

<https://doi.org/10.31111/vegrus/2024.48.70>

СПЕКТРЫ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ РАСТЕНИЙ КАК ОТРАЖЕНИЕ СТРУКТУРЫ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ

SPECTRA OF PLANT LIFE FORMS AS A REFLECTION OF STRUCTURE OF FOREST COMMUNITIES

© О. В. Морозова,¹ П. Ю. Жмылев²
O. V. MOROZOVA, P. YU. ZHMYLEV

¹ Институт географии РАН. 119017, Москва, Старомонетный пер., 29.
Institute of Geography of the Russian Academy of Sciences. Тел. +7 (495) 959-00-16. E-mail: olvasmor@mail.ru
² Государственный университет «Дубна», кафедра экологии и наук о Земле.
141982, Московская обл., Дубна, ул. Университетская, 19.
State University «Dubna». E-mail: zhmylev@gmail.com

На примере лесов Московской обл. рассмотрена структура сообществ по жизненным формам (ЖФ) растений. Анализ проведен для 15 синтаксонов, установленных по методу Браун-Бланке и относящихся к 10 ассоциациям из 4 классов лесной растительности. Производные леса Московской обл. представлены как фации зональных сообществ 2 ассоциаций: *Rhodobryo rosei–Piceetum abietis* Korotkov ex Morozova et al. 2017 (3 фации) и *Mercurialo perennis–Quercetum roboris* Bulokhov et Solomeshch in Bulokhov et Semishchenkov 2015 (2 фации). Для классификации ЖФ использована система И. Г. Серебрякова (Serebryakov, 1962, 1964) с некоторыми дополнениями (Zhmylev et al., 2017). Число ЖФ хорошо отражает видовое богатство синтаксонов. Биоморфологические спектры, составленные для каждого синтаксона по соотношению долей ЖФ с учетом покрытия видов, схожи для ассоциаций одного класса и различаются для синтаксонов, относящихся к разным высшим единицам ранга класса или порядка. Для классов лесной растительности выявленные соотношения ЖФ представлены в виде формулы преобладающих в спектре ЖФ, они могут быть использованы как дополнительный критерий при отнесении синтаксона к тому или иному классу растительности.

Ключевые слова: жизненные формы, биоморфологические спектры, синтаксоны Браун-Бланке, леса.

Key words: life forms, biomorphological spectra, syntaxa of Braun-Blanquet, forests.

Номенклатура: Czerepanov, 1995; Ignatov et al., 2006.

ВВЕДЕНИЕ

Помимо видового состава и богатства важным компонентом структуры сообществ является соотношение групп видов, выполняющих сходные функции, так называемое функциональное разнообразие (Díaz, Cabido, 2001; Petchey, Gaston, 2002; Ackerly, Cornwell, 2007; Vasilevich, 2016). В исследованиях по разнообразию и структуре растительных сообществ для его оценки используют различные экологические и биологические особенности видов. В самом общем виде многообразие признаков может быть сведено к «основным», характеризующим, например, особенности фотосинтеза вида, размеры вида, массу семян (Leaf-Height-Seed стратегия) или расположение и структуру листьев, жизненные формы, строение корневой системы

(Leaf-Life form-Root стратегия) (Westoby, 1998; Gilson, 2013; Díaz et al., 2016). Как отмечает В. И. Василевич (Vasilevich, 2016), далеко не все признаки видов связаны с выполнением каких-либо функций, некоторые из них скорее отражают адаптацию к условиям среды. Тем не менее взгляд на сообщество как на совокупность организмов с определенным соотношением функциональных признаков может способствовать выявлению не только экологических особенностей и структуры сообществ, но и общих закономерностей их формирования и эволюции (McGill et al., 2006).

Выбор видовых свойств в качестве функциональных признаков во многом предопределен наличием соответствующих данных, многие из которых требуют количественных измерений. При их отсутствии предпочтительно использование каких-либо

интегральных черт. Одна из таких часто используемых характеристик — жизненные формы (ЖФ) видов. Жизненная форма растений — общий облик, который определяется своеобразием системы надземных и подземных органов, формируется в результате роста и развития и исторически обусловлен комплексом условий среды (Serebryakov, 1962, 1964; Zhmylev et al., 2005). Учитывая это определение, необходимо отметить 2 важных момента: во-первых, ЖФ отражают приспособленность растений к определенным макро- и микроэкологическим условиям обитания, а во-вторых, они характеризуют структуру сообществ (Yurtsev, 1976; Rabotnov, 1992; Lavorel, Garnier, 2002; Bulokhov, 2004; Gattsuk, 2010; Gillison, 2013; Zhmylev et al., 2017).

Изменение соотношения ЖФ в сообществах хорошо прослеживается на градиентах среды (Whittaker, 1980). Наиболее яркие варьирования как отдельных ЖФ, так и их спектров выявлены в зависимости от макроклимата (Raunkiaer, 1934; Whittaker, 1980; Box, 1981; Gallagher, Leishman, 2012; de Meneses Costa et al., 2016) или высоты местности (Wang et al., 2002; Klimes, 2003; Di Biase et al., 2021). Как отмечает J. Loidi с соавт. (Loidi et al., 2021), анализ состава сообществ с учетом различных функциональных элементов, таких как ярусы и крупные группы ЖФ, дает больше информации об экологии и истории формирования, чем флористический состав в целом. Для широколиственных лесов умеренного пояса Западной Евразии, относящихся к классу *Carpino-Fagetea sylvaticae* Jakucs ex Passarge 1968, выявлено, что в совокупности такие группы, как деревья и кустарники, различаются по зависимостям от макроэкологических факторов. В проведенном этими авторами исследовании число видов древесного яруса определялось современными климатическими показателями и высотой местности, а богатство кустарникового яруса в основном было связано с палеоклиматом.

На локальном уровне явные изменения спектров ЖФ сообществ выявлены при исследовании стадий развития растительности. Для луговых сообществ отмечено, что меняется соотношение долей разных ЖФ, выделенных по системе И. Г. Серебрякова, в зависимости от режима использования (выпаса, сенокосения) (Maslov et al., 2019). Этот факт отражает варьирование экологических условий местообитаний в результате разных видов хозяйственной деятельности. А. П. Кораблев с соавт. (Korablev et al., 2018) обнаружили существенные различия в спектрах ЖФ сообществ разных сукцессионных стадий при зарастании вулканических отложениях.

Некоторые исследователи относят ЖФ к ключевым параметрам экологической стратегии растений, связанным с ростом, выживанием и воспроизводством. Так, А. Gillison (1981, 2013, 2018) использовал систему ЖФ К. Раункиера в комбинации с показателями фотосинтетических особенностей растений и обобщенного строения корневой системы для классификации растительности по функциональным типам и выявления изменения их соотношения на широтном градиенте. Оценивая разные функциональные черты видов для целей классификации, он подчеркивал, что ЖФ могут указывать на обобщенный эффект отклика видов на условия среды (Gillison, 2013). Другие исследователи (Díaz et al., 2016) продемонстрировали различия по ряду свойств между крупными группами жизненных форм — древесными и травянистыми видами, анализируя глобальные

спектры признаков, имеющих решающее значение для жизнедеятельности сосудистых растений.

Классификация растительности методом Браун-Бланке основана на всем видовом составе, и этот подход неоднократно применялся и хорошо зарекомендовал себя в исследованиях экологии растительности (Bulokhov, Solomeshch, 2003; Mirkin et al., 2010; Čarni et al., 2011; Semenishchenkov, 2016; и др.). Тем не менее не всегда легко определить по флористическому составу, к какому синтаксону относятся рассматриваемые сообщества, так что приходится привлекать сведения об их структуре и экологии. Как подчеркивал L. Mućina (1997), «чисто» флористический подход может иметь ограничения и использование различных функциональных групп для классификации весьма перспективно. Структурные особенности, как правило, очевидны при описании крупных единиц классификации — классов, для которых характерна «устойчивая эколого-физиологическая общность, входящая в число характерных признаков» (Mirkin et al., 1984: 74). Однако анализ структуры сообществ с учетом каких-либо функциональных групп, включая наборы ЖФ и соответствующие им спектры, проводится не часто и ограничен рассмотрением спектров ЖФ для общей характеристики синтаксонов (Bulokhov, Solomeshch, 2003; Zelenkevich et al., 2016). Также отсутствуют работы, в которых структурные особенности синтаксонов различных классификационных категорий оценивались бы по соотношению ЖФ или же спектры ЖФ использовались бы для размещения единиц в иерархической системе в спорных случаях.

Данное исследование направлено на заполнение этого пробела. Основные вопросы, которые нам предстояло решить: 1) каковы спектры ЖФ для синтаксонов разных классов лесной растительности; 2) как проявляются различия в спектрах ЖФ для разных категорий классификационной системы; 3) насколько производные леса отличаются от условно-коренных по спектрам ЖФ.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование структуры сообществ по ЖФ проведено для лесов Московской обл. Данный регион расположен в центральной части Русской равнины на стыке двух зональных полос: широколиственно-хвойных и широколиственных лесов (Kurnaev, 1973; Zaugolnova, Morozova, 2004), только очень небольшая по площади территория области попадает в зону лесостепи. Природные условия области описаны в предыдущих публикациях (Chernenkova et al., 2020; Morozova et al., 2021, 2022a, b).

В анализ включены 858 описаний лесных сообществ, выполненных методом Браун-Бланке. Большинство синтаксонов описаны ранее, или приведены геоботанические описания, им соответствующие (Morozova et al., 2017, 2021, 2022a, b; Chernenkova et al., 2018).

В системе Браун-Бланке леса Московской обл. представлены 10 ассоциациями из 4 классов лесной растительности.

Зональные сообщества, относящиеся к классу *Carpino-Fagetea sylvaticae*, представлены 2 ассоциациями: в зоне широколиственно-хвойных лесов — *Rhodobryo rosei-Piceetum abietis*, в зоне широколиственных лесов — *Mercurialo perennis-Quercetum roboris*. Предварительно описан синтаксон болотнотравных березняков, который размещен в классе *Anetea glutinosae*.

ПРОДРОМУС ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

- Класс *Carpino–Fagetea sylvaticae* Jakucs ex Passarge 1968
 Порядок *Carpinetalia betuli* P. Fukarek 1968
 Союз *Quercu roboris–Tilion cordatae* Solomeshch et Laiviņš ex Bulokhov et Solomeshch in Bulokhov et Semenishchenkov 2015
 Подсоюз *Quercu robori–Tilionion cordatae* Morozova 2016
 Acc. *Corylo avellanae–Pinetum sylvestris* Bulokhov et Solomeshch 2003
 Субасс. *tilietosum cordatae* Morozova et al. 2022
 Acc. *Mercurialio perennis–Quercetum roboris* Bulokhov et Solomeshch in Bulokhov et Semenishchenkov 2015
 Фация *Betula* sp.
 Фация *Populus tremula*
 Подсоюз *Tilio cordatae–Piceenion abietis* Morozova 2016
 Acc. *Rhodobryo rosei–Piceetum abietis* Korotkov ex Morozova et al. 2017
 Субасс. *caricetosum pilosae* Zaugolnova et Morozova in Morozova et al. 2017
 Фация *Betula* sp.
 Фация *Pinus sylvestris*
 Фация *Populus tremula*
 Класс *Vaccinio–Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939
 Порядок *Pinetalia sylvestris* Oberd. 1957
 Союз *Dicrano–Pinion sylvestris* (Libbert 1933) W. Matuszkiewicz 1962
 Acc. *Monotropo–Pinetum sylvestris* Korotkov 1991
 Порядок *Piceetalia excelsae* Pawłowski et al. 1928
 Союз *Piceion excelsae* Pawłowski et al. 1928
 Acc. *Quercu roboris–Piceetum abietis* (W. Matuszkiewicz 1952) W. Matuszkiewicz et M. Pol. 1955
 Порядок *Vaccinio uliginosi–Pinetalia sylvestris* Passarge 1968
 Союз *Vaccinio uliginosi–Pinion sylvestris* Passarge 1968
 Acc. *Vaccinio uliginosi–Betuletum pubescentis* Libb. 1933
 Acc. *Vaccinio uliginosi–Pinetum sylvestris* de Kleist 1929
 Класс *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946
 Порядок *Alnetalia glutinosae* Tx. 1937
 Союз *Alnion glutinosae* Malcuit 1929
 Acc. *Carici elongatae–Alnetum glutinosae* Tx. 1931
 Порядок *Salici pentandrae–Betuletalia pubescentis* Clausnitzer in Dengler et al. 2004
 Союз *Salici pentandrae–Betulion pubescentis* Clausnitzer in Dengler et al. 2004
 Acc. *Filipendulo ulmariae–Betuletum pubescentis* prov.
 Класс *Alno glutinosae–Populetea albae* P. Fukarek et Fabijanic 1968
 Порядок *Alno–Fraxinetalia excelsioris* Passarge 1968
 Союз *Alnion incanae* Pawłowski et al. 1928
 Acc. *Urtico dioicae–Alnetum glutinosae* Bulokhov et Solomeshch 2003
 Субасс. *athyrietosum filix-feminae* (Vasilevich et Shchukina 2001) Morozova et al. 2020

Лесной покров региона сильно трансформирован в результате длительного антропогенного пресса, и производные сообщества составляют его значительную часть. По составу они схожи с условно-коренными лесами и представляют собой единицы в ранге фаций, подчиненные соответствующим ассоциациям (Morozova et al., 2022a, b). Таким образом, с учетом производных сообществ было исследовано 15 синтаксонов.

Для классификации и выявления ЖФ использована система И. Г. Серебрякова (Serebryakov, 1962, 1964) с некоторыми дополнениями (Zhmylev et al., 2017). Так, в предложенную И. Г. Серебряковым схему ЖФ включен тип вегетативных однолетников (вегетативно размножающихся травянистых растений, дочерние особи которых живут 1 год), также проведено разделение таких биоморфологически неоднородных групп, как короткокорневищные и дерновинные многолетники, и уточнены границы некоторых групп. Определения ЖФ растений лесных синтаксонов основаны на их описаниях в монографии по биоморфологическому разнообразию растений сосудистых растений Московской обл. (Zhmylev et al., 2017). Для удобства все многообразие ЖФ сосудистых растений обобщено в виде 13 крупных групп по состоянию скелетных осей, типу корневой системы, длительности жизни (табл. 1). Эти группы были

использованы для составления биоморфологических спектров ЖФ для каждого синтаксона. Виды с двумя или более ЖФ, относящиеся к разным группам, учитывались в каждой из соответствующих групп.

Для составления «полного» портрета сообществ мы включили в спектр долю мохообразных, но не выделяя конкретных ЖФ в этой группе растений.

Доли групп ЖФ рассчитывались как взвешенные по покрытию. Для оценки участия групп ЖФ рассмотрены их средние значения для каждого синтаксона, поскольку размеры выборок не одинаковы. Для большинства описаний оценка видов была дана в процентах (%) покрытия, в тех случаях, когда применялась шкала обилия Браун-Бланке, ее баллы были преобразованы в % покрытия: г, + = 0.5 %; 1 = 3 %; 2 = 13 %; 3 = 38 %; 4 = 63 % и 5 = 88 %.

Различия между синтаксонами по доле ЖФ анализировались с применением дисперсионного анализа (ANOVA) после оценки распределения анализируемых показателей на нормальность. Все вычисления проведены в программе Statistica 8.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего в Московской обл. на момент издания монографии по биоморфологическому разнообразию

Группы жизненных форм (ЖФ) растений лесных сообществ Московской области и их обозначения

Plants life form (LF) groups in forest communities in the Moscow Region and their codes

Обобщенная группа ЖФ	Код	Жизненные формы
Деревья	Tr	Корнеотпрысковые, ксилоризомные, многоствольные, одноствольные
Кустарники	Shrub	Корнеотпрысковые, ксилоризомные, многоствольные аэроксилные, многоствольные геоксилные, одноствольные
Кустарнички	SShr	Корнеотпрысковые, ксилоризомные, многоствольные, ползучие, простратные
Полудревесные	D_Tr	Лианы полудревесные, полукустарники, полукустарнички
Травянистые многолетники		
дерновинные	Tu	Кочкообразующие, плотнoderновинные, полудерновинные, рыхлодерновинные
длиннокорневищные	LR	Гипогеогенно-, эпигеогенно-длиннокорневищные, ползучие
корнеотпрысковые	R	Корнеотпрысковые
короткорневищные	SR	Гипогеогенно-, эпигеогенно-короткорневищные, псевдокорневищные
луковичные/клубневые	Bu	Клубневые, клубнелуковичные, луковичные
стержнекорневые	S	Каудексовые, полегающие, стержнекорневые
столонообразующие	Sto	Надземностолонные, подземностолонные
Вегетативные однолетники	V/An	Луковичные, надземностолонные, подземностолонно-клубневые, подземностолонные, полегающие, ползучие
Малолетники	Ap/Bi	Однолетники, двулетники

растений (Zhmylev et al., 2017) насчитывалось 2139 видов, относящихся к 67 ЖФ. Анализируемая выборка лесов включает 482 вида сосудистых растений, которые представлены 50 ЖФ. Для данной совокупности видов разнообразие ЖФ высокое: в выборке представлены около 75 % всех ЖФ растений области.

Между числом ЖФ и числом видов сосудистых растений в сообществах выявлена зависимость: чем больше видов, тем больше ЖФ. Для логарифмических значений она имеет линейный вид (рис. 1), что проявляется не только для всей совокупности описаний лесов, но и для крупных синтаксонов ранга классов. Больше всего ЖФ выделено в классе широколиственных лесов — *Carpino-Fagetea sylvaticaе*, близкое число ЖФ в черноольшаниках класса *Alnetea glutinosae* и менее всего ЖФ в синтаксонах класса *Vaccinio-Piceetea*, а именно в сосняках на олиготрофных сфагновых болотах, переходных к классу *Oxycocco-Sphagnetea* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946.

Положительная зависимость между видовым богатством и функциональным разнообразием (ФР) обнаружена для разных групп видов растений и в различных регионах, что послужило предположением о возможности использовать функциональные типы для определения числа видов в сообществах (Gillison, 2013). Как отмечают S. Díaz и M. Cabido (2001), теоретически ФР может быть адекватным отражением видового богатства, но только в случае пропорционального увеличения нишевого пространства с ростом числа видов, а такая ситуация вероятна при случайном или равномерном распределении видов в сообществе. Скорее всего, характер распределения видов в пространстве факторов будет определяться самими факторами и при неблагоприятных условиях среды распределение видов может быть иным. Соответственно, для утверждения или опровержения универсальности прямой зависимости между видовым разнообразием и ФР необходимо расширение единиц тестирования из разных классов растительности.

Для лесных синтаксонов Московской обл. ранга класса выявлены значительные различия в соотношении крупных подразделений классификации ЖФ с учетом ярусной структуры: деревья, кустарники, кустарнички,

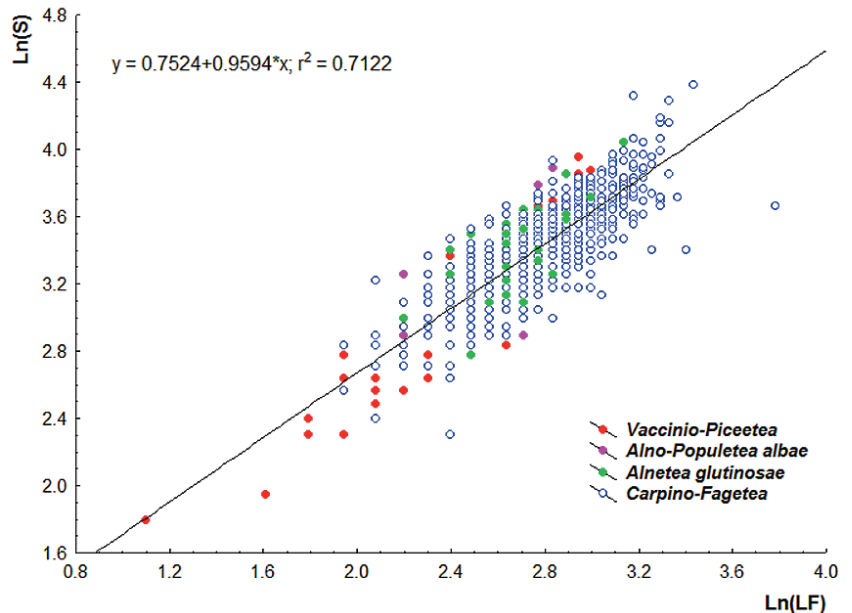


Рис. 1. Отношение между числом видов сосудистых растений (S) и числом жизненных форм (LF) в описаниях лесных сообществ Московской обл.

Ln — натуральный логарифм, r^2 — коэффициент детерминации регрессионной функции.

Ratio between the number of species of vascular plants (S) and the number of life forms (LF) in the relevés of forest communities in the Moscow Region.

Ln — the natural logarithm, r^2 — the coefficient of determination of the regression function.

травянистые многолетники, однолетники/двулетники, мхи (рис. 2). В классе широколиственных

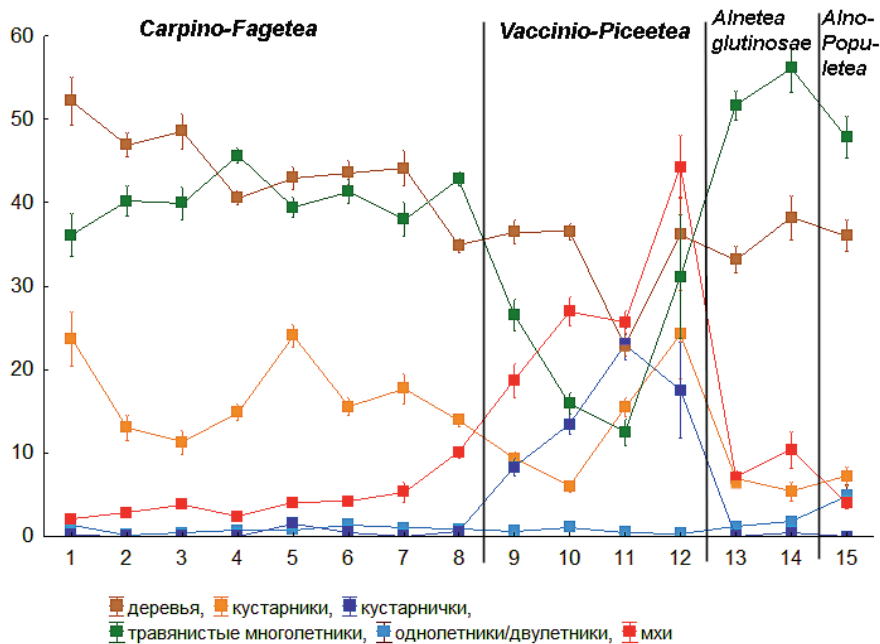


Рис. 2. Доли (по относительному покрытию, %) крупных групп ЖФ, включая мохообразные, в лесных синтаксонах Московской обл. Приведены средние значения и ошибка средних.

Shares (by relative coverage, %) of large groups of LF, including bryophytes, in forest syntaxa of the Moscow Region. Means and standard error of means are shown.

Синтаксоны / syntaxa: 1 – асс. / асс. *Corylo avellanae–Pinetum sylvestris* субасс. / subass. *tiletosum cordatae*; 2–4 – асс. / асс. *Mercurialo perennis–Quercetum roboris* (2 – фация *Betula* sp., 3 – фация *Populus tremula*, 4 – *M. perennis–Q. roboris*); 5–8 – асс. / асс. *Rhodobryo rosei–Piceetum abietis* (5 – фация *Pinus sylvestris*, 6 – фация *Betula* sp., 7 – фация *Populus tremula*, 8 – субасс. / subass. *caricetosum pilosae*); 9 – асс. / асс. *Quercu roboris–Piceetum abietis*; 10 – асс. / асс. *Monotropo–Pinetum sylvestris*; 11 – асс. / асс. *Vaccinio uliginosi–Pinetum sylvestris*; 12 – асс. / асс. *Vaccinio uliginosi–Betuletum pubescentis*; 13 – асс. / асс. *Carici elongatae–Alnetum glutinosae*; 14 – асс. / асс. *Filipendulo ulmariae–Betuletum pubescentis*; 15 – асс. / асс. *Urtico dioicae–Alnetum glutinosae* субасс. / subass. *athyrietosum filix-feminae*.

лесов *Carpino–Fagetea sylvatica* близкие значения у древесных видов и многолетних трав, а в некоторых синтаксонах последние преобладают, значительно участие кустарников и почти нет мхов. В классе бореальных лесов *Vaccinio-Piceetea* резко возрастает доля кустарничков и мхов, а доля многолетних трав, как правило, не высокая. Однако по биоморфологическим спектрам лесных сообществ класс получился неоднородным, что отражает современный взгляд на систему синтаксонов. В класс *Vaccinio-Piceetea* включен порядок олиготрофных сосновых сфагновых лесов – *Vaccinio uliginosi–Pinetalia sylvestris* (рис. 2, синтаксоны 11, 12), в которых доля мхов и кустарничков может превышать долю древесных видов. В классе *Alnetea glutinosae* основная преобладающая группа – травянистые многолетники, на втором месте – древесные виды, но, в отличие от синтаксонов широколиственных лесов, доля кустарников в этих синтаксонах не высока. В классе пойменных лесов – *Alno glutinosae–Populetea albae*, по сравнению с другими классами, заметно больше доля малолетних видов (однолетников и двулетников), что в целом отражает динамичность условий среды обитания этих сообществ.

При более дробной классификации ЖФ (табл. 1), учитывая деление травянистых многолетников на группы, биоморфологические спектры рассмотренных синтаксонов значимо различаются ($F = 21.971, p = 0.00001$) по средней доле от общего покрытия видов в сообществах. Но более

очевидны различия в спектрах для синтаксонов крупных рангов. По Tukey-тесту в большей степени различия проявляются между синтаксонами разных классов, т. е. в пределах одного класса выборки синтаксонов по соответствующей ЖФ могут быть не дифференцированы (табл. 2). Выявлены следующие закономерности, которые обобщены в виде формул биоморфологических спектров, составленных по первой триаде преобладающих ЖФ.

В спектрах ЖФ класса *Carpino–Fagetea sylvatica* на первом месте древесные ЖФ (Tr), второе и третье места занимают длиннокорневищные травянистые многолетники (LR) или кустарники (Shrub), на четвертом месте короткокорневищные травянистые многолетники (SR) (рис. 3). Соотношение кустарников и длиннокорневищных трав может варьировать. Так, кустарники на втором месте в спектре асс. *Corylo avellanae–Pinetum sylvestris* (рис. 3, синтаксон 1) и фациях производных лесов асс. *Rhodobryo rosei–Piceetum abietis* (рис. 3, синтаксон 5). Асс. *Corylo avellanae–Pinetum sylvestris* представляет собой сложные сосновые леса

с участием широколиственных видов и хорошо развитым кустарниковым ярусом из *Corylus avellana*. Похожая структура у сообществ сосновой фации асс. *Rhodobryo rosei–Piceetum abietis*, хотя есть некоторые различия, которые проявляются в более высоких долях мхов, короткокорневищных и столонообразующих видов (табл. 2). По флористическому составу оба синтаксона сосновых лесов с подлеском из лещины довольно хорошо различаются по диагностическим видам асс. *Rhodobryo rosei–Piceetum abietis*, которые отмечены в сосновой фации данной ассоциации и некоторые с высокой константностью (Mogozova et al., 2022b). Группа длиннокорневищных трав преобладает по сравнению с кустарниками в сообществах ассоциации широколиственных лесов и ее производных, а также в неморально-травных ельниках. В общем виде спектр синтаксонов класса *Carpino–Fagetea sylvatica* по группам ЖФ, занимающим первые места, можно представить как – Tr–LR–Shrub или Tr–Shrub–LR. Для синтаксонов этого класса также характерны самая высокая доля стержнекорневых (S), повышенное участие луковичных/клубневых (Vi) и корнеотпрысковых (R) видов среди травянистых многолетников хотя бы в одном из синтаксонов класса.

В сообществах класса *Vaccinio-Piceetea* доля длиннокорневищных трав, как правило, не слишком высокая и длиннокорневищные «не поднимаются» выше четвертого места в спектре, на первом месте деревья, а на втором – мхи (Mosses),

Таблица 2

Средние значения долей групп жизненных форм (ЖФ) в сообществах и результаты ANOVA, демонстрирующие различия синтаксонов по группам ЖФ для всей выборки лесов

Average values of shares of life form (LF) groups in communities and ANOVA results showing differences between syntaxa by LF groups for the entire sample of forests

Класс	Carpino-Fagetetea subaltaicae										Vaccinio-Piceetea			Alnetea glutinosae		Alno-Populetea albae		F	p
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	24			
Номер синтаксона	30	74	50	139	97	97	29	160	37	49	19	7	27	19					
Число описаний	1.354	0.206	0.432	0.721	0.790	1.391	1.038	0.862	0.662	1.122	0.485	0.366	1.160	1.774	4.868				
Ap/Bi	0.084	0.306	0.682	0.325	0.007	0.084	0.007	0.006	0.070	0.004	0.006	0.000	0.020	0.042	0.002				
Bu	0.000	0.000	0.000	0.000	0.003	0.001	0.005	0.008	0.000	0.014	0.049	0.000	0.000	0.295	0.335				
D Tr	22.303	19.304	17.487	24.213	19.855	13.427	11.197	22.974	13.864	8.484	4.235	15.780	25.80	24.88	31.71				
LR	0.231	0.323	0.517	0.361	0.187	0.180	0.202	0.224	0.082	0.075	0.000	0.000	0.028	0.000	0.014				
R	4.800	5.183	5.249	8.006	4.394	5.970	3.174	5.416	0.568	0.107	0.053	0.156	1.080	1.521	0.951				
S	23.673	13.063	11.273	14.863	24.095	15.550	17.718	13.937	9.341	6.024	15.483	24.236	6.947	5.393	7.239				
Shrub	3.212	11.005	12.521	10.090	8.482	11.151	15.360	7.240	4.100	1.777	0.637	1.471	15.135	16.527	10.385				
SR	0.224	0.030	0.061	0.047	1.578	0.527	0.065	0.536	8.2960	13.449	23.039	17.546	0.024	0.412	0.000				
SShr	1.694	2.025	1.613	1.031	3.685	4.896	3.891	3.618	2.733	0.898	0.000	0.798	1.501	2.981	1.482				
Sto	52.190	46.938	48.568	40.543	42.958	43.607	44.146	34.849	36.448	36.556	22.838	36.180	33.163	38.191	36.049				
Tr	3.326	1.945	1.666	1.321	2.453	5.441	3.894	2.623	4.305	4.148	7.286	12.054	3.330	7.736	1.645				
Tu	0.450	0.122	0.187	0.260	0.378	0.194	0.277	0.744	0.826	0.399	0.248	0.816	3.430	2.118	1.310				
V/An	2.076	2.818	3.8150	2.349	4.046	4.158	5.326	10.086	18.697	26.942	25.642	44.285	7.065	10.376	4.007				
Mosses																			

Примечание. 1–15 — названия синтаксонов см. рис. 2. Заливкой выделены синтаксоны производных сообществ: 2–3 — синтаксона 4; 5–7 — синтаксона 8.

F — критерий Фишера, p — уровень значимости. Обозначения групп ЖФ см. табл. 1. Жирным шрифтом выделены величины доли ЖФ, значимо отличающиеся по Tukey-тесту для большинства синтаксонов.

на третьем — кустарнички (SShr) либо кустарники (рис. 4). Обобщенная формула спектра мезофитных синтаксонов класса — Tr–Mosses–SShr/Shrub, значительна доля видов дерновинных ЖФ (Tu) по сравнению с другими лесными классами. Спектры ассоциаций порядка *Vaccinio uliginosi–Pinetalia sylvestris* сильно отличаются от спектров мезофитных синтаксонов класса. Преобладают мхи, на втором месте либо кустарнички (асс. *Vaccinio uliginosi–Pinetum sylvestris*), либо древесные ЖФ (асс. *Vaccinio uliginosi–Betuletum pubescentis*). В ассоциации сфагновых сосняков древесные ЖФ всего лишь на третьем месте, формула структуры этого синтаксона — Mosses–SShr–Tr. Это указывает на явный переходный характер сфагновых сосняков и на возможность размещения синтаксона как в классе бореальных лесов, так и открытых сфагновых болот.

Формула спектра ассоциаций класса черноольховых лесов *Alnetea glutinosae* — Tr–LR–SR, на четвертом месте мхи (рис. 4). Аналогичный спектр по первой триаде ЖФ у синтаксона из класса *Alno glutinosae–Populetea albae* — Tr–LR–SR, но в этих сообществах на четвертом месте кустарнички, и также среди всех рассмотренных лесных синтаксонов области здесь наиболее высокая доля однолетников/двулетников (An/Bi).

Среди травянистых многолетников основные группы — это длиннокорневищные и короткорневищные. Если рассматривать их соотношение по видовому богатству, то по относительной доле от числа видов в спектрах преобладают длиннокорневищные, а на втором месте — короткорневищные, лишь в синтаксоне широколиственных лесов соотношение этих групп обратное. С учетом покрытия соотношение этих двух групп такое же, как и по числу видов. Для лесов региона надо отметить некоторое противоречие со спектром флоры области, в котором по видовому богатству незначительно, но все же преобладают короткорневищные виды (Zhmylov et al., 2017). Скорее всего, это результат учета других типов растительных сообществ при оценке состава ЖФ для флоры области и большего участия луговых видов, среди которых высока доля короткорневищных. В целом считается, что число длиннокорневищных видов увеличивается с повышением увлажнения или аэрации почвы (Serebryakov, 1962; Bulokhov, Solomeshch, 2003). Высокая доля длиннокорневищных видов и меньшие значения для короткорневищных указывают на мезофитные условия местообитаний лесных сообществ области.

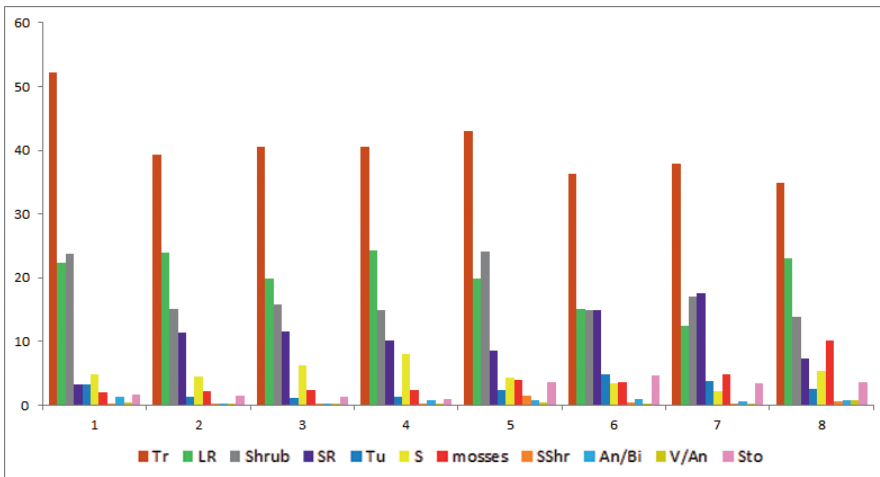


Рис. 3. Биоморфологические спектры синтаксонов класса *Carpino-Fagetea sylvatica*.

1–8 — номера синтаксонов (см. рис. 2). Обозначения ЖФ даны в табл. 1. В гистограммах не учтены ЖФ с долями менее 1 % во всех синтаксонах (корнеотпрысковые, луковичные/клубневые, полудревесные).

Biomorphological spectra of syntaxa of the class *Carpino-Fagetea sylvatica*.

1–8 — numbers (IDs) of syntaxa (see fig. 2). Symbols of LF are given in Table. 1. The histograms do not take into account LF with shares of less than 1 % in all syntaxa (root sprouting, bulbs/stem tubers, semi-woody plants).

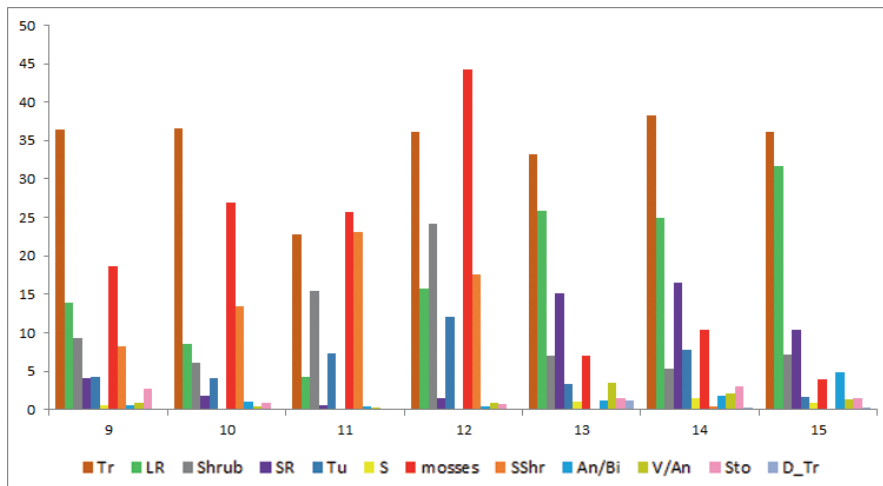


Рис. 4. Биоморфологические спектры синтаксонов класса *Vaccinio-Piceetea* (9–12), *Alnetea glutinosae* (13, 14) и *Alno glutinosae-Populetea albae* (15).

9–15 — номера синтаксонов (см. рис. 2). Обозначения ЖФ даны в табл. 1. В гистограммах не учтены ЖФ с долями менее 1 % во всех синтаксонах (корнеотпрысковые, луковичные/клубневые).

Biomorphological spectra of syntaxa of the class *Vaccinio-Piceetea* (9–12), *Alnetea glutinosae* (13, 14), and *Alno glutinosae-Populetea albae* (15).

9–15 — numbers (IDs) of syntaxa (see fig. 2). Symbols of LF are given in Table. 1. LF with shares of less than 1 % in all syntaxa (root sprouting, bulbs/stem tubers) are not taken into account in the histograms.

Вполне закономерно доля кустарничков выше в синтаксонах класса бореальных лесов — *Vaccinio-Piceetea*, и по числу видов, и по покрытию.

Стержнекорневые виды обычно связывают с относительно засушливыми местообитаниями (Serebryakov, 1962; Bulokhov, Solomeshch, 2003; Zhmylev et al., 2017), и их число увеличивается с уменьшением увлажнения почвы. Среди лесных сообществ их доля наиболее высока в синтаксонах класса *Carpino-Fagetea sylvatica* и непосредственно в широколиственных лесах — асс. *Mercurialis perennis-Quercetum roboris* (табл. 2). Соответственно их доля минимальна в сообществах бореальных, черноольховых и пойменных лесов.

Наибольшая доля дерновинных видов отмечена в олиготрофных сосняках и аналогичных березняках, их много также в болотно-травных березняках асс. *Filipendulo-Betuletum*. В целом доля этой группы ЖФ повышается с увеличением влажности. Группа не однородна по своему составу и включает рыхло- и плотнoderновинные формы. По их соотношению очевидны различия на уровне высших единиц: рыхлодерновинных больше в синтаксонах широколиственных лесов класса *Carpino-Fagetea sylvatica*, а также в мезофитных сообществах класса *Vaccinio-Piceetea*, а плотнoderновинных — в заболоченных лесах (рис. 5).

Ряд групп ЖФ можно отнести к категории редких для рассматриваемой флоры в силу их малочисленности. Доля вегетативных однолетников (V/An) наиболее высока в заболоченных синтаксонах класса *Alnetea glutinosae* независимо от их трофности, что подтверждает предположение о том, что видов этой группы много в водных и болотных сообществах (Zhmylev et al., 2011). Эти же синтаксоны, а также черноольшаники класса пойменных лесов — *Alno glutinosae-Populetea albae* отличаются повышенной долей полудревесных видов (D_Tr) за счет *Solanum dulcamara*, который имеет высокое постоянство в заболоченных лесах богатого питания.

В синтаксонах класса широколиственных лесов наиболее высока доля корнеотпрысковых (R) и столонообразующих (Sto) видов. В целом обе группы ЖФ связаны с нарушениями напочвенного покрова и пространственной неоднородностью сообществ. Доля корнеотпрысковых выше в сообществах класса широколиственных лесов (особенно в осинниках), хотя обнаруженные различия статистически не значимы (табл. 2). Корнеотпрысковые виды отсутствуют или их доля крайне низка в заболоченных олиготрофных и черноольховых сообществах. Более высокая доля корнеотпрысковых в сообществах класса широколиственных лесов может быть связана не только с нарушениями напочвенного покрова, но и с предпочтением корнеотпрысковыми видами местообитаний с некислыми почвами (Zhmylev et al., 2019). «Участие» столонообразующих видов больше всего в синтаксонах неморальных ельников асс. *Rhodobrya rosei-Piceetum*

abietis, как в условно-коренных сообществах, так и в производных. Вероятнее всего, это можно объяснить крайне небольшой численностью этой группы и наличием в ней *Fragaria vesca*, оптимум произрастания которой в лесах Московской обл. связан с сообществами, упомянутыми выше.

В Московской обл. доля производных лесов велика. По формационному составу преобладают березовые леса, которые по данным дистанционного зондирования составляют 30 % от лесопокрытой площади, леса из березы и осины — около 35 % всех лесов области (Morozova et al., 2022a). В разработанной классификации лесных сообществ области производные леса представлены фациями ассоциаций широколиственных лесов и неморальнотравных ельников. В качестве производных сообществ рассмотрены фации двух ассоциаций: *Mercurialo perennis–Quercetum roboris* и *Rhodobryo rosei–Piceetum abietis*. Спектры синтаксонов березовой фации и условно-коренных сообществ асс. *Mercurialo perennis–Quercetum roboris* в основном схожи между собой, а их формулы представлены как Tr–LR–Shrub (табл. 2). Для производных и условно-коренных сообществ асс. *Rhodobryo rosei–Piceetum abietis* различий больше: формула спектра производных фаций — Tr–Shrub–LR, условно-коренных — Tr–LR–Shrub. Помимо этого, есть различия в спектре осиновых фаций обеих ассоциаций: в них третье место в спектре занимают короткокорневищные виды. По группам редких ЖФ различий между производными и условно-коренными сообществами нет.

ОБСУЖДЕНИЕ

Большинство синтаксонов различаются между собой по биоморфологическим спектрам, но в первую очередь эти различия проявляются между синтаксонами разных классов. Такая общность структуры высших единиц отражает биогеографический аспект — историю формирования сообществ, тесно связанную с соответствующим флористическим комплексом (Loidi, 2020). Это обстоятельство подчеркивает адекватность проведенной классификации. Различий в спектрах между синтаксонами одного класса меньше, а иногда они отсутствуют. По биоморфологическим спектрам синтаксонов одного класса схожи между собой как на уровне крупных групп ЖФ, характеризующих ярусную структуру, так и более дробного их подразделения. Исключение составляют сообщества класса *Vaccinio-Piceetea*, которые сильно различаются по структуре и экологии, что сказывается на значительном варьировании их биоморфологических спектров. Резко различающиеся спектры этого класса — в первую очередь отражение взглядов на его объем и содержание. Так, на современном этапе в класс бореальных лесов включен порядок заболоченных сосновых сфагновых лесов (Mucina et al., 2016), в составе сообществ которых

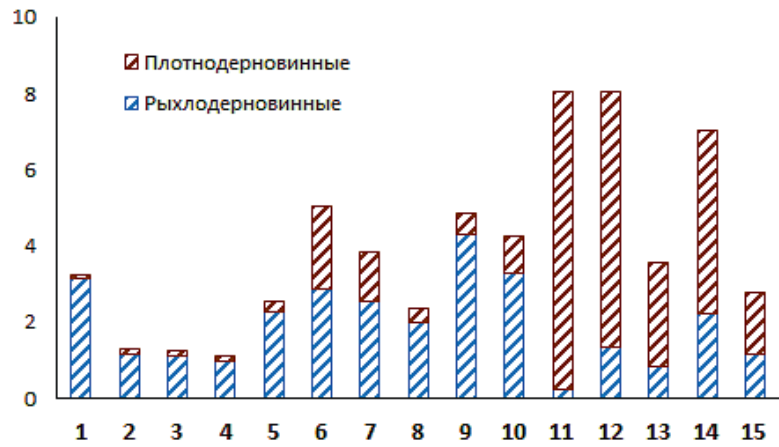


Рис. 5. Доли (% покрытия) рыхлoderновинных и плотнoderновинных видов в лесных синтаксонах Московской обл.

1–15 — номера синтаксонов (см. рис. 2).

Shares (% of coverage) of loose- and dense tufted species in forest syntaxa of the Moscow Region.

1–15 — numbers (IDs) of syntaxa (see Fig. 2).

значительно число видов класса открытых олиготрофных сфагновых болот.

Учитывая схожий набор спектров для синтаксонов одного класса, в сложных ситуациях, когда по видовому составу трудно решить, к какой высшей единице принадлежит синтаксон, возможно использование биоморфологических спектров как дополнительного критерия оценки структуры синтаксона. В нашем исследовании вопросы возникли при описании сосняков на сфагновых болотах. Синтаксон представляет собой переходный тип между растительностью верховых болот и заболоченными лесами. В разных регионах европейские заболоченные олиготрофные сосняки при почти одинаковом наборе видов и близкой структуре соответствуют разным синтаксонам (табл. 3). Некоторые европейские, а вслед за ними и российские исследователи (Prieditis, 1997; Semenishchenkov, 2016; Zelenkevich et al., 2016), относят эти сообщества к асс. *Vaccinio uliginosi–Pinetum sylvestris*, которая в настоящее время размещена в порядке *Vaccinio uliginosi–Pinetalia sylvestris* класса *Vaccinio-Piceetea* (Mucina et al., 2016). Однако по видовому составу, а также по разреженному древесному ярусу они очень схожи с облесенными сообществами класса олиготрофных сфагновых болот — *Oxycocco-Sphagneteta* (Zelenkevich et al., 2016). В публикации по верховым болотам Беларуси при описании облесенных болот приведены ассоциации, которые относятся к обоим вышеупомянутым классам: *Vaccinio uliginosi–Pinetum sylvestris* (*Vaccinio-Piceetea*) и *Sphagno recurvi–Pinetum sylvestris* (Kobendza 1930) Navrátilová in Chytrý et al. 2011 nom. invers. (*Oxycocco-Sphagneteta*) (Zelenkevich et al., 2016). Они близки по видовому составу, но тем не менее имеют структурные и экологические отличия. В сообществах асс. *Vaccinio uliginosi–Pinetum sylvestris* торфяная залежь менее мощная (0.2–1.8 м) по сравнению с асс. *Sphagno recurvi–Pinetum sylvestris* (1.5–5.0 м), а также меньше мощность сфагнового очеса: 10 и 17 см соответственно (Zelenkevich et al., 2016). По структуре ассоциации сфагновых сосняков из разных классов различаются по соотношению долей древесной ЖФ и мхов, а также по доле кустарничков (рис. 6). В синтаксонах класса бореальных лесов деревья

Таблица 3

Сравнение синтаксонов заболоченных сфагновых сосняков (*Vaccinio-Piceetea*) и облесенных олиготрофных болот (*Oxycocco-Sphagnetea*)
 Comparison of syntaxa of boggy sphagnum pine forests (*Vaccinio-Piceetea*) and forested oligotrophic bogs (*Oxycocco-Sphagnetea*)

Класс	<i>Vaccinio-Piceetea</i>			<i>Oxycocco-Sphagnetea</i>	
	1	2	3	4	5
Синтаксон	1	2	3	4	5
Среднее число видов в описании	18	13	15	12	21
Число описаний	19	22	50	57	12
Диагностические виды (д. в.) класса <i>Vaccinio-Piceetea</i>					
<i>Pinus sylvestris</i>	A	V	V	V	V
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	C	IV	IV	I	IV
<i>V. myrtillus</i>	C	V	V	III	I
<i>Pleurozium schreberi</i>	D	I	IV	V	V
<i>Dicranum polysetum</i>	D	II	II	IV	I
<i>Picea abies</i>	A	I	I	I	I
<i>Hylocomium splendens</i>	D	.	.	II	.
<i>Dicranum scoparium</i>	D	.	.	.	II
<i>Lycopodium annotinum</i>	C	I	I	I	.
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	D	.	.	I	.
Д. в. класса <i>Oxycocco-Sphagnetea</i>					
<i>Eriophorum vaginatum</i>	C	V	V	V	V
<i>Ledum palustre</i>	C	V	V	V	IV
<i>Sphagnum divinum</i>	D	I	V	V	V
<i>S. fallax/angustifolium</i>	D	V	V	V	IV
<i>Oxycoccus palustris</i>	C	IV	III	IV	V
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	C	V	I	V	V
<i>Andromeda polifolia</i>	C	III	I	IV	V
<i>Polytrichum strictum</i>	D	I	III	III	V
<i>Vaccinium uliginosum</i>	C	IV	III	V	I
<i>Empetrum nigrum</i>	C	.	.	III	II
<i>Sphagnum fuscum</i>	D	.	.	I	V
<i>Drosera rotundifolia</i>	C	I	.	.	IV
<i>Rubus chamaemorus</i>	C	I	.	I	.
<i>Aulacomnium palustre</i>	D	III	.	II	I
Прочие виды					
<i>Carex rostrata</i>	C	IV	.	.	I
<i>C. lasiocarpa</i>	C	III	I	I	.
<i>C. globularis</i>	C	I	I	I	II
<i>Betula pubescens</i>	A	III	V	III	I
<i>Calluna vulgaris</i>	C	.	.	III	II
<i>Melampyrum pratense</i>	C	I	.	III	I
<i>Carex nigra</i>	C	III	I	I	.
<i>Polytrichum commune</i>	D	V	.	I	.
<i>Salix cinerea</i>	B	III	II	I	.
<i>Betula pubescens</i>	B	V	.	.	.
<i>Sphagnum capillifolium</i>	D	.	IV	I	I
<i>Pinus sylvestris</i>	B	V	.	.	.
<i>Betula pubescens</i>	C	IV	.	.	.
<i>Pinus sylvestris</i>	C	IV	.	.	.
<i>Polytrichum juniperinum</i>	D	III	.	.	.
<i>Molinia caerulea</i>	C	I	II	I	.
<i>Frangula alnus</i>	B	II	II	.	.
<i>Carex pauciflora</i>	C	.	.	.	III
<i>Dactylorhiza maculata</i>	C	.	.	.	III
<i>Sphagnum balticum</i>	D	.	.	.	III

Примечание. Ярус: А — древесный, В — кустарниковый, С — травяно-кустарничковый, D — наземных мхов и лишайников.

Синтаксоны: 1–3 — асс. *Vaccinio uliginosi-Pinetum sylvestris* de Kleist 1929 (1 — Московская обл.; 2 — Брянская обл., Bulokhov, Solomeshch, 2003; 3 — Беларусь, Zelenkevich et al., 2016); 4 — асс. *Shagno recurvi-Pinetum sylvestris* (Kobendza 1930) Navrátilová in Chytrý et al. 2011 nom. invers. (Беларусь, Zelenkevich et al., 2016), 5 — асс. *Chamaedaphne calyculatae-Ledum palustre* Korotkov 1991 (Новгородская обл., Korotkov, 1991).

Жирным шрифтом обозначены диагностические виды ассоциаций, указанные в соответствии с оригинальными публикациями.

либо преобладают, либо могут быть на втором месте, но все-таки близки по покрытию со мхами, и в этих синтаксонах высока доля кустарничков. В сообществах класса *Oxycocco-Sphagnetea* мхи явно доминируют, а доли деревьев и кустарничков не слишком велики. По соотношению долей преобладающих групп ЖФ сфагновые сосняки Московской обл. больше соответствуют асс. *Vaccinio uliginosi-Pinetum sylvestris* класса бореальных лесов (рис. 6).

Один из вопросов, поставленных в данном исследовании — насколько условно-коренные леса отличаются по биоморфологическим спектрам от производных сообществ, формирующихся на их месте? Многие авторы отмечают, что в ходе сукцессии видовое разнообразие может сначала возрастать, а затем уменьшаться (Whittaker, 1980; Mirkin et al., 2001; Shirokikh et al., 2018; и др.). Если исходить из этой модели, известной как «парадокс падения видового разнообразия при достижении климакса», и понимать климакс как динамически равновесное состояние сообщества (Smirnova, Todorova, 2008), то можно было ожидать в производных лесах: а) повышение числа ЖФ, б) более высокую долю групп ЖФ, связанных с нарушениями. По этим показателям явных отличий для производных сообществ нет (рис. 3, табл. 2). Как было продемонстрировано ранее (Morozova et al., 2022a), если учитывать все ЖФ, а не их обобщенные группы, то их разнообразие выше в сообществах условно-коренных широколиственных лесов по сравнению с березняками и осинниками, в неморальнотравных ельниках и их производных различий в ЖФ нет. В целом отличия в биоморфологических спектрах условно-коренных и производных лесов небольшие, и их можно объяснить особенностями экологических режимов, формирующихся под воздействием преобладающего древесного вида. В неморальнотравных ельниках асс. *Rhodobryo rosei-Piceetum abietis* — это более высокая доля мхов, в осинниках фации *Populus tremula* этой ассоциации — короткорневищных видов, а в сосняках фации *Pinus sylvestris* — кустарников (*Corylus avellana*) и кустарничков. Что касается доли малолетников и корнеотпрысковых, виды которых связывают с нарушенными местобитаниями, то и они не обнаруживают явного предпочтения производных сообществ (рис. 3, табл. 2). Отсутствие различий в долях ЖФ, которые могут указывать на нарушенность сообществ, может быть объяснено несколькими причинами. Во-первых, именно в условно-коренных сообществах региона по сравнению с производными лесами в большей степени проявляется пространственная неоднородность как одна из черт их структурной организации. В первую очередь это связано с полидоминантностью, особенностями развития древесного полога и неравномерным распределением видов-эдикторов (Vasilevich, 1983; Maslov, 1990; Evstigneev, 2018). В них также хорошо выражена ветровально-вывальная мозаика и хорошо представлен валеж и в большей степени выражена деятельность разных групп животных (Evstigneev et al., 1999; Evstigneev, Korotkov, 2013). Благодаря этому увеличивается пространственная неоднородность и создаются условия для поселения видов разной экологии. В наибольшей степени эти явления свойственны сообществам неморальнотравных ельников. Во-вторых, описанные березовые и осиновые леса региона представлены спелыми сообществами и хорошо соответствуют условно-коренным лесам области. Больше сходство между

производными и условно-коренными лесами ассоциации широколиственных лесов предположительно связано с большим восстановительным потенциалом этих лесов в результате быстрых темпов сукцессии (Morozova et al., 2022a).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

ЖФ как значимый функциональный признак могут быть использованы при описании растительных сообществ, они адекватно отражают видовое богатство и структуру сообществ и подчеркивают экологические различия синтаксонов. Для лесных синтаксонов Московской обл. по соотношению долей ЖФ в сообществах построены биоморфологические спектры и показано, что эти спектры могут быть использованы в качестве признака в классификации растительности. Соответственно, биоморфологический спектр может служить дополнительным аргументом при размещении синтаксона в системе высших единиц.

В большей степени биоморфологические спектры хорошо отражают специфику синтаксонов высших единиц (классов, порядков). Для единиц более низкого ранга (ассоциаций, союзов) выявлено сходство биоморфологических спектров внутри синтаксона более высокой категории. Соотношения ЖФ в синтаксонах одного класса можно выразить в виде формулы, составленной по первой триаде преобладающих ЖФ в спектре.

По биоморфологическим спектрам производные леса Московской обл. слабо отличаются от сообществ условно-коренных лесов, что подчеркивает их относительно хорошее состояние и возможность перехода к условно-коренным лесам в ходе дальнейшей сукцессии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны всем участникам полевых работ, проводимых в Московской обл. в разное время, особенно Н. Г. Беляевой, А. Е. Гнеденко, Е. Г. Сусловой, Т. В. Черненьковой. Работа выполнена в рамках Госзадания ИГ РАН FMWS-2024-0007 (1021051703468-8) «Биотические, географо-гидрологические и ландшафтные оценки окружающей среды для создания основ рационального природопользования».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ackerly D. D., Cornwell W. K. 2007. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components // Ecology Letters. Vol. 10. P. 135–145. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.01006.x>.
- Box E. 1981. Predicting physiognomic vegetation types with climate variables // Vegetatio. Vol. 45. P. 27–39. <https://doi.org/10.1007/BF00119222>.

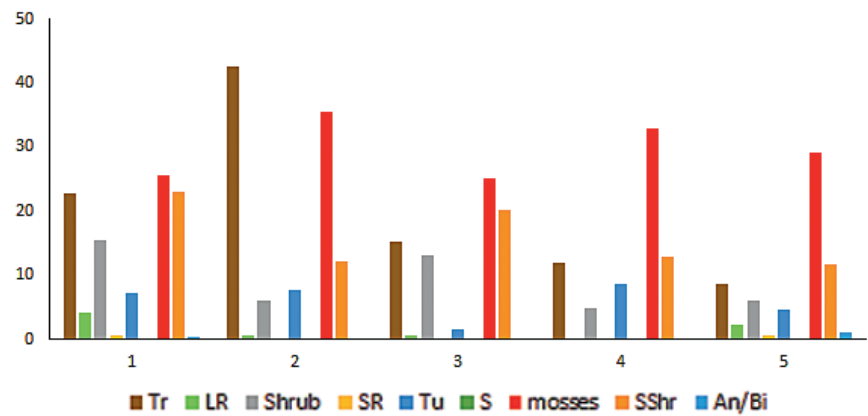


Рис. 6. Биоморфологические спектры синтаксонов заболоченных сфагновых сосняков класса *Vaccinio-Piceetea* (1–3) и облесенных болот класса *Oxycocco-Sphagneteae* (4–5).

1–3 – асс. *Vaccinio uliginosi–Pinetum sylvestris* (1 – Московская обл., 2 – Брянская обл., Bulokhov, Solomeshch, 2003, 3 – Беларусь, Zelenkevich et al., 2016); 4 – асс. *Sphagno recurvi–Pinetum sylvestris* (Беларусь, Zelenkevich et al., 2016), 5 – асс. *Chamaedaphno calyculatae–Ledetum palustris* Korotkov 1991 (Новгородская обл., Korotkov, 1991). Обозначения ЖФ см. табл. 1.

Biomorphological spectra of syntaxa of boggy sphagnum pine forests of the class *Vaccinio-Piceetea* (1–3) and forested bogs of the class *Oxycocco-Sphagneteae* (4–5).

1–3 – асс. *Vaccinio uliginosi–Pinetum sylvestris* (1 – Moscow Region, 2 – Bryansk Region, Bulokhov, Solomeshch, 2003, 3 – Belarus, Zelenkevich et al., 2016); 4 – асс. *Sphagno recurvi–Pinetum sylvestris* (Belarus, Zelenkevich et al., 2016), 5 – асс. *Chamaedaphno calyculatae–Ledetum palustris* Korotkov 1991 (Novgorod Region, Korotkov, 1991). For codes of LF see table 1.

- [Bulokhov] Булохов А. Д. 2004. Фитоиндикация и ее практическое применение. Брянск. 245 с.
- [Bulokhov, Solomeshch] Булохов А. Д., Соломещ А. И. 2003. Эколого-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья России. Брянск. 359 с.
- [Czererapov] Черепанов С. К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 992 с.
- [Chernenkova et al.] Черненькова Т. В., Морозова О. В., Беляева Н. Г., Пузаченко М. Ю. 2018. Современная организация лесных сообществ с участием широколиственных пород в зоне широколиственно-хвойных лесов (на примере Московской области) // Растительность России. № 33. С. 107–130. <https://doi.org/10.31111/vegus/2018.33.107>.
- [Chernenkova et al.] Черненькова Т. В., Суслова Е. Г., Морозова О. В., Беляева Н. Г., Котлов И. П. 2020. Биоразнообразие лесов Московского региона // Экосистемы: экология и динамика. Т. 4. № 3. С. 60–144. <https://doi.org/10.24411/1993-3916-2021-10134>.
- Čarni A., Juvan N., Košir P., Marinšek A., Paušič A., Šilc U. 2011. Plant communities in gradients // Plant Biosystems – An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology. Vol. 145(sup1). P. 54–64. <https://doi.org/10.1080/11263504.2011.602730>.
- Di Biase L., Pace L., Mantoni C., Fattorini S. 2021. Variations in Plant Richness, Biogeographical Composition, and Life Forms along an Elevational Gradient in a Mediterranean Mountain // Plants. 10(10), 2090. <https://doi.org/10.3390/plants10102090>.
- Díaz S., Cabido M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes // Trends in Ecology & Evolution. Vol. 16. N 11. P. 646–655. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2).
- Díaz S., Kattge J., Cornelissen J. H. C., Wright I. J., Lavorel S., Dray S., Reu B., Kleyer M., Wirth C., Prentice I. C., Garnier E., Bönsch G., Westoby M., Poorter H., Reich P. B., Moles A. T., Dickie J., Gillison A. N., Zanne A. E., Chave J., Wright S. J., Sheremet'ev S. N., Jactel H., Baraloto C., Cerabolini B., Pierce S., Shipley B., Kirkup D., Casanoves F., Joswig J. S., Günther A., Falczuk V., Rüger N., Mahecha M. D., Gorné L. D. 2016. The global spectrum of plant form and function // Nature.

- Vol. 529. P. 167–171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>.
- Evstigneev O. I. 2018. Ontogenetic scales of relation of trees to light (on the example of Eastern European forests) // Russian journal of ecosystem ecology. Vol. 3(3). P. 1–18. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-3-3>.
- [Evstigneev, Korotkov] *Евстигнеев О. И., Коротков В. Н.* 2013. Сукцессии сосновых лесов задровой местности в Неруссо-Деснянском полевье // Бюл. Брянского отд. РБО. № 1(1). С. 31–41.
- [Evstigneev et al.] *Евстигнеев О. И., Коротков В. Н., Беляков К. В., Браславская Т. Ю., Романовский А. М., Рубашко Г. Е., Сарычева Е. П., Федотов Ю. П.* 1999. Биогеоценологический покров Неруссо-Деснянского полевья: механизмы поддержания биологического разнообразия. Брянск. 176 с.
- Gallagher R. V., Leishman M. R. 2012. A global analysis of trait variation and evolution in climbing plants // Journal of Biogeography. Vol. 39. P. 1757–1771. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02773.x>.
- [Gattsuk] *Гатсух Л. Е.* 2010. Опыт применения спектров жизненных форм к характеристике сообществ // Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера: Материалы Всеросс. науч. конф. Киров. С. 55–66.
- Gillison A. N. 1981. Towards a functional vegetation classification // Vegetation Classification in Australia / Ed. A. N. Gillison & D. J. Anderson. Canberra. P. 30–41.
- Gillison A. N. 2013. Plant Functional Types and Traits at the Community, Ecosystem and World Level // Vegetation Ecology / Ed. E. van der Maarel & J. Franklin. 2nd ed. Chichester, U. K. P. 347–386. <https://doi.org/10.1002/9781118452592.ch12>.
- Gillison A. N. 2018. Latitudinal Variation in Plant Functional Types // Geographical Changes in Vegetation and Plant Functional Types, Geobotany Studies / Ed. A. M. Grellet et al. P. 21–57. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68738-4_2.
- Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A., Abolina A., Akatova T. V., Baisheva E. Z., Bardumov L. V., Baryakina E. A., Belkina O. A., Bezgodov A. G., Boychuk M. A., Cherdantseva V. Ya., Czernyadjeva I. V., Doroshina G. Ya., Dyachenko A. P., Fedosov V. E., Goldberg I. L., Ivanova E. I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovskiy S. G., Kharzinov Z. Kh., Kurbatova L. E., Maksimov A. I., Matkulov U. K., Manakyan V. A., Maslovskiy O. M., Napreenko M. G., Otnyukova T. N., Partyka L. Ya., Pisarenko O. Yu., Popova N. N., Rykovskiy G. F., Tubanova D. Ya., Zheleznova G. V., Zolotov V. I. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. Vol. 15. P. 1–130. <https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>.
- Klimeš L. 2003. Life-forms and clonality of vascular plants along an altitudinal gradient in E Ladakh (NW Himalayas) // Basic Appl. Ecol. Vol. 4(4). P. 317–328. <https://doi.org/10.1016/1439-1791-00163>.
- [Korablev et al.] *Кorableв А. П., Смирнов В. Э., Нешатаева В. Ю., Ханина Л. Г.* 2018. Жизненные формы растений и экотопический отбор в ходе первичной сукцессии на вулканических субстратах (Камчатка, Россия) // Изв. РАН. Серия биологическая. № 3. С. 290–300. <https://doi.org/10.7868/S0002332918030062>.
- [Korotkov] *Коротков К. О.* 1991. Леса Валдая. М. 160 с.
- [Kurnaeв] *Курнаев С. Ф.* 1973. Лесорастительное районирование СССР. М. 220 с.
- Lacorel S., Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail // Functional Ecology. Vol. 16. P. 545–556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>.
- Loidi J. 2020. The concept of vegetation class and order in phytosociological syntaxonomy // Vegetation Classification and Survey. Vol. 1. P. 163–167. <https://doi.org/10.3897/VCS/2020/59977>.
- Loidi J., Chytrý M., Jiménez-Alfaro B., Alessi N., Biurrun I., Campos J. A., Carni A., Fernández-Pascual E., Xavier Font Castell, Gholizadeh H., Indreica A., Kavğacı A., Knollová I., Naqinezhad A., Novák P., Nowak A., Škvorc Z., Tširipidis I., Vassilev K., Marcenò C. 2021. Life-form diversity across temperate deciduous forests of Western Eurasia: A different story in the understory // Journal of Biogeography. Vol. 48. P. 2932–2945. <https://doi.org/10.1111/jbi.14254>.
- [Maslov] *Маслов А. А.* 1990. Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. М. 160 с.
- [Maslov et al.] *Маслов Ф. А., Курченко Е. И., Ермакова И. М., Сугоркина Н. С., Петросян В. Г.* 2019. Особенности динамики жизненных форм травянистых растений луговых сообществ национального парка «Угра» при разных условиях антропогенного воздействия на основе данных многолетнего мониторинга // Социально-экологические технологии. Т. 9. № 2. С. 201–227. <https://doi.org/10.31862/2500-2961-2019-9-2-201-227>.
- McGill B. J., Enquist B. J., Weiher E., Westoby M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits // Trends in Ecology and Evolution. Vol. 21. N 4. P. 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>.
- Meneses Costa A. C. de, Moro M. F., Martins F. R. 2016. Raunkiaerian life-forms in the Atlantic forest and comparisons of life-form spectra among Brazilian main biomes // Brazilian Journal of Botany. Vol. 39. P. 833–844. <https://doi.org/10.1007/s40415-016-0281-z>.
- [Mirkin et al.] *Миркин Б. М., Коротков К. О., Морозова О. В., Наумова Л. Г.* 1984. Что такое класс в системе Браун-Бланке? // Бюл. МОИП. Отд. Биол. Т. 89. Вып. 3. С. 69–79.
- [Mirkin et al.] *Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И.* 2001. Современная наука о растительности. М. 264 с.
- Mirkin B. M., Shirokikh P. S., Martynenko V. B., Naumova L. G.* 2010. Analysis of Trends in the Formation of Species Richness of Plant Communities Using Syntaxonomy and Ecological Scales // Russian Journal of Ecology. Vol. 41. N 4. P. 249–253. <https://doi.org/10.1134/S106741361003001X>.
- [Morozova et al.] *Морозова О. В., Семенщников Ю. А., Тихонова Е. В., Беляева Н. Г., Кожевникова М. В., Черненкова Т. В.* 2017. Неморальнотравные ельники Европейской России // Растительность России. № 31. С. 33–58. <https://doi.org/10.31111/veg-rus/2017.31.33>.
- [Morozova et al.] *Морозова О. В., Беляева Н. Г., Гнеденко А. Е., Сулова Е. Г., Черненкова Т. В.* 2021. Синтаксономия и экология черноольшаников Московской области // Растительность России. № 42. С. 42–62. <https://doi.org/10.31111/veg-rus/2021.42.42>.
- [Morozova et al.] *Морозова О. В., Беляева Н. Г., Гнеденко А. Е., Жмылев П. Ю., Сулова Е. Г., Черненкова Т. В.* 2022а. Синтаксономическое разнообразие березовых и осиновых лесов Московской области на автоморфных почвах // Разнообразие растительного мира. № 2 (13). С. 30–56. <https://doi.org/10.22281/2686-9713-2022-2-30-56>.
- [Morozova et al.] *Морозова О. В., Семенщников Ю. А., Беляева Н. Г., Сулова Е. Г., Черненкова Т. В.* 2022б. Сложные боры: ботанико-географические различия, происхождение, распространение // Разнообразие растительного мира. № 3(14). С. 19–40. <https://doi.org/10.22281/2686-9713-2022-3-19-40>.
- Mucina L.* 1997. Classification of vegetation: Past, present and future // J. Veg. Sci. Vol. 8. P. 751–760. <https://doi.org/10.2307/3237019>.
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Carni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F. J. A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J. H. J., Lysenko T., Didukh Y. P., Pignatti S., Rodwell J. S., Capelo J., Weber H. E., Solomeshch A., Dimitropoulos P., Aguiar C., Hennekens S. M., Tichý L.* 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Appl. Veg. Sci. Vol. 19. (Suppl. 1). P. 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>.
- Petchey O. L., Gaston K. J.* 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition // Ecology Letters. Vol. 5(3). P. 402–411. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x>.
- Prieditis N.* 1997. Vegetation of wetland forests in Latvia // Ann. Bot. Fennici. Vol. 34. P. 91–108.
- [Rabotnov] *Работнов Т. А.* 1992. Фитоценология. М. 349 с.

- Raunkiaer C. 1934. The Life Forms of Plants and Statistical Plants Geography being the collected Papers of C. Raunkiaer. Oxford. 632 p.
- [Semenishchenkov] Семенищников Ю. А. 2016. Эколого-флористическая классификация как основа ботанико-географического районирования и охраны лесной растительности бассейна Верхнего Днепра (в пределах Российской Федерации). Дисс. ... докт. биол. наук. Уфа. 558 с.
- [Serebryakov] Серебряков И. Г. 1962. Экологическая морфология растений. М. 377 с.
- [Serebryakov] Серебряков И. Г. 1964. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Т. III. М.; Л. С. 146–205.
- Shirokikh P. S., Martynenko V. B., Baisheva E. Z. 2018. Changes to Species Diversity of Vegetation Communities during Restorative Successions in Different Types of Forests // The fourth International Scientific Conference on Ecology and Geography of Plants and Plant Communities, KnE Life Sciences. P. 204–210. <https://doi.org/10.18502/kl.v4i7.3240>.
- [Smirnova, Toropova] Смирнова О. В., Торопова Н. А. 2008. Сукцессия и климакс как экосистемный процесс // Успехи совр. биол. Т. 128. № 2. С. 129–144.
- [Vasilevich] Василевич В. И. 1983. Очерки теоретической фитоценологии. Л. 248 с.
- [Vasilevich] Василевич В. И. 2016. Функциональное разнообразие растительных сообществ // Бот. журн. Т. 101. № 7. С. 776–795. <https://doi.org/10.1134/S0006813616070024>.
- Wang G., Zhou G., Yang L., Li Z. 2003. Distribution, species diversity and life-form spectra of plant communities along an altitudinal gradient in the northern slopes of Qilianshan Mountains, Gansu, China // Plant Ecology. Vol. 165. P. 169–181. <https://doi.org/10.1023/A:1022236115186>.
- Westoby M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme // Plant and Soil. Vol. 199. P. 213–227. <https://doi.org/10.1023/A:1004327224729>.
- [Whittaker] Уиттекер Р. 1980. Сообщества и экосистемы. М. 327 с.
- [Yurtsev] Юрцев Б. А. 1976. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Проблемы экологической морфологии растений. М. С. 9–44.
- [Zaugolnova, Morozova] Заугольнова Л. Б., Морозова О. В. 2004. Распространение и классификация неморально-бореальных лесов // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 2. М. С. 13–62.
- [Zelenkevich et al.] Зеленкевич Н. А., Груммо Д. Г., Созинов О. В., Галанина О. В. 2016. Флора и растительность верховых болот Беларуси. Минск. 244 с.
- [Zhmyulev et al.] Жмылёв П. Ю., Алексеев Ю. Е., Картухина Е. А., Баландин С. А. 2005. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учебное пособие. М. 256 с.
- [Zhmyulev et al.] Жмылёв П. Ю., Алексеев Ю. Е., Морозова О. В. 2017. Биоморфологическое разнообразие сосудистых растений Московской области. Дубна. 325 с.
- [Zhmyulev et al.] Жмылёв П. Ю., Картухина Е. А., Шитунова А. Г. 2011. Вегетативные малолетники ЗБС: таксономическое, биоморфологическое и эколого-ценологическое разнообразие // Тр. Звенигородской биол. станции им. С. Н. Скадовского. Т. 5. М. С. 86–96.
- [Zhmyulev et al.] Жмылёв П. Ю., Лазарева Г. А., Морозова О. В., Татаренко И. В. 2019. Корнеотпрысковые растения: обзор возможной повестки // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 124. Вып. 5. С. 40–54.
- Vasilevich, 2016). Functional diversity is assessed by a set of species properties, one of the commonly used species traits is the life form of species. Life forms (LF) reflect the adaptation of plants to macro- and micro-ecological habitat conditions and characterize the structure of communities. When classifying communities, a taxonomic only approach may have limitations (Mucina, 1997), but despite this, the use of species traits to assess community type and structure is not sufficient. The main questions of this paper: 1) How do the spectra of life forms (biomorphological spectra) look like in different types of forest communities? 2) Are differences in species composition reflected in the biomorphological spectra of forest communities? And how are differences in life form spectra exhibited for different categories of the classification system? 3) Are secondary forests different from native forests by their biomorphological spectra?

The study of the structure of syntaxa is based on the forest communities of the Moscow Region (Morozova et al., 2017, 2021, 2022 a, b; Chernenkova et al., 2018), located in the center of the Russian Plain. According to remote sensing data, the forests cover 51 % of region area (Chernenkova et al., 2020). Classification of forests was performed by the Braun-Blanquet approach. The forests of the Moscow Region belong to 10 associations of 4 classes of forest vegetation: *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939, *Carpino-Fagetea* Jakucs ex Passarge 1968, *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946, *Alno-Populetea albae* P. Fukarek et Fabijanic 1968. More than a third part of the forests are secondary, they represent the facies of zonal associations, which they replaced. Taking into account the facies of secondary forests, the analysis was performed for 15 syntaxa. The classification of LF was carried out according to the Serebryakov system with additions (Zhmyulev et al., 2017). The variety of LF of vascular plants was summarized in 13 large groups according to the state of skeletal axes, type of root system, and life longevity (Table 1). The shares of LF groups were calculated as weighted by coverage. To compile a “complete” portrait of communities, we included the proportion of bryophytes in the spectrum. Differences between syntaxa in terms of LF shares were analyzed using analysis of variance (ANOVA).

A clear connection was revealed between the number of LF and the number of species of vascular plants in the communities: the more species, the more LF. For logarithmic values, it has a linear form (Fig. 1), however, to assert or refute the universality of the direct relationship between species and functional diversity, it is necessary to expand the testing units from different vegetation classes.

For the considered syntaxa, the proportions of LF groups in communities differ significantly ($F = 21.971$, $p = 0.00001$). Basically, differences appear between syntaxa of different classes, i.e. within the same class, syntaxa according to the corresponding LF may not be differentiated (Table 2, Figs. 2–4).

Formulas for the highest classification units have been compiled according to the predominant LF groups. Thus, in LF spectra of the *Carpino-Fagetea* class, trees LF (Tr) predominate; second and third places are occupied by long-rhizome herbaceous perennials (LR) and shrubs (Shrub), followed by short rhizome herbaceous perennials (SR) (Fig. 3). In general, the spectrum of syntaxa of this class can be represented as Tr–LR–Shrub or или Tr–LR–Shrub. The *Carpino-Fagetea* syntaxa are also characterized by the highest proportion of taproots (S), an increased proportion of bulbs/stem tubers (Bu) and root sprouting (R) species among herbaceous perennials

Получена 11 сентября 2023 г.
Подписана в печать 16 января 2024 г.

SUMMARY

Along with the species composition and richness of species, an important component of the communities structure is the ratio of groups of species that perform similar functions, the so-called functional diversity (Ackerly and Cornwell, 2007; Diaz et al., 2007;

in at least one of the syntaxa of the class. According to the biomorphological spectra, secondary forests of the Moscow Region differ slightly from the communities of native forests, which emphasizes their relatively good state and the possibility of transition to native forests in the course of further succession.

In the *Vaccinio-Piceetea*, trees predominate, followed by mosses and dwarf shrubs (SShr) or shrubs. The generalized formula for the spectrum of mesophytic syntaxa of this class is Tr–Mosses–SShr/Shrub (Fig. 4). A significant proportion of tufted LF species (Tu) is recorded in this class compared to other forest classes. However, the biomorphological spectra of different communities of this class differ greatly, which reflects the modern view on the syntaxa system. In contrast to the mesophytic communities of the boreal forest class, the spectra of associations of the order *Vaccinio uliginosi–Pinetalia sylvestris* Passarge 1968 are dominated by mosses, followed by either shrubs (ass. *Vaccinio uliginosi–Pinetum* de Kleist 1929) or trees LF (ass. *Vaccinio uliginosi–Betuletum* Libb. 1933). Structure formula of the syntaxon of sphagnum pine forests is Mosses–SShr–Tr. This indicates a clear transitional character of boggy pine communities and the possibility of placing the association both in the class of boreal forests and in the class of open sphagnum bogs of the class *Oxycocco-Sphagnetea* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946 (Table 4). However, according to the results of comparison of biomorphological spectra between boggy pine forests and forested open bogs (Fig. 6), sphagnum pine forests of the Moscow Region are assigned to ass. *Vaccinio uliginosi–Pinetum* of the class *Vaccinio-Piceetea*.

The spectrum formula of associations included in the class of black alder forests *Alnetea glutinosae* is Tr–LR–SR, with mosses on the fourth place (Fig. 4). A similar biomorphological spectrum is for a syntaxon from the class *Alno–Populetea albae*, but in these communities, shrubs are on the fourth place, and among the all considered forest syntaxa of the Region, the proportion of annuals/biennials (An/Bi) is the highest here.

The revealed patterns can be used to characterize communities, they adequately reflect the species richness, structure of communities and emphasize the ecological differences of syntaxa and can be an additional argument for placing the syntaxon in the system of higher units.

REFERENCES

- Ackerly D. D., Cornwell W. K. 2007. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*. 10: 135–145. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.01006.x>.
- Box E. 1981. Predicting physiognomic vegetation types with climate variables. *Vegetatio*. 45: 27–39. <https://doi.org/10.1007/BF00119222>.
- Bulokhov A. D. 2004. *Fitoindicatsiya i eyo prakticheskoe primenenie* [Phytoindication and its practical application]. Bryansk. 245 p. (In Russian).
- Bulokhov A. D., Solomeshch A. I. 2003. *Ekologo-floristicheskaya klassifikatsiya lesov Yuzhnogo Nechernozem'ya* [Ecological and floristic classification of forests in the Southern Non-Black Earth Region]. Bryansk. 359 p. (In Russian).
- Czerepanov S. K. 1995. *Sosudistye rasteniya Rossii i sprovednykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR)* [Vascular plants of Russia and adjacent states (within the former USSR)]. St. Petersburg. 992 p. (In Russian).
- Chernenkova T. V., Morozova O. V., Belyaeva N. G., Puzachenko M. Yu. 2018. Actual organization of forest communities with broad-leaved trees in broad-leaved-coniferous zone (with Moscow Region as an example). *Rastitel'nost' Rossii*. 33: 107–130. (In Russian). <https://doi.org/10.31111/vegrus/2018.33.107>.
- Chernenkova T. V., Suslova E. G., Morozova O. V., Belyaeva N. G., Kotlov I. P. 2020. Forest biodiversity of Moscow Region. *Ekosistemy: ekologiya i dinamika*. 4(3): 60–144. (In Russian). <https://doi.org/10.24411/1993-3916-2021-10134>.
- Čarni A., Juvan N., Košir P., Marinšek A., Paušič A., Šilc U. 2011. Plant communities in gradients. *Plant Biosystems – An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*. 145(1): 54–64. <https://doi.org/10.1080/011263504.2011.602730>.
- de Meneses Costa A. C., Moro M. F., Martins F. R. 2016. Raunkiaerian life-forms in the Atlantic forest and comparisons of life-form spectra among Brazilian main biomes. *Brazilian Journal of Botany*. 39: 833–844. <https://doi.org/10.1007/s40415-016-0281-z>.
- Di Biase L., Pace L., Mantoni C., Fattorini S. 2021. Variations in Plant Richness, Biogeographical Composition, and Life Forms along an Elevational Gradient in a Mediterranean Mountain. *Plants*. 10(10): 2090. <https://doi.org/10.3390/plants10102090>.
- Díaz S., Cabido M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*. 16(11): 646–655. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2).
- Díaz S., Kattge J., Cornelissen J. H. C., Wright I. J., Lavorel S., Dray S., Reu B., Kleyer M., Wirth C., Prentice I. C., Garnier E., Bönsch G., Westoby M., Poorter H., Reich P. B., Moles A. T., Dickie J., Gillison A. N., Zanne A. E., Chave J., Wright S. J., Sheremet'ev S. N., Jactel H., Baraloto C., Cerabolini B., Pierce S. S., Shipley B., Kirkup D., Casanoves F., Joswig J. S., Günther A., Falczuk V., Rüger N., Mahecha M. D., Gorné L. 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature*. 529: 167–171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>.
- Evstigneev O. I. 2018. Ontogenetic scales of relation of trees to light (on the example of Eastern European forests). *Russian journal of ecosystem ecology*. 3(3): 1–18. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-3-3>.
- Evstigneev O. I., Korotkov V. N. 2013. Suktsessii sosnovykh lesov zandrovoi mestnosti v Nerusso-Desnyanskom polesie [Successions of pine forests in the zander area in the Nerusso-Desnyansky woodlands]. *Bulletin of the Bryansk department of the Russian botanical society*. 1(1): 31–41. (In Russian).
- Evstigneev O. I., Korotkov V. N., Belyakov K. V., Braslavskaya T. Yu., Romanovskiy A. M., Rubashko G. E., Sarycheva E. P., Fedotov Yu. P. 1999. *Biogeotsenoticheskiy pokrov Nerusso-Desnyanskogo polesiya: mekhanizmy podderzhaniya biologicheskogo raznoobraziya* [Biogeocenotic cover of the Nerusso-Desnyansky woodlands: mechanisms for maintaining biological diversity]. Bryansk. 176 p. (In Russian).
- Gallagher R. V., Leishman M. R. 2012. A global analysis of trait variation and evolution in climbing plants. *Journal of Biogeography*. 39: 1757–1771. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02773.x>.
- Gattsuk L. E. 2010. Opyt primeneniya spektrov zhiznennykh form k kharakteristike soobshchestv [Experience in the application of spectra of life forms to the characteristics of communities]. *Biomorfologicheskkiye chteniya k 150-letiyu so dnya rozhdeniya K. Raunkiyyera: Materialy Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii*. Kirov. P. 55–66. (In Russian).
- Gillison A. N. 1981. Towards a functional vegetation classification. *Vegetation Classification in Australia* / Eds A. N. Gillison & D. J. Anderson. Canberra. P. 30–41.
- Gillison A. N. 2013. Plant Functional Types and Traits at the Community, Ecosystem and World Level. *Vegetation Ecology* / Ed. E. van der Maarel & J. Franklin. 2nd ed. Chichester, U. K. P. 347–386. <https://doi.org/10.1002/9781118452592.ch12>.
- Gillison A. N. 2018. Latitudinal Variation in Plant Functional Types. *Geographical Changes in Vegetation and Plant Functional Types, Geobotany Studies* / Ed. A. M. Grellet et al. P. 21–57. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68738-4_2.
- Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A., Abolina A., Akatova T. V., Baisheva E. Z., Bardunov L. V.,

- Baryakina E. A., Belkina O. A., Bezgodov A. G., Boychuk M. A., Cherdantseva V. Ya., Czernyadjeva I. V., Doroshina G. Ya., Dyachenko A. P., Fedosov V. E., Goldberg I. L., Ivanova E. I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S. G., Kharzinov Z. Kh., Kurbatova L. E., Maksimov A. I., Mamatkulov U. K., Manakyan V. A., Maslovsky O. M., Napreenko M. G., Otnyukova T. N., Partyka L. Ya., Pisarenko O. Yu., Popova N. N., Rykovsky G. F., Tubanova D. Ya., Zheleznova G. V., Zolotov V. I. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*. 15: 1–130. <https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>.
- Klimes L. 2003. Life-forms and clonality of vascular plants along an altitudinal gradient in E Ladakh (NW Himalayas). *Basic and Applied Ecology* 4(4): 317–328. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00163>.
- Korablev A. P., Smirnov V. E., Neshataeva V. Yu., Khaniina L. G. 2018. Plant Life-Forms and Environmental Filtering During the Primary Succession on Loose Volcanic Substrata (Kamchatka, Russia). *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya*. 3: 290–300. <https://doi.org/10.7868/S0002332918030062>.
- Korotkov K. O. 1991. *Lesy Valdai* [Forests of Valdai]. Moscow. 160 p.
- Kurnaev S. F. 1973. *Lesorastitelnoe rayonirovanie SSSR* [Forest zoning of the USSR]. Moscow. 220 p. *(In Russian)*.
- Lavorel S., Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*. 16: 545–556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>.
- Loidi J. 2020. The concept of vegetation class and order in phytosociological syntaxonomy. *Vegetation Classification and Survey*. 1: 163–167. <https://doi.org/10.3897/VCS/2020/59977>.
- Loidi J., Chytrý M., Jiménez-Alfaro B., Alessi N., Biurrun I., Campos J.A., Čarni A., Fernández-Pascual E., Xavier Font Castell, Gholizadeh H., Indreica A., Kavgaci A., Knollová I., Naqinezhad A., Novák P., Nowak A., Skvorc Z., Tsiripidis I., Vassilev K., Marcenò C. 2021. Life-form diversity across temperate deciduous forests of Western Eurasia: A different story in the understory. *Journal of Biogeography*. 48: 2932–2945. <https://doi.org/10.1111/jbi.14254>.
- Maslov A. A. *Kolichestvennyy analiz gorizontальной struktury lesnykh soobshchestv* [Quantitative analysis of the horizontal structure of forest communities]. Moscow. 160 p. *(In Russian)*.
- Maslov F. A., Kurchenko E. I., Ermakova I. M., Sugorkina N. S., Petrosyan B. G. 2019. Osobennosti dinamiki zhiznennykh form travyanistykh rasteniy lugovykh soobshchestv natsionalnogo parka “Ugra” pri raznykh usloviyakh antropogennogo vozdeistviya na osnove dannykh mnogoletnego monitoringa [Features of the dynamics of life forms of herbaceous plants in the meadow communities of the National Park “Ugra” under different conditions of anthropogenic impact based on long-term monitoring data]. *Sotsialno-ekologicheskie tekhnologii*. 9(2): 201–227. <https://doi.org/10.31862/2500-2961-2019-9-2-201-227>.
- McGill B. J., Enquist B. J., Weiher E., Westoby M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*. 21(4): 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>.
- Mirkin B. M., Korotkov K. O., Morozova O. V., Naumova L. G. 1984. Chto takoe klass v sisteme Braun-Blanke? [What is a class in the Braun-Blanquet system?]. *Bull. Soc. Nat. Moscove. Otdel biologicheskiiy*. 89(3): 69–79. *(In Russian)*.
- Mirkin B. M., Naumova L. G., Solomeshch A. I. 2001. *Sovremennaya nauka o rastitelnosti* [Modern plant science]. Moscow. 264 p. *(In Russian)*.
- Mirkin B. M., Shirokikh P. S., Martynenko V. B., Naumova L. G. 2010. Analysis of Trends in the Formation of Species Richness of Plant Communities Using Syntaxonomy and Ecological Scales. *Russian Journal of Ecology*. 41(4): 249–253. <https://doi.org/10.1134/S106741361003001X>.
- Morozova O. V., Semenishchenkov Yu. A., Tikhonova E. V., Belyaeva N. G., Kozhevnikova M. V., Chernenkova T. V. 2017. Nemoral herb spruce forests of the European Russia. *Rastitel'nost' Rossii*. 31: 33–58. *(In Russian)*. <https://doi.org/10.31111/vegus/2017.31.33>.
- Morozova O. V., Belyaeva N. G., Gnedenko A. E., Suslova E. G., Chernenkova T. V. 2021. Syntaxonomy and ecology of the Moscow Region black alder communities. *Rastitel'nost' Rossii*. 42: 42–62. *(In Russian)*. <https://doi.org/10.31111/vegus/2021.42.42>.
- Morozova O. V., Belyaeva N. G., Gnedenko A. E., Zhmylev P. Yu., Suslova E. G., Chernenkova T. V. 2022a. Syntaxonomical diversity of birch and aspen forests on automorphous soils in the Moscow Region. *Raznoobrazie rastitel'nogo mira*. 2(13): 30–56. *(In Russian)*. <https://doi.org/10.22281/2686-9713-2022-2-30-56>.
- Morozova O. V., Semenishchenkov Yu. A., Belyaeva N. G., Suslova E. G., Chernenkova T. V. 2022b. Composite pine forests: botanico-geographical differences, origin, distribution. *Raznoobrazie rastitel'nogo mira*. 3(14): 19–40. *(In Russian)*. <https://doi.org/10.22281/2686-9713-2022-3-19-40>.
- Mucina L. 1997. Classification of vegetation: Past, present and future. *Journal of Vegetation Science*. 8: 751–760. <https://doi.org/10.2307/3237019>.
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F. J. A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J. H. J., Lysenko T., Didukh Y. P., Pignatti S., Rodwell J. S., Capelo J., Weber H. E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S. M., Tichý L. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*. 19(Suppl. 1): 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>.
- Petchev O. L., Gaston K. J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*. 5(3): 402–411. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x>.
- Prieditis N. 1997. Vegetation of wetland forests in Latvia. *Ann. Bot. Fennici*. 34: 91–108.
- Rabotnov T. A. 1992. *Fitotsenologiya* [The phytocoenology]. Moscow. 349 p. *(In Russian)*.
- Raunkiaer C. 1934. *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography being the collected*. Papers of C. Raunkiaer. Oxford. 632 p.
- Semenishchenkov Yu. A. 2016. *Ekologo-floristicheskaya klassifikatsiya kak osnova botaniko-geograficheskogo rayonirovaniya i okhrany lesnoy rastitelnosti basseyna Verkhnego Dnepra (v predelakh Rossiiskoy Federatsii): Diss. ... dokt. biol. nauk* [Ecological and floristic classification as the basis of botanical and geographical zoning and protection of forest vegetation of the Upper Dnieper basin (within the Russian Federation): Doct. thesis]. Ufa. 558 p. *(In Russian)*.
- Serebryakov I. G. 1962. *Ekologicheskaya morfologiya rasteniy* [Ecological morphology of plants]. Moscow. 377 p. *(In Russian)*.
- Serebryakov I. G. 1964. Zhiznennyye formy vysshikh rasteniy i ikh izuchenie [Life forms of higher plants and their study]. *Polevaya geobotanika*. T. III. Moscow, Leningrad. P. 146–205. *(In Russian)*.
- Shirokikh P. S., Martynenko V. B., Baisheva E. Z. 2018. Changes to Species Diversity of Vegetation Communities during Restorative Successions in Different Types of Forests. *The fourth International Scientific Conference on Ecology and Geography of Plants and Plant Communities, KnE Life Sciences*. P. 204–210. <https://doi.org/10.18502/cls.v4i7.3240>.
- Smirnova O. V., Toropova N. A. 2008. Suktsessiya i klimaks kak ekosistemnyi protsess [Succession and climax as an ecosystem process]. *Uspekhi sovremennoy ekologii*. 128(2): 129–144. *(In Russian)*.
- Vasilevich V. I. 1983. *Ocherki teoreticheskoy fitotsenologii* [Essays on theoretical phytocoenology]. Leningrad. 248 p. *(In Russian)*.
- Vasilevich V. I. 2016. Functional diversity in plant communities. *Botanicheskiiy zhurnal*. 101(7): 776–795. *(In Russian)*. <https://doi.org/10.1134/S0006813616070024>.
- Wang G., Zhou G., Yang L., Li Z. 2003. Distribution, species diversity and life-form spectra of plant communities along an altitudinal gradient in the northern slopes of

- Qilianshan Mountains, Gansu, China. *Plant Ecology*. 165: 169–181. <https://doi.org/10.1023/A:1022236115186>.
- Westoby M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*. 199: 213–227. <https://doi.org/10.1023/A:1004327224729>.
- Whittaker R. 1980. *Communities and Ecosystems*. Moscow. 327 p. (*In Russian*).
- Yurtsev B. A. 1976. Zhiznennyye formy: odin iz uzlovykh obektov botaniki [Life forms: one of the key objects of botany]. *Problemy ekologicheskoy morfologii rasteniy*. Moscow. P. 9–44. (*In Russian*).
- Zaugolnova L. B., Morozova O. V. 2004. Rasprostraneniye i klassifikatsiya nemoralno-borealnykh lesov [Distribution and classification of nemoral-boreal forests]. *Vostochnoevropayskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost*. Part. 2. Moscow. P. 13–62. (*In Russian*).
- Zelenkevich N. A., Grummo D. G., Sozinov O. V., Galanina O. V. 2016. *Flora i rastitelnost verkhovykh bolot Belarusi* [Flora and Vegetation of the Raised Bogs of Belarus]. Minsk. 244 p. (*In Russian*).
- Zhmylev P. Yu., Alekseev Yu. E., Karpukhina E. A., Balandin S. A. 2005. *Biomorfologiya rasteniy: illiustrirovannyy slovar. Uchebnoye posobie*. [Biomorphology of plants: illustrated dictionary. Study Guide]. Moscow. 256 p. (*In Russian*).
- Zhmylev P. Yu., Alekseev Yu. E., Morozova O. V. 2017. *Biomorfologicheskoe raznoobrazie sosudistykh rasteniy Moskovskoy oblasti* [Biomorphological diversity of vascular plants of Moscow Region]. Dubna. 325 p. (*In Russian*).
- Zhmylev P. Yu., Karpukhina E. A., Shipunova A. G. 2011. Vegetativnyye maloletniki ZBS: taksonomicheskoe, biomorfologicheskoe i ekologo-tsenoticheskoe raznoobrazie [Vegetative pseudoannuals of ZBS: taxonomic, biomorphological and ecological-coenotic diversity]. *Trudy Zvenigorodskoy biologicheskoy stantsii im. S. N. Skadovskogo*. 5: 86–96. (*In Russian*).
- Zhmylev P. Yu., Lazareva G. A., Morozova O. V., Tatarenko I. V. 2019. Root sprouting plants: insight of agenda. *Bull. Soc. Nat. Moscow. Otdel biologicheskiiy*. 124(5): 40–54. (*In Russian*).