют длительную историю и демонстрируют эффективность этого метода как для анализа лесного покрова, так и для его классификации (Василевич, 2000).

Участие видов древесного полога определяли как суммарное балловое обилие вида в выборке описаний (в % от общего обилия видов данного яруса). При этом типе обработки номенклатурные описания не включали в выборку. Лиственные виды деревьев объединены в группу мелколиственных (два вида березы, осина, ольха серая) и широколиственных (дуб, липа), а ель и пихта — в группу темнохвойных.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Флористический анализ. Выборка по флористическому составу оказалась достаточно неоднородной. Непрямая ординация всех описаний позволила выде-

лить 6 подгрупп, различающихся по положению в абстрактных осях варьирования (рис. 1).

Сопоставление встречаемости видов в пределах этих подгрупп позволяет выявить их особенности (табл. 2). По флористическому составу подгруппа 1 наиболее близка к типичному варианту ассоциации (*Rhodobryo-Piceetum typicum*), однако, из всех диагностических видов этого варианта среди сосудистых

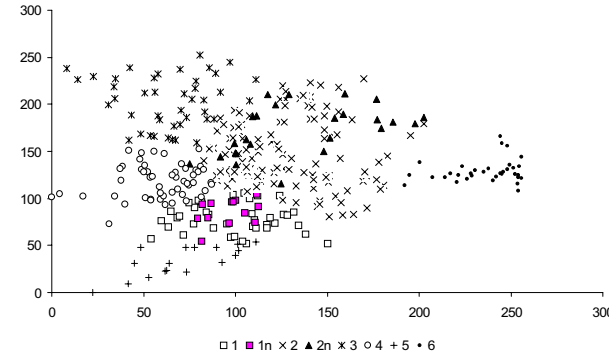


Рис. 1. Размещение флористических подгрупп в абстрактных осях варьирования методом непрямой ординации (DCA) для *Rhodobryo-Piceetum* в широком смысле.

DCA axes for *Rhodobryo-Piceetum* in a wide sense.

Номенклатурный тип сообщества: 1n — acc. *Rhodobryo-Piceetum typicum* (по: Коротков, 1991); 2n — *Rhodobryo-Piceetum* var. *Carex pilosa* (по: Коротков, Морозова, 1988). 1—6 — флористические подгруппы в пределах исследованной выборки, см. табл. 2. По оси абсцисс — первая ось варьирования, по оси ординат — вторая ось варьирования.

Таблица 2

Диагностические виды ассоциации *Rhodobryo-Piceetum* в широком объемеList of diagnostic species for association *Rhodobryo-Piceetum* (in wide sense)

Вид	Ярус	Подгруппа						Диагностические виды			
		1	5	2	3	4	6	класса	порядка	союза	ассоциации
Диагностические виды асс. <i>Rhodobryo-Piceetum</i> (в широкой трактовке)											
<i>Equisetum sylvaticum</i>	C	III	IV	II	II	IV	IV		Fs		
<i>Asarum europaeum</i>	C	II	+	III	II	IV	V		Fs		RP
<i>Stellaria holostea</i>	C	V	IV	III	I	III	IV		Fs	Cb	QP
<i>Milium effusum</i>	C	III	II	II	I	II	IV		Fs		
<i>Galium odoratum</i>	C	II	I	I	I	II	III		Fs		QP*
<i>Maianthemum bifolium</i>	C	V	V	IV	IV	IV	IV			Cb	
<i>Rubus saxatilis</i>	C	V	V	IV	IV	IV	IV				
<i>Sorbus aucuparia</i>	B	V	V	IV	IV	V	II				
<i>Fragaria vesca</i>	C	III	III	III	IV	IV	III				
<i>Oxalis acetosella</i>	C	V	V	IV	I	V	V			Cb	
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	C	III	III	III	I	I	IV				RP
<i>Rubus idaeus</i>	C	III	II	IV	I	II	IV				
<i>Luzula pilosa</i>	C	V	V	II	III	IV	+			Cb	RP
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	C	IV	V	II	+	IV	+			Fag	
<i>Solidago virgaurea</i>	C	IV	IV	II	+	IV	III			Fag	
<i>Circaea alpina</i>	C	II	III	I	+	I	III			Fag	
<i>Paris quadrifolia</i>	C	II	+	III	III	IV	III				
<i>Melica nutans</i>	C	II	I	II	III	III	II				
Диагностические виды субасс. <i>abietis sibiricae</i>											
<i>Abies sibirica</i>	A	+	+	+			IV	VP			
<i>Lonicera xylosteum</i>	C	I		III	III	II	V	QF			
<i>Tilia cordata</i>	B	I	I	II	III		V	QF	Fs	Cb	QP
<i>T. cordata</i>	A	I	+	I			V	QF	Fs	Cb	
<i>Euonymus verrucosa</i>	C	+	+	I	I	+	IV	QF			QP*
<i>Acer platanoides</i>	A	I	+	I	I	+	V	QF	Fs		
<i>Pulmonaria obscura</i>	C	II	+	II	I	+	V		Fs		
<i>Glechoma hederacea</i>	C	+		I		+	V				
<i>Phegopteris connectilis</i>	C	+	II	+			IV				
<i>Carex rhizina</i>	C	+		I	I	+	IV				
<i>Ulmus glabra</i>	C			+			IV	QF			
Диагностические виды субасс. <i>typicum</i>											
<i>Vaccinium myrtillus</i>	C	IV	V	I		IV		VP			
<i>Hepatica nobilis</i>	C	I	I					QF	Fs		RP
<i>Anemonoides nemorosa</i>	C	I	+							Cb	RP
<i>Dryopteris austriaca</i>	C	II	III	+		+					RP
<i>Carex digitata</i>	C	III	I	II	+	I	+	QF		Cb	RP, QP
<i>Linnaea borealis</i>	C	I	III					VP			QP
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	C	II	IV	II	+	III		VP			
Диагностические виды субасс. <i>ajugetosum</i>											
<i>Ajuga reptans</i>	C	I		III	V	IV	I				
<i>Ranunculus cassubicus</i>	C	+	+	III	IV	II	I		Fs		
<i>Angelica sylvestris</i>	C	I	I	I	III	II	+				
var. <i>Carex pilosa</i>											
<i>Carex pilosa</i>	C	+		III	I		I		Fs	Cb	
var. <i>Veronica chamaedrys</i>											
<i>Veronica chamaedrys</i>	C	+		I	IV	IV					
<i>Prunella vulgaris</i>	C	I	+	III	III						
<i>Geum rivale</i>	C	+		I	IV	+	+	AG			
<i>G. urbanum</i>	C	+		I	IV	II	+	QF			
<i>Corylus avellana</i>	B	I	II	+	III	I		QF		Cb	QP
f. <i>Alnus incana</i>											
<i>Alnus incana</i>	B	+	I	+	+	IV					
Диагностические виды классов											
<i>Picea abies</i>	A	V	V	V	III	V	IV	VP		Cb	RP
<i>P. abies</i>	B	III	V	III	IV	V	IV	VP		Cb	RP
<i>Trientalis europaea</i>	C	V	V	II	+	II	III	VP			
<i>Pinus sylvestris</i>	A	II	II	I	+	I	+	VP			
<i>Aegopodium podagraria</i>	C	II	II	III	II	II	V	QF			QP*
<i>Athyrium filix-femina</i>	C	I	II	I	III	I	III	QF			
<i>Convallaria majalis</i>	C	III	II	IV	IV	III	I	QF		Cb	
<i>Quercus robur</i>	B		III	I	III		+	QF	Fs	Cb	QP
<i>Q. robur</i>	C	III	I	III	III		+	QF	Fs	Cb	QP
<i>Dryopteris carthusiana</i>	C	IV	III	IV	V	V	V	AG			
<i>Betula pubescens</i>	A	III	IV	II	III	II	II	AG		Cb	RP

Примечание. Синтаксоны. Классы: VP — *Vaccinio-Piceetea*, QF — *Quercus-Fagetea*, AG — *Alnetea glutinosae*; порядок: Fs — *Fagetalia sylvaticae*; союзы: Cb — *Carpinion betuli*, Fag — *Fagion sylvaticae*; ассоциации: RP — *Rhodobryo-Piceetum*, QP — *Quercus-Piceetum* (диагностические виды ассоциации приведены по: Шапошников и др., 1988, QP* — по: Балявичене, 1991). Римские цифры — классы константности: I — встречаемость до 20, II — до 40, III — до 60, IV — до 80, V — до 100 %; + — вид встречается в 1–2 описаниях. Ярусы: A — древесный, B — подросток, C — травяно-кустарничковый.

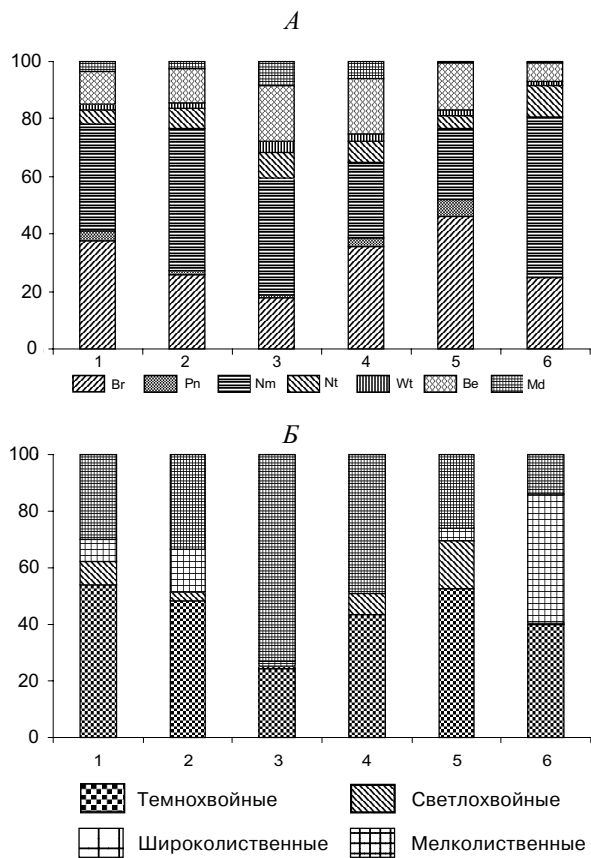


Рис. 2. Структура травяно-кустарничкового и древесного ярусов в составе разных флористических подгрупп.
Structure of herb-dwarf-shrub and tree layers within the different floristic subgroups.

А — эколого-ценотические спектры (%) травяно-кустарничкового яруса. Эколого-ценотические группы: Br — бореальная, Pn — боровая, Nm — неморальная, Nt — нитрофильная, Wt — болотная, Be — березняковая, Md — луговая. 1—6 — номера подгрупп.
Б — долевое участие древесных видов в верхнем ярусе для тех же флористических подгрупп (%).

растений высокой встречаемостью обладает лишь небольшая часть (*Luzula pilosa*, *Carex digitata*, *Betula pubescens*, *Gymnocarpium dryopteris* — Korotkov et al., 1991). Только для Валдая и Центрально-лесного заповедника в пределах этой подгруппы в качестве характерных выступают такие виды как *Hepatica nobilis* и *Anemonoides nemorosa*. В нашей выборке подгруп-

па 1 характеризуется высокой встречаемостью бореальных видов, что сближает ее с подгруппой 5 (рис. 2). Территориальное распределение подгруппы 1 весьма разнообразно: сюда попадает около половины описаний из Центрально-лесного заповедника и сравнительно небольшая часть описаний остальных участков (табл. 3).

На графике в той же области, что и *Rhodobryo-Piceetum* var. *Carex pilosa*, располагается подгруппа 2, которая характеризуется высокой константностью *Ajuga reptans*, *Carex pilosa*, *Convallaria majalis*, *Ranunculus cassubicus*. В отличие от подгруппы 1 встречаемость большинства бореальных видов здесь низкая (рис. 2). В эту подгруппу попадает большинство описаний из Московской обл., а также из Калужских за-сек и Куярки.

Характерной чертой подгруппы 3 является низкая встречаемость *Oxalis acetosella* и высокая — *Tilia cordata*, *Corylus avellana* и других неморальных видов. Эта подгруппа описаний сосредоточена преимущественно в одном пункте (Горки), сюда же попадают и некоторые описания из других участков (Малинки, Корба, Тома). Подгруппа 4 занимает промежуточное положение на осях варьирования между подгруппами 1—3 и отличается от других высокой встречаемостью *Alnus incana* и ряда как бореальных, так и неморальных видов (табл. 2). Эта подгруппа описаний собрана преимущественно на местных водоразделах бассейна р. Тома в Костромской обл. Небольшим числом описаний представлена подгруппа 5, которая отличается высокой встречаемостью бореальных видов. Она наиболее близка к *Rhodobryo-Piceetum typicum* и типична для Центрально-лесного заповедника, хотя может встречаться и на других участках. Наибольшими отличиями от всех остальных обладает подгруппа 6: в ее составе много неморальных видов с высокой константностью, а роль бореальных относительно низка (рис. 2). Из бореальных видов типичны *Phegopteris connectilis* и *Gymnocarpium dryopteris*. Эта группа описаний в основном сосредоточена в самой восточной части подзоны (Килемары, Куярка), где в состав древостоя входит пихта сибирская.

Степень представленности выделенных подгрупп в каждом из исследованных пунктов (табл. 3) свидетельствует о разной степени неоднородности лесных фитоценозов в рамках анализируемой ассоциации. Неоднородность пространственной структуры *Rhodobryo-Piceetum* отмечал и автор ассоциации (Коротков, 1991).

Таблица 3

Вероятность встречи описаний каждой из флористических подгрупп на разных участках
Frequency of relevés for every floristic subgroups on sites

Участок	Флористическая подгруппа					
	1	2	3	4	5	6
Черусти	0.26	0.43	0	0	0.13	0.17
Центрально-лесной заповедник	0.48	0.09	0	0	0.43	
Куярка	0.18	0.56	0	0	0.13	0.13
Горки	0.03	0.28	0.69	0	0	0
Малинки	0.01	0.65	0.23	0.11	0	0
Килемары		0.07	0	0	0	0.93
Приокско-террасный заповедник	0.24	0.76	0	0	0	0
Заповедник «Калужские Засеки»	0.27	0.60	0	0	0.13	0
Корба	0.20	0.40	0.13	0.26	0	0
Тома	0.1	0.14	0.06	0.67	0.02	0

Анализ экологического пространства. Общий диапазон по факторам увлажнения и кислотности для исследованной выборки не слишком велик (1—1.5 балла), хотя даже в этих пределах хорошо прослеживается положительная корреляция между этими факторами среды (рис. 2). Сопоставление экологического пространства номенклатурных типов подтверждает мнение авторов этих синтаксонов (Коротков, Морозова, 1988): вариант *Rhodobryo-Piceetum typicum* сдвинут в область с большим увлажнением и кислотностью по сравнению с *Rhodobryo-Piceetum* var. *Carex pilosa*. Однако, если выборка увеличивается и охватывает более широкий набор географических точек, экологическое пространство двух подгрупп описаний, наиболее близких к номенклатурным типам, расширяется, и они взаимно перекрывают друг друга (рис. 2). Экологическое пространство подгрупп 1 и 2 увеличивается в сторону большего увлажнения и повышенной кислотности по сравнению с номенклатурными типами. Наилучшим образом дифференцировано экологическое пространство подгруппы 5 (табл. 4), оно лишь частично пересекается с таковым подгруппы 1. Экологическое пространство всех остальных подгрупп (2—4, 6) перекрываются в той или иной сте-

Таблица 4

Сходство между выделенными подгруппами описаний

Similarity between distinguished subgroups of relevés

Степень дифференциации экологического пространства	Мера флористического сходства Сьерсена						
		1	2	3	4	5	6
	1	1	0,62	0,57	0,57	0,59	0,53
	2	2	0,55	0,65	0,61	0,47	0,47
	3	2	1	0,5	0,7	0,46	0,45
	4	2	1	1	1,6	0,45	0,48
	5	3	5	4	4	2,0	0,5
	6	2	1	2	2	4	0,4

пени. Таким образом, несмотря на флористические различия, подгруппы в перекрывающихся частях экологического пространства выступают в качестве экологических гомологов (Соломещ, 1995).

Основная причина несовпадения экологического пространства с объемом флористических подгрупп состоит в том, что различие видового состава может иметь место при сохранении экологических режимов за счет замены экологически близких видов. Эти замены часто носят случайный характер и связаны с особенностями сукцессионных процессов на том или ином участке.

Анализ эколого-ценотической структуры позволяет выявить, в каких случаях флористические различия обусловлены экотопическими факторами, а в каких — сукцессионными.

Эколого-ценотический анализ. Сопоставление эколого-ценотической структуры выделенных подгрупп (рис. 2, А; табл. 4) позволяет дать ценотическую интерпретацию отмеченным флористическим различиям и положению подгрупп в экологическом пространстве.

По соотношению бореальных и неморальных видов выделенные подгруппы образуют континуум от превалирования бореальных видов над неморальными (подгруппа 5) до преобладания неморальных (подгруппа 6). Поскольку подгруппа 5 лучше всего дифференцирована в экологическом пространстве, зна-

чительное преобладание бореальных видов можно связать с экотопическими факторами. Поскольку экологическое пространство подгрупп 1—4 слабо дифференцировано по отношению к подгруппе 6, то, возможно, сходство эколого-ценотической структуры подгрупп 2 и 6 определяется сходством экологических режимов, а флористические различия между ними отражают региональные особенности флоры, а также меньшую сохранность неморальных видов на антропогенно нарушенных территориях. Различия эколого-ценотической структуры между подгруппами 6, с одной стороны, и 1 и 4 — с другой, скорее всего, связаны с сукцессионными процессами в подзоне южной тайги (подгруппы 1, 4, 6 относятся преимущественно к этой подзоне), направленными в сторону ослабления позиций широколиственных видов под влиянием экспансии ели. Отметим также, что подгруппы 3 и 4 имеют еще одну особенность — относительно высокое участие луговых и березняковых видов, что объясняется широко распространенным процессом замены широколиственных деревьев на мелколиственные после восстановления лесов на месте пахоты.

Анализ доминирования видов-эдикторов. Сравнение долевого участия древесных видов в верхнем ярусе (рис. 2, Б) позволяет говорить о том, что ель не является абсолютным доминантом во всех вариантах сообществ, а ее вклад в состав верхнего яруса может сильно варьировать. Наиболее равновесные соотношения между широколиственными, мелколиственными и хвойными породами складываются в пределах подгруппы 6, которая фактически отражает структуру наименее нарушенных хвойно-широколиственных лесов, подробно изученных А. И. Широковым (1998) в Нижегородской обл. Для сложных ельников Центрально-лесного заповедника, которые соответствуют асс. *Rhodobryo-Piceetum*, также показано, что по мере возрастного развития древостоя в окнах полога доминирование переходит к широколиственным видам. Это приводит к формированию смешанного по составу и абсолютно разновозрастного древесного полога с мозаичной структурой (Бобров и др., 1999). Для подгруппы 6 отмечено наиболее полное соответствие между структурой верхнего яруса и эколого-ценотическим спектром сообществ (рис. 2). На этом основании ее можно рассматривать как наименее нарушенный вариант хвойно-широколиственных лесов, соответствующий потенциальной растительности в данной области экологического пространства.

В подгруппах 1, 2, 5 доленое участие ели достигает 50 % и более, в то время как участие широколиственных деревьев невелико и не превышает 12 %. Такие соотношения не согласуются со структурой всего сообщества, где неморальные виды составляют от 20 до 50 %. При этом на разных участках (табл. 5) сокращение доли широколиственных деревьев происходит то за счет усиления мелколиственных видов (Горки), то за счет ели (Малинки), то за счет ели в сочетании с мелколиственными породами (Тома). Превалирование тех или других видов в составе древесного яруса определяется прежде всего формами хозяйственной деятельности человека на разных территориях.

Так, для участка Горки (Коротков, 2000) показано, что преобладание мелколиственных пород связано в первую очередь с возобновлением лесов на бывших пашнях. При таком типе воздействий доминирование ели создается посадками (Горки, Калужские засеки, Малинки, Приокско-террасный заповедник). Для участка Малинки есть данные, что в конце прошлого века

Таблица 5

Число описаний с разным составом доминантов древесного полога
Number of relevés with different composition of tree layer dominants

Участок	Тип древесного полога						Всего
	мелколист- венный	мелколист- венно-ши- роколист- венный	хвойный (ель+сосна)	хвойно- широко- лиственный	хвойно- мелко- лиственный	еловый	
Черусти	4	5	4	7	3	0	23
Центрально-лесной заповедник	2	0	0	5	5	9	21
Горки	19	3	3	0	5	2	32
Килемары	0	2	1	25	1	1	30
Куярка	9	0	0	6	0	1	16
Заповедник «Калужские засеки»	0	0	0	4	2	9	15
Приокско-террасный заповедник	0	0	0	10	9	6	25
Малинки	6	1	2	13	19	25	66
Тома	29	0	0	0	24	9	62
Корба	3	0	0	0	3	9	15
Всего описаний	72	11	10	70	71	71	305

бореальные виды здесь были редкостью (Бухгольц, 1900), а сейчас под влиянием экспансии ели их участие возросло до 20—30 % (Заугольнова и др., 2000). В Костромской обл. возобновление на пашне сопровождалось выборочными рубками и выпасом, что привело к полному уничтожению широколиственных деревьев, хотя еще в прошлом веке липа была здесь обычным видом (Дюбюк, 1918).

Вероятность доминирования видов в древесном пологе специфична на различных участках (табл. 5). Доля еловых древостоев высока в Малинках, участие мелколиственных видов возрастает в описаниях из Горки, мелколиственные и хвойно-мелколиственные варианты преобладают в Костромской обл. (Тома), в описаниях из Килемар высока доля хвойно-широколиственных вариантов. Сосна как элемент древостоя в моренных типах ландшафта существует за счет посадок (Малинки, Горки) или за счет возобновления после пожаров и последующих посадок — в зандровых типах (Черусти). В остальных точках представлены разные варианты сочетаний, распределенные относительно равномерно. Для всей выборки можно отметить примерно одинаковую вероятность встречи исходных хвойно-широколиственных древостоев и их основных сукцессионных вариантов (мелколиственных, хвойно-мелколиственных и хвойных).

ОБСУЖДЕНИЕ

Экологический, флористический и ценотический анализ большой группы описаний, отнесенных к асс. *Rhodobryo-Piceetum*, с одной стороны, показывает ее смешанный характер и широкое распространение, а с другой, подтверждает неоднородность ее состава. Континуальный характер переходов между разными флористическими подгруппами делает достаточно условным выделение более мелких синтаксонов для *Rhodobryo-Piceetum*.

В пределах рассмотренной ассоциации в нашем материале можно выделить следующие варианты

растительных сообществ. Лучше всего выделяется подгруппа 6, для которой характерно участие *Abies sibirica*, что объясняется внедрением сибирских элементов в восточном секторе подзоны. Вместе с тем здесь отмечено преобладание неморальных видов и значительное их участие в составе древесного полога (табл. 2; рис. 2). В травяном ярусе доминирует *Aegopodium podagraria*. Эта подгруппа нами идентифицируется как субасс. *Rhodobryo-Piceetum abietis sibiricae*, которую можно рассматривать в качестве примера наилучшей сохранности потенциального состава растительности и структуры древесного полога. К сожалению, в нашем материале аналог этого варианта для центральной части подзоны представлен только в виде мелких фрагментов. Заметим, что А. И. Широков (1998) без достаточных оснований отнес этот вариант растительности к асс. *Tilio cordatae—Piceetum obovatae* Schubert et al. 1979, в которой представлен набор типичных сибирских видов, отсутствующих в составе подгруппы 6. Однако

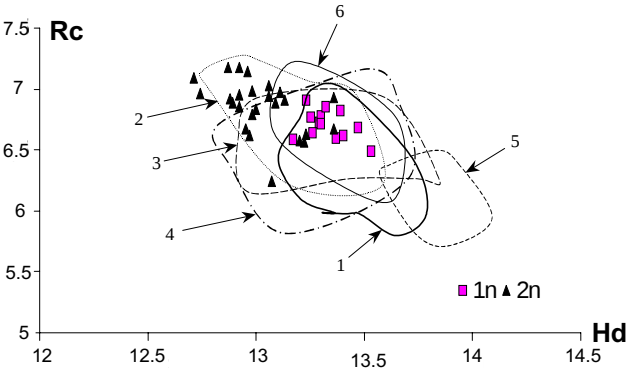


Рис. 3. Экологическое пространство по увлажнению и кислотности для исследованной выборки.
Ecological space according to the soil moisture and acidity for studied samples.

Область экологического пространства флористических подгрупп 1—6 отмечена разными линиями (положение конкретных описаний снято для лучшего восприятия). 1n, 2n — то же, что и на рис. 1. По оси абсцисс — увлажнение в баллах по шкале Hd, по оси ординат — кислотность в баллах шкалы Rc (шкалы Цыганова, 1983).

вполне возможно, что указанные синтаксоны окажутся экологическими гомологами.

Среди остальных вариантов подгруппа 5 хорошо дифференцирована как по флористическому составу (рис. 1), так и по экологическому пространству (рис. 3). Эти признаки позволяют рассматривать подгруппу 5 как более бореальный вариант, близкий к асс. *Quercus-Piceetum galeobdoletosum* (Шапошников и др., 1988) в составе класса *Vaccinio-Piceetea*. Поэтому далее подгруппа 5 не включается в *Rhodobry-Piceetum*.

Вариант, представленный подгруппой 1, наиболее близок к номенклатурному типу *Rhodobry-Piceetum typicum* (Коротков, Морозова, 1986; Коротков, 1991), который в пределах анализируемой выборки может рассматриваться в ранге субассоциации (табл. 2). Она отличается от большинства других вариантов высокой константностью *Vaccinium myrtillus* и *Carex digitata*. Некоторые виды, выделенные К. О. Коротковым в качестве диагностических для *Rhodobry-Piceetum typicum* (*Actea spicata*, *Dryopteris austriaca*, *Hepatica nobilis*), на большей части подзоны превратились в редкие виды в результате как прямого уничтожения, так и различных опосредованных воздействий. Таким образом, синтаксон, описанный как типичный (Коротков, Морозова, 1986; Коротков, 1991), представляет собой скорее оригинальный вариант, который встречается редко и представлен преимущественно в северо-западной части подзоны (Тверская обл.). На этом примере можно убедиться, что изменение пространственного масштаба и объема анализируемого материала приводит к изменению набора диагностических видов синтаксонов одного уровня.

Подгруппы 2—4 образуют синтаксон, который наиболее широко представлен в центральной части подзоны хвойно-широколиственных лесов; он заслуживает ранга субассоциации и назван нами *Rhodobry-Piceetum ajuetosum*. Высоким постоянством в ее составе обладают виды с выраженными чертами R-стратегии (*Ajuga reptans*, *Angelica sylvestris*, *Geum urbanum*, *Ranunculus cassubicus*). Внутри этого синтаксона выделяются более мелкие единицы — var. *Carex pilosa*, описанный ранее (Коротков, Морозова, 1988) с высоким постоянством *Carex pilosa* (подгруппа 2), var. *Veronica chamaedrys* — с высокой константностью *Geum urbanum*, *Prunella vulgaris*, *Veronica chamaedrys* (подгруппы 3, 4), а внутри него существует форма с высоким постоянством *Alnus incana*.

Мы попытались сопоставить в экологическом пространстве положение тех синтаксонов, которые описаны в литературе или как субасс. *Rhodobry-Piceetum*, или ассоциации, наиболее близкие к ней (рис. 4). Приведенный для Центрально-лесного заповедника (Шапошников и др., 1988) *Rhodobry-Piceetum asperuletosum* Minaeva занимает обширное экологическое пространство. В рамках *Rhodobry-Piceetum asperuletosum* выделяются (Шапошников и др., 1988) два варианта, при этом экологическое пространство *Rhodobry-Piceetum asperuletosum* var. *Mercurialis perennis* (рис. 4) практически полностью перекрывается с таковым для *Rhodobry-Piceetum typicum*, а экологическое пространство *Rhodobry-Piceetum asperuletosum* var. *typicum* несколько сдвинуто в область с более высокими увлажнением и кис-

лотностью (рис. 4), т. е. лучше дифференцировано экологически по отношению к *Rhodobry-Piceetum typicum* по сравнению с *Rhodobry-Piceetum asperuletosum* var. *Mercurialis perennis*.

Ассоциации смешанных лесов, описанные для Восточной Европы (Sokołowski, 1980, 1988), в большинстве случаев занимают краевые положения (рис. 4) по отношению к *Rhodobry-Piceetum*. В наибольшей степени к последней близка асс. *Quercus-Piceetum* (W. Mat. 1952) Mat. et Pol. 1955, экологическое пространство которой сдвинуто в более влажную и кислую область по сравнению с *Rhodobry-Piceetum*. Здесь же расположена описанная для Центрально-лесного заповедника *Quercus-Piceetum galeobdoletosum* (Шапошников и др., 1988), которая в экологическом отношении очень близка к нашей подгруппе 5.

Еще одна ассоциация со смешанным неморально-бореальным составом *Quercus roboris-Pinetum* J. Mat. 1981 (название приводится по: Морозова, 1999) также оказывается в той же части экологического пространства, которое занимает *Rhodobry-Piceetum* в широком смысле. Такое соотношение можно рассматривать как отражение сукцессионного происхождения сосняков, формирующихся после пожаров на месте типичных елово-широколиственных лесов, что достаточно убедительно показано на примере Неруссо-Деснянского Полесья (Евстигнеев, Романовский, 2000). Таким образом, с помощью анализа экологического пространства можно продемонстрировать современные направления динамических процессов в сосново-широколиственных лесах.

Асс. *Rubus saxatilis-Populetum* Koroťkov 1991 (Коротков, 1991), описанная в составе класса *Quercus-Fagetea*, по флористическому составу сосудистых растений, эколого-ценотическому спектру (участие

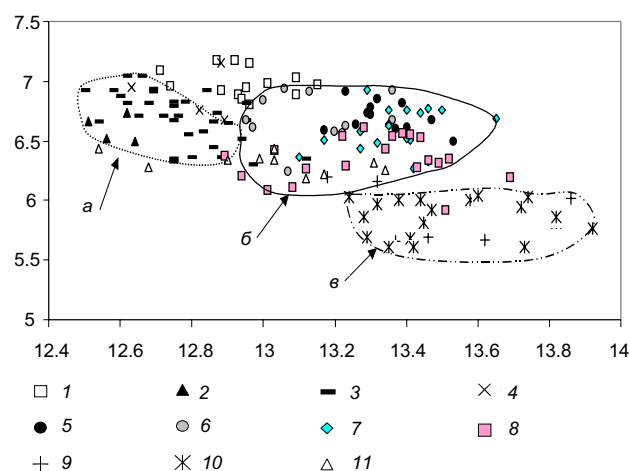


Рис. 4. Размещение в экологическом пространстве синтаксонов хвойно-широколиственных лесов.

Distribution of syntaxa of conifer-broadleaved forests in ecological space.

Синтаксоны: 1 — *Tilio-Carpinetum geranietosum*, 2 — *Tilio-Carpinetum calamagrostietosum*, 3 — *Aceri-Piceetum*, 4 — *Corylo-Piceetum*, 5 — *Rhodobry-Piceetum typicum*, 6 — *Rhodobry-Piceetum* var. *Carex pilosa*, 7 — *Rhodobry-Piceetum asperuletosum* var. *Mercurialis perennis*, 8 — *Rhodobry-Piceetum asperuletosum* var. *typicum*, 9 — *Quercus-Piceetum*, 10 — *Quercus-Piceetum galeobdoletosum*, 11 — *Quercus-Pinetum*. Разными линиями ограничено экологическое пространство трех базовых ассоциаций хвойно-широколиственных лесов: а — *Aceri-Piceetum*, б — *Rhodobry-Piceetum*, в — *Quercus-Piceetum*. Обозначения осей те же, что и на рис. 3.

неморальных видов примерно равно участию бореальных) и положению в экологическом пространстве (полное перекрытие с экологическим пространством *Rhodobryo-Piceetum*) обнаруживает тесную связь с этой ассоциацией и вполне может рассматриваться как один из вариантов сукцессионной системы смешанных лесов. Возможность сукцессионных взаимосвязей между *Rubo-Populetum* и *Rhodobryo-Piceetum* ранее была также отмечена автором этих ассоциаций (Коротков, 1991).

В области с пониженной влажностью к *Rhodobryo-Piceetum* var. *Carex pilosa* примыкают еще 3 ассоциации — *Tilio-Carpinetum calamagrostietosum* (Traczyk, 1962), *Aceri platanoidis-Piceetum abietis* Bulokhov et Solomeshch 1991 (Булохов, Соломешч, 1991), *Corylo-Piceetum* Sokołowski 1973 (Sokołowski, 1988), которые также могут быть отнесены к хвойно-широколиственным лесам. Они хорошо отличаются от *Rhodobryo-Piceetum* по увлажнению и кислотности, при этом две последние можно рассматривать в качестве экологических гомологов (возможно, они являются синонимами). Эти ассоциации

занимают переходные позиции между собственно широколиственными и хвойно-широколиственными лесами. Упомянутые ассоциации отличаются от *Rhodobryo-Piceetum* хорошо развитым подлеском из лещины, подростом широколиственных видов деревьев и кустарников и доминированием мезоксерофильных неморальных видов.

В результате анализа большого блока описаний в сопоставлении с имеющимися номенклатурными типами ассоциаций есть все основания рассматривать в качестве базовых для хвойно-широколиственных лесов следующие ассоциации, наиболее четко дифференцированные в экологическом, флористическом и структурном отношении: *Aceri platanoidis-Piceetum abietis* Bulokhov et Solomeshch 1991 (рис. 4, а), *Rhodobryo rosei-Piceetum abietis* Коротков 1986 (рис. 4, б), *Quercus-Piceetum* (W. Mat. 1952) Mat. et Pol. 1955 (рис. 4, в).

Анализ синтаксонов позволяет представить предварительный продромус смешанных (хвойно-широколиственных) лесов Европейской России в следующем виде.

- Cl. *Quercus-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 em. Klika 1939
 Ord. *Fagetalia sylvaticae* Pawl. in Pawl., Sokoł. et Wallish. 1928
 Un. *Carpinion betuli* Issl. 1931 em. Mayer 1937
 Ass. *Rhodobryo rosei-Piceetum abietis* Коротков 1986
 subass. *abietis sibiricae*
 subass. *typicum*
 subass. *asperuletosum*
 var. *typicum*
 var. *Mercurialis perennis*
 subass. *ajugetosum*
 var. *Carex pilosa*
 var. *Veronica chamaedrys*
 f. *Alnus incana*
 Ass. *Rubo saxatilis-Populetum* Korotkov 1991
 Ass. *Aceri platanoidis-Piceetum abietis* Bulokhov et Solomeshch 1991
 Cl. *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Sissingh et Vlieger 1939
 Ord. *Vaccinio-Piceetalia* Br.-Bl. 1939 em. K.-Lund 1967
 Un. *Vaccinio-Piceion* Br.-Bl., Sissingh et Vlieger 1939
 Subun. *Melico-Piceion* K.-Lund 1981
 Ass. *Quercus-Piceetum* (W. Mat. 1952) Mat. et Pol. 1955
 subass. *galeobdoletosum*
 Ord. *Cladonio-Vaccinietalia* K.-Lund 1967
 Un. *Dicrano-Pinion* Libbert 1933
 Ass. *Quercus roboris-Pinetum* J. Mat. 1981

Плеяда синтаксонов, входящих в состав *Rhodobryo-Piceetum*, а также флористически и экологически близких к ней, образует совокупность, хорошо дифференцированную в экологическом пространстве, занимающую обширную территорию в центре Европейской России и определенное место в ландшафтах лесной зоны, и поэтому вполне заслуживает объединения в более высокий ранг подсоюза внутри союза *Carpinion betuli*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вся совокупность рассмотренных синтаксонов образует в экологическом пространстве вытянутое

«облако» по мере увеличения увлажнения и кислотности почвы. При одновременном увеличении этих показателей снижается доля неморальных и возрастает участие бореальных видов в составе сообществ.

Дифференциация рассмотренных синтаксонов связана с разными факторами. На региональном уровне различия в составе дифференцирующих видов определяются историей флоры и формированием ареалов отдельных видов растений (*Abies sibirica*, *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Quercus robur*). В западной части рассмотренного региона из древесных пород высока константность *Quercus robur*, в центре — *Quercus robur* и *Tilia cordata*, на востоке — *Tilia cordata* и *Abies sibirica*. На локальном уровне константность и долевое участие *Pinus sylvestris* воз-

растают в ландшафтах зандрового типа. На основе анализа экологического пространства оказалось возможным выделить синтаксоны, хорошо дифференцированные по экологическим режимам. Формирование некоторых синтаксонов низкого уровня связано с сукцессионными процессами на лесных территориях. Сукцессионные варианты характеризуются, с одной стороны, полным выпадением широколиственных видов деревьев из состава сообществ, а с другой — монодоминантностью отдельных видов (мелколиственных пород, ели, сосны). Сукцессии определяют также формирование блока диагностических видов из группы R-стратегов.

Авторы благодарят всех, кто предоставил геоботанические описания для анализа; Л. Г. Ханину и Е. М. Глухову за помощь в создании баз данных и обработке материала, а также Е. А. Белановскую за ценные замечания и продуктивное обсуждение материалов в процессе подготовки статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 01-04-48288, № 00-15-97756) и НЦП «Биоразнообразию».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белявичене Ю. 1991. Синтаксоно-фитогеографическая структура растительности Литвы. Вильнюс. 220 с.
- Бобров А. А., Гончарук Н. Ю., Желтухина В. И. и др. 1999. Циклическая динамика сообществ еловых лесов в связи с единичными и групповыми вывалами // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. СПб. С. 333—354.
- Булохов А. Д., Соломещ А. И. 1991. Синтаксономия лесной растительности южного Нечерноземья. 2. Порядок *Fagetalia sylvaticae* Pawl. 1928. Деп. ВИНТИ. «Биол. науки». № 1100-B91. М. 49 с.
- Бухгольц Ф. Н. 1900. Список семенных и высших споровых растений. Гербарий. Естественно-историческая коллекция гр. Е. П. Шереметева в с. Михайловском Московской губ. М. 48 с.
- Василевич В. И. 2000. Мелколиственные леса Северо-Запада Европейской России: циклы растительных ассоциаций // Бот. журн. Т. 85. № 2. С. 46—53.
- Джонгман Р. Г. Г., Тер Браак С. Дж. Ф., Ван Тонгерен О. Ф. Р. 1999. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М. 306 с.
- Дюбюк Е. 1918. Леса, лесное хозяйство и лесная промышленность Костромской губернии // Тр. Костром. науч. об-ва по изучению местного края. Вып. 10 (Второй лесной сборник). Кострома. С. 3—146.
- Евстигнеев О. И., Романовский А. М. 2000. Изменение биоразнообразия в связи с демулационными процессами в лесных сообществах зандровых местностей // Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках европейской России. М. С. 135—140.
- Заугольнова Л. Б. 1998. Анализ растительности лесной катены как иерархической системы единиц // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков. Матер. X съезда Рус. ботан. о-ва. СПб. Т. 1. С. 253.
- Заугольнова Л. Б. 1999. Иерархический подход к анализу лесной растительности малого речного бассейна (на примере Приокско-террасного заповедника) // Бот. журн. Т. 84. № 8. С. 42—56.
- Заугольнова Л. Б., Истомина И. И., Тихонова Е. В. 2000. Анализ растительного покрова лесной катены в антропогенном ландшафте (на примере бассейна р. Жилетовки, Подольский район Московской области) // Бюл. МОИП. Т. 105. № 5. С. 45—52.
- Заугольнова Л. Б., Ханина Л. Г., Глухова Е. М. 1999. Создание базы данных и информационно-диагностической системы для определения синтаксономических адресов лесных сообществ Европейской России // Информационно-поисковые системы в зоологии и ботанике. Тез. междунар. симпоз. Тр. Зоол. ин-та. Т. 278. С. 84.
- Зозулин Г. М. 1973. Исторические свиты растительности европейской части СССР // Бот. журн. Т. 58. № 8. С. 1081—1092.
- Коротков В. Н. 2000. Природно-исторический заповедник — леспаркхоз Горки // Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М. С. 46—72.
- Коротков К. О. 1986. Синтаксономический анализ лесов Валдая: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тарту. 20 с.
- Коротков К. О. 1991. Леса Валдая. М. 160 с.
- Коротков К. О., Морозова О. В. 1986. Класс *Quercus-Fagetea*. Леса Валдайского лесничества // Классификация растительности СССР с использованием флористических критериев. М. С. 121—133.
- Коротков К. О., Морозова О. В. 1988. Некоторые лесные сообщества союза *Carpinion betuli* в Подмоскowie // Биол. науки. Деп. ВИНТИ. № 3395-B88. М. 33 с.
- Миркин Б. М. 1989. Современное состояние и тенденции развития классификации растительности методом Браун-Бланке // Итоги науки и техники. Сер. ботаника. ВИНТИ. Т. 9. С. 3—128.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г. 1998. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа. 413 с.
- Миркин Б. М., Соломещ А. И., Ишибирдин А. Р., Алимбекова Л. М. 1989. Список и диагностические критерии высших единиц эколого-флористической классификации растительности СССР. М. 46 с.
- Морозова О. В. 1999. Леса заповедника «Брянский лес» и Неруссо-Деснянского полейска (синтаксономическая характеристика). Брянск. 98 с.
- Мэггаран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М. 184 с.
- Ниценко А. А. 1969. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. Т. 54. № 7. С. 1002—1014.
- Растительность Московской области. 1996. Пояснительный текст и легенда к карте. М. 45 с.
- Соломещ А. И. 1994. Теоретические аспекты развития эколого-флористической классификации растительности (на примере системы высших единиц растительности России): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М. 26 с.
- Соломещ А. И. 1995. Гомологические ряды растительных сообществ: их природа и значение для классификации // Журн. общ. биол. Т. 56. № 4. С. 425—437.
- Черепанов С. К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. 992 с.
- Цыганов Д. Н. 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. 196 с.
- Шапошников Е. С., Коротков К. О., Минаева Т. Ю. 1988. К синтаксономии еловых лесов Центрально-лесного заповедника. Деп. ВИНТИ. «Биол. науки». № 4083-B88. М. 72 с.
- Широков А. И. 1998. Экологические особенности, внутривидовая структура и динамика пихтово-ельников липовых в условиях южной тайги низменного Заволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород. 16 с.
- Dirschke H. 2000. Syntaxonomy: development in the 20th century, also a main task in the 21st century // Abst. 43rd Symposium IAVS. Nagano. P. 5.

- Hennekens S. M. 1995. Software package for input, processing and presentation of phytosociological data. IBN-DLO. Wageningen. 54 p.
- Hill M. O. 1979. TWINSpan: a FORTRAN program for arranging multivariate data in ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Ithaca, NY. 48 p.
- Korotkov K., Ermakov N. 1999. Waldpflanzensoziologie im bereich der ehemaligen UdSSR: geschichte, aktueller stand und prognose // Phytocoenosis. Vol. 11. P. 103—122.
- Korotkov K. O., Morozova O. V., Belonovskaja E. A. 1991. The USSR vegetation syntaxa prodromus. M. 346 p.
- Sokołowski A. W. 1980. Zbiorowska lésne polnocno-wschodniej Polski // Monogr. Bot. Vol. 60. P. 1—205.
- Sokołowski A. W. 1988. Fitosocjologiczna charakterystyka lasów puszczy Knyszyńskiej // Prace Inst. Badaw. Lesn. Vol. 682. P. 110—111.
- Traczyk T. 1962. Proba podsumowania badan nad ekologicznym z roznikowaniem grądów w Polce // Acta soc. Bot. Poloniae. Vol. 31, 4. P. 621—635.

SUMMARY

Two computer data bases were formed: reference base «Prodromus» including the nomenclature forest syntaxa and experienced geobotanic releves «Forests of European Russia». Ecological, coenotic and floristic analysis of broadleaved-coniferous forests mostly corresponding to association *Rhodobryo rosei* – *Piceetum abietis* Korotkov 1986 was conducted with these bases. Releves (305) from South taiga and broadleaved-coniferous subzone were used. The analysis revealed complex syntaxonomy, boreal-nemoral character and wide distribution ass. *Rhodobryo-Piceetum* from central European Russia. Ecological comparison of this association with some nomenclature types of broadleaved-coniferous communities in East Europe was carried out. Preliminary prodromus for European Russian mixed forests is suggested. Role of ecological, succession and regional factors was shown for differentiation of syntaxa.