
БИОРАЗНООБРАЗИЕ ЛАНДШАФТОВ И БИОИНДИКАЦИЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Научная статья

УДК 58.02: 630*182.21

DOI: 10.18384/2712-7621-2025-4-58-69

ДИНАМИКА ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО ЯРУСА ФИТОЦЕНОЗА ЕЛЬНИКА ЗЕЛЕНЧУКОВОГО В ТЕЧЕНИЕ 9 ЛЕТ ПОСЛЕ ВСПЫШКИ ЧИСЛЕННОСТИ КОРОЕДА-ТИПОГРАФА

© СС ВУ Каплевский А. А.¹, Уланова Н. Г.²

¹ *Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова
г. Москва, Российская Федерация
e-mail: Dron_of_geobot@list.ru; ORCID: 0009-0006-3018-3444*

² *Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова
г. Москва, Российская Федерация
e-mail: Nulanova@mail.ru; ORCID: 0000-0001-5364-940x*

Поступила в редакцию 05.06.2025

После доработки 12.09.2026

Принята к публикации 03.10.2025

Аннотация

Цель. Выявление особенностей динамики травяно-кустарничкового яруса фитоценоза ельника зеленчукового после гибели древостоя в сравнении с фитоценозом после сплошной вырубki и исходным лесом.

Процедура и методы. В 2012 г. в ельнике зеленчуковом после гибели ели в результате вспышки численности короеда-типографа заложены 3 постоянные пробные площади по 800 м² (20×40 м). Первая — на участке с неповреждённым древостоем ели (контроль), вторая — в ельнике зеленчуковом с погибшим древостоем ели (короедник), третья — на сплошной санитарной вырубке сухостоя ели (вырубка). Все пробные площади расположены в исходно едином фитоценозе. Каждая пробная площадь разбита на 8 площадок размером 10×10 м². Исследования проводились ежегодно с 2014 по 2022 г. по единой методике. Для каждой площадки каждой пробной площади ежегодно выявлен полный видовой состав растений и их принадлежность к ценоотическим группам. Проведена статистическая обработка собранных данных, вычислены средние значения числа видов на 3 пробных площадях и средние значения числа видов по ценоотическим группам, проведено их сравнение. Значимость различий выборок числа видов на пробных площадях определены с помощью *Mann-Whitney U test* в программе STATISTICA6.

Результаты. В сообществе с погибшим и не вырубленным древостоем ели произошло долговременное значимое увеличение ($p < 0,05$) числа сорно-лесных видов и кратковременное — луговых. Ценоотический спектр сохранился близким к исходному лесу за весь период наблюдений. Развитие фитоценоза вырубki прошло через травяную и кустарниковую стадии, со значительным повышением фиторазнообразия. Значимо увеличилось число лесо-луговых, луговых, сорных, сорно-лесных, сорно-луговых видов, появились болотные виды. Число лесных видов в первый год исследования меньше, а во второй — больше, чем в контроле. Всплеск разнообразия видов на вырубке произошёл не в первый год исследований, а в последующий. На 7 год развития сообществ вырубki и ельника с сохранённым сухостоем ели ценоотический спектр видов приблизился к исходному лесу.

Теоретическая и/или практическая значимость мониторинговых длительных исследований в типичных ельниках европейской части России велика, т. к. позволила понять естественные природные механизмы динамики еловых фитоценозов после массового усыхания древостоя ели при сохранении погибшего древостоя. Огромные

площади погибших ельников в 2012–2014 гг. от вспышки численности короеда-типографа в Московской области поставили вопрос об оптимальных мерах восстановления лесов. Мониторинг динамики изменения травяно-кустарничкового яруса позволил понять изменения экологических и фитоценологических условий при разных сценариях лесоводственной практики и решить вопрос о необходимости проведения сплошных санитарных рубок погибших ельников.

Ключевые слова: видовое разнообразие, динамика растительности, еловой лес, короед, сукцессия

Для цитирования:

Каплевский А. А., Уланова Н. Г. Динамика травяно-кустарничкового яруса фитоценоза ельника зеленчукового в течение 9 лет после вспышки численности короеда-типографа // Географическая среда и живые системы. 2025. № 4. С. 58–69. DOI: 10.18384/2712-7621-2025-4-6-58-69

Original Article

DYNAMICS OF THE HERBACEOUS LAYER OF SPRUCE FOREST PHYTOCOENOSIS FOR NINE YEARS AFTER A BARK BEETLE OUTBREAK

© CC BY A. Kaplevsky¹, N. Ulanova²

¹ Lomonosov Moscow State University
Moscow, Russian Federation

e-mail: Dron_of_geobot@list.ru; ORCID: 0009-0006-3018-3444

² Lomonosov Moscow State University
Moscow, Russian Federation

e-mail: Nulanova@mail.ru; ORCID: 0000-0001-5364-940x

Received 05.06.2025

Revised 12.09.2026

Accepted 03.10.2025

Abstract

Aim. Investigation of dynamics of the herbaceous layer of the phytocoenosis of spruce forest after the death of the spruce stand in comparison with the plant community after clear-cutting and living spruce forest.

Methodology. In 2012, three permanent sample plots of 800 m² (20×40 m) were established in spruce forest after the death of spruce because of bark beetle outbreak. First plot was set in undamaged spruce stand (control plot), the second one – in spruce forest with dead spruce stand (snag stand), the third one – in a clear-cut sanitary felling of spruce deadwood (clear-cut). Each plot was divided into 8 sites of 10×10 m². The studies were conducted annually from 2014 to 2022 using the same methodology. Full species composition of plants and their belonging to coenotic groups was revealed on each site of each plot annually. Statistical processing of the collected data was carried out, mean values of the number of species at three sample plots and mean values of the number of species by coenotic groups were calculated and compared. The significance of differences between samples of the number of species in the sample plots was determined using the Mann-Whitney U test.

Results. In the plant community with dead and unlogged spruce stands, there is a long-term significant increase in the number of weedy-forest species and a short-term significant increase in the number of meadow species. The coenotic spectrum remains close to the initial forest throughout the entire observation period. The development of the clear-cut phytocoenosis proceeds through the herbaceous and shrub stages, with a significant increase in biodiversity. The number of forest-meadow, grassland, meadow, weeds, weedy-forest, weedy-meadow species increases significantly, and bog species appear. The number of forest species is lower in the first year of the study and higher in the second year than in the control. Since the second year of the study the species diversity surged at the clearcut. In the 7th year of development of clear-cut and spruce forest communities with preserved spruce

deadwood, the coenotic spectrum of the sampled areas becomes close to the coenotic spectrum of the initial forest

Research implication. To study the natural mechanism of the dynamics of spruce phyto-cenoses after bark beetle outbreak of spruce stands while preserving the dead stands. At present, there is vast area of spruce stands with dead spruce stands in the Moscow region, and understanding of the dynamics of such communities could allow more effective choice of forest management measures.

Keywords: species diversity, vegetation dynamics, spruce forest, bark beetle, succession

For citation:

Kaplevsky A. A., Ulanova N. G. Dynamics of the herbaceous layer of spruce forest phyto-coenosis for nine years after a bark beetle outbreak. In: *Geographical Environment and Living Systems*, 2025, no. 4, pp. 58–69. DOI: 10.18384/2712-7621-2025-4-6-58-69

ВВЕДЕНИЕ

В XXI в. в европейской части России произошло изменение климата, при этом увеличилась длительность засушливых жарких периодов весной и летом. Это ухудшает физиологическое состояние елей, растущих вне оптимальных условий увлажнения [12; 21] на суглинистых почвах, что приводит к их массовому ветровалу, типичному для европейской таёжной зоны [11; 12]. Наличие на свежих ветровалах большого объёма ещё живой древесины вываленных елей приводит к активному размножению лубоедов, в частности короёда-типографа [17]. Такие локальные очаги размножения короёда переходят в пандемические [6; 14]. Вспышка численности короёда-типографа охватила ельники Европы [18; 20], Северной Америки [15; 19] и распространилась на европейской части России в 1999–2006 и 2010–2014 гг. [5; 6].

В ельниках, погибших в результате вспышки численности короёда-типографа, проводят сплошные санитарные рубки (требование нормативов лесного хозяйства), вырубая не только сухостой, но и живой других пород деревьев. Более экологически правильный вариант ведения лесного хозяйства, с нашей точки зрения, это невмешательство в лесные сообщества, сохранив естественное восстановление леса.

Цель наших исследований — выявить механизмы динамики травяно-кустарничкового яруса фитоценоза ельника зеленчукового после гибели древостоя ели в сравнении с фитоценозом после сплошной вырубki и исходным лесом.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ

Район исследований расположен в центре Русской равнины (Московская область, Одинцовский район, Звенигородская биостанция под г. Звенигород) в подзоне смешанных хвойно-широколиственных лесов. Координаты зоны исследования (WGS 84): N55°42'05" E36°43'38" (рис. 1).

Основными лесобразующими породами здесь являются ель *Picea abies* (L.) Н. Karst. и широколиственные деревья. Чаще всего лесные фитоценозы Подмосквья — вторичные сообщества, где современный древостой представлен первым поколением деревьев, развившимся при естественном или искусственном лесовосстановлении после антропогенных нарушений [5; 8]. Для лесов Подмосквья в настоящее время характерно, что первое поколение древостоя достигло возраста старения и распада, который ускоряется в некоторых местах высокой рекреационной нагрузкой, в некоторых — поражением насекомыми-фитофагами, местами эти факторы могут накладываться и усиливать друг друга [1; 4]. Также в старовозрастных лесах происходит усиление процессов ветровала и бурелома; за счёт разрежения полога крон древостоя происходят значительные изменения состава и структуры нижних ярусов [4; 10].

Постоянные пробные площади выбраны нами в исходно едином фитоценозе на участках с различными методами ведения лесного хозяйства и заложены на первой террасе склона долины р. Москвы¹. Склон

¹ Копчик Г.Н., Рыжова И.М. Почвы Звенигородской биостанции // Руководство по летней практике студентов-биологов на Звенигородской био-

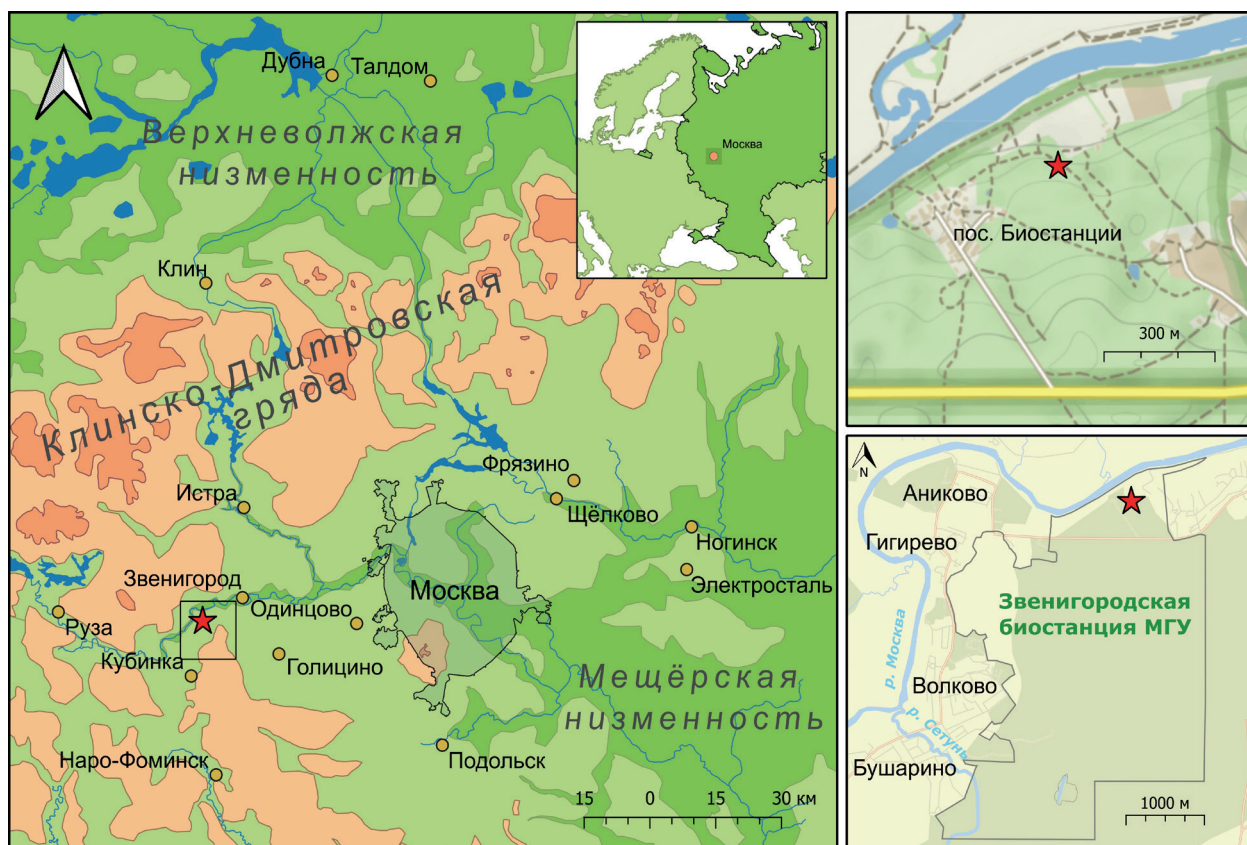


Рис. 1 / Fig. 1. Расположение исследуемых пробных площадей / Position of permanent study plots

Источник: Яндекс Карты

долины р. Москвы ориентирован в северо-западном направлении. Он имеет уклон от 3–5° до 15–20°.

Климат района исследований — умеренно-континентальный с долгой и холодной зимой и умеренно тёплым летом. Среднегодовая температура воздуха составляет +3,2°C, средняя месячная температура изменяется от -11°C в январе и феврале до +20°C в июле, безморозный период составляет 110 дней. Увлажнение избыточное: годовая сумма осадков превышает 700 мм, а испарение составляет не более 550 мм.

Исследуемый ельник зеленчуковый относится к широко распространённой субассоциации *Rhodobryo-Piceetum caricetosum pilosae* вар. *typica* союза *Quercu-Tilion* класса *Carpino-Fagetea*, характерной для террас склонов р. Москвы, расположенных в водно-ледниковом рельефе р. Москвы [2].

Субассоциация *Rhodobryo-Piceetum caricetosum pilosae* — зональный синтаксон в

станции им. С. Н. Скадовского. М.: Изд-во Моск. унив-та, 2011. 351 с.

центре Русской равнины [7]. К ней относят смешанные леса с массовым участием широколиственных видов в подросте и с самым богатым набором неморальных видов, в состав яруса А входят деревья *Tilia cordata* Mill., *Quercus robur* L. и *Acer platanoides* L., а в ярус С — *Mercurialis perennis* L., *Ranunculus cassubicus* L. и эфемероиды *Anemonoides ranunculoides* (L.) Holub и *Corydalis solida* (L.) Clairv. При этом, в составе каждого конкретного фитоценоза бореальных видов меньше, чем неморальных.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

На следующий год после гибели елей в ельнике зеленчуковом в результате вспышки численности короеда-типографа в 2012 г., нами были заложены рядом 3 постоянные пробные площади по 800 м² (20×40 м.) Постоянные пробные площади выбраны нами в исходно едином фитоценозе на участках с различными методами ведения лесного хозяйства:

1. на участке с неповреждённым древостоем ели (контроль);

2. в ельнике зеленчуковом: с погибшим древостоем ели (короедник);

3. на сплошной санитарной вырубке сучостоя ели (вырубка).

Каждая пробная площадь разбита на 8 площадок размером 10×10 м. Для каждой площадки выявили полный видовой состав растений с указанием проективного покрытия каждого вида.

Исследования проводились ежегодно с 2014 по 2022 г. по единой методике. Для каждой площадки каждой пробной площади ежегодно зарегистрирован полный видовой состав растений, выявлена их принадлежность к ценоотическим группам² и вычислен индекс Шеннона², характеризующий разнообразие сообщества.

Ценоотические группы – группы растений по сходству их приуроченности к основным типам растительности. Соотношение ценоотических групп отражает как принадлежность фитоценоза к типу расти-

тельности, так и его изменения в результате природных или антропогенных воздействий.

Проведена статистическая обработка собранных данных, для каждой пробной площади в каждый год наблюдений вычислены средние значения числа видов по 8 площадкам 10×10 м, также вычислены средние значения числа видов по этим площадкам с разделением по ценоотическим группам, проведено сравнение полученных данных и выявлена динамика развития сообщества. Значимость различий выборок числа видов на пробных площадях определены с помощью *Mann-Whitney U test* в программе STATISTICA6.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Мониторинг растительности в течение 9 лет выявил главную особенность в динамике видового богатства после сплошной санитарной вырубки (табл. 1). Значимые

Таблица 1 / Table 1

Динамика среднего числа видов на 3 постоянных пробных площадях по 8 площадкам 10×10 м в 2014–2022 гг. / Dynamics of the average number of species in 3 permanent sample plots by 8 10×10 m sites for 2014–2022

ППП	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022
Контроль	16,38 ±0,18	18,13 ±0,31	17,75 ±0,28	18,25 ±0,22	17,25 ±0,23	17,25 ±0,2	17,88 ±0,3	17,13± 0,35	17,13± 0,42
Короедник	16,5± 0,38	21,38± 0,44	18,63± 0,44	20,38± 0,29	20,13±0,3	19,01 ±0,35	19,75±0,24	18±0,19	17,38± 0,37
Вырубка	14,38 ±0,46	35,0 ±0,94	34,75 ±0,82	28,5 ±0,88	20,5 ±0,7	19,38 ±0,73	19,38 ±0,53	18±0,43	16,75± 0,29
Сравнение вырубки и контроля									
U*	24,0	0,00	0,00	7,5	20,5	25,0	22,5	0,67	0,83
p**	0,40	0,00 **	0,00 **	0,01 **	0,23	0,46	0,32	28,0	30,0
Сравнение короедника и контроля									
U*	25,5	17,5	19,0	16,0	10,5	20,0	18,0	25,0	28,5
p**	0,49	0,12	0,25	0,09	0,02 **	0,20	0,14	0,46	0,71

Примечание: в таблице даны значения $\bar{x} \pm m_x$;

** – значимость различий, выделены значения $p < 0,05$ (95%)

Источник: данные авторов; значимость различий выборок числа видов на пробных площадях определена с помощью *Mann-Whitney U test*

² Автор Уланова Н. Г., Жмылёв П. Ю., Елумеева Т. Г., Федосов В. Э. Методы анализа флористического состава и функционального разнообразия растительных сообществ. Учебное пособие. М: МАКС Пресс, 2023. 137 с.

различия короедника и контроля отмечены только в 2018 г., рост числа видов здесь связан с переходом погибших елей в валёж и зарастанием сорно-лесными видами образовавшихся окон. Изменения числа видов при этом были значительно менее резкими и составляли в среднем 1–3 вида.

В 2015–2017 гг. среднее число видов на площадках вырубке значимо увеличилось по сравнению с исходным лесом. Появилось много новых видов, среднее число видов на 16–17 больше, чем в контроле. После полного уничтожения древостоя, подрост, подлеска при значительных нарушениях травяно-кустарничкового яруса и почвы в результате трелёвки стволов трактором, расчистки и сжигания порубочных остатков образовалось травяное сообщество. Можно говорить о классическом варианте вторичной сукцессии после вырубки леса. Значительное увеличение биоразнообразия именно на первых этапах развития сообщества после рубки отмечено в ряде работ [13; 16]. Ключевым фактором увеличения биоразнообразия являются происходящие при рубке нарушения травяного яруса, подстилки и почвы [22]. Процесс рубки в первые годы влияет на

фитоценоз значительно сильнее, чем непосредственно гибель ели [23].

Для пробных площадей каждый год вычислен индекс разнообразия Шеннона (табл. 2). Значимые различия с контролем по разнообразию отмечены для площадок вырубки только в 2015 и 2016 г. В короеднике значимое увеличение индекса Шеннона происходит начиная с 2019 г. и сохраняется до конца периода исследований.

Увеличение индекса Шеннона в короеднике говорит о более высоком, чем в контроле разнообразии видов имеющих значительное проективное покрытие. При этом число видов на пробных площадях значимо не различается. Это можно связать с формированием в короеднике более сложной мозаики освещённости, образовавшейся при переходе погибших елей в валёж, которая даёт возможность большему числу видов иметь значительное проективное покрытие.

После вспышки численности короеда-типографа ценотический спектр видов ельника с погибшим древостоем ели мало отличается от фитоценоза исходного ельника (контроль) (табл. 3). Произошёл лишь значимый рост числа сорно-лесных

Таблица 2 / Table 2

Динамика индекса Шеннона по 8 площадкам 10×10 м в 2014–2022 гг. / Dynamics Shannon's entropy index in 3 permanent sample plots by 8 10×10 m sites for 2014–2022

ППП	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022
Контроль	1,85± 0,19	2,06± 0,22	2,03± 0,26	2,15± 0,18	2,00± 0,26	1,84± 0,26	1,77± 0,25	1,73± 0,13	1,73± 0,23
Короедник	1,88± 0,31	2,13± 0,33	2,17± 0,23	2,21± 0,17	2,18± 0,23	2,09± 0,21	2,03± 0,15	2,1± 0,27	2,12± 0,17
Вырубка	1,39± 0,71	2,4± 0,27	2,42± 0,3	2,30± 0,29	1,99± 0,4	1,85± 0,37	1,87± 0,39	1,92± 0,27	1,79± 0,39
Сравнение вырубки и контроля									
U*	19,00	8,00	11,00	24,00	27,00	30,00	29,00	21,00	30,00
p**	0,17	0,01 **	0,03 **	0,40	0,60	0,83	0,75	0,25	0,83
Сравнение короедника и контроля									
U*	28,00	22,00	22,00	21,00	18,00	13,00	8,00	7,00	6,00
p**	0,67	0,29	0,29	0,25	0,14	0,05 **	0,01 **	0,01 **	0,01 **

Примечание: в таблице даны значения $\bar{x} \pm m_x$;

** – значимость различий, выделены значения $p < 0,05$ (95%)

Источник: данные авторов; значимость различий выборок числа видов на пробных площадях определена с помощью *Mann-Whitney U test*

Таблица 3 / Table 3

Средняя численность видов различных ценогических групп на трёх постоянных пробных площадях по 8 площадкам 10×10 м в 2014–2022 гг. / Average number of species of different coenotic groups in 3 permanent sample plots by 8 10×10 m sites for 2014–2022

ППП	Год	Лесные	Лесо- луговые	Луговые	Сорно- лесные	Сорно- луговые	Сорные	Лугово- болотные	Болот- ные
Контроль	2014	13,1 ±0,99	0,9 ±0,35	–	0,1 ±0,35	–	1,3 ±0,71	–	–
	2015	14,8 ±1,39	0,9 ±0,35	–	0,5 ±0,53	–	2 ±1,07	–	–
	2016	14,8 ±1,39	1 ±0	–	0,3 ±0,46	–	1,8 ±0,89	–	–
	2017	15 ±1,41	0,9 ±0,35	–	0,3 ±0,46	–	2,1 ±0,64	–	–
	2018	14,1 ±1,36	1 ±0	–	0,3 ±0,46	0,3 ±0,46	1,6 ±0,74	–	–
	2019	14,5 ±1,31	1 ±0	–	0,1 ±0,35	–	1,6 ±0,74	–	–
	2020	14,4 ±1,69	1 ±0	–	0,5 ±0,53	–	2 ±0,93	–	–
	2021	13,8 ±2,31	0,9 ±0,35	–	0,6 ±0,52	–	1,9 ±0,64	–	–
	2022	13,8 ±2,43	1 ±0,53	0,1 ±0,35	0,5 ±0,53	–	1,8 ±0,71	–	–
Короедник	2014	12,6 ±2,33	1 ±0	–	1 ±0 **	–	1,9 ±0,83	–	–
	2015	13,9 ±1,36	1,1 ±0,35	1 ±0 **	1,8 ±0,71 **	–	3,6 ±1,85	–	–
	2016	14,4 ±2,72	1 ±0	–	1 ±0 **	0,1 ±0,35	2,1 ±0,83	–	–
	2017	14,8 ±1,58	1 ±0	0,1 ±0,35	1,4 ±0,52 **	–	2,6 ±0,52	0,5 ±0,53	–
	2018	15,4 ±2,39	1 ±0	0,1 ±0,35	1 ±0 **	–	2,6 ±0,52	–	–
	2019	14,6 ±2,45	1 ±0	–	1 ±0 **	–	2,4 ±0,52	–	–
	2020	15,3 ±1,67	1 ±0	–	1 ±0 **	–	2,5 ±0,53	–	–
	2021	13,9 ±1,13	0,9 ±0,64	–	0,9 ±0,35	–	2,4 ±0,52	–	–
	2022	13,9 ±2,3	0,8 ±0,46	–	0,9 ±0,35	–	1,9 ±0,83	–	–
Вырубка	2014	9,4 ±2,39 **, ##	1,1 ±0,35	0,1 ±0,35	1,1 ±0,83 **	0,1 ±0,35	2,5 ±1,51	–	–
	2015	16,8 ±3,28 ##	3,1 ±0,99 **, ##	1,8 ±1,04 **	2,1 ±0,99 **	2,1 ±1,36 **, ##	8,6 ±2,72 **, ##	0,5 ±0,53	–
	2016	17,8 ±2,49 **, ##	2,5 ±1,07 **, ##	1,3 ±0,89 **, ##	1,5 ±0,53 **	2,0 ±0,53 **, ##	8,8 ±3,01 **, ##	0,9 ±0,35 **, ##	0,1 ±0,35
	2017	15,6 ±2,56	2,5 ±1,31 **, ##	0,9 ±0,35 **, ##	2,1 ±0,83 **	1,5 ±1,07 **, ##	5,3 ±2,43 **, ##	0,1 ±0,35	0,5 ±0,53
	2018	13,3 ±2,31	1,6 ±1,41	0,1 ±0,35	1,9 ±0,83 **, ##	0,6 ±0,74	2,8 ±1,98	0,1 ±0,35	0,1 ±0,35
	2019	13,1 ±2,7	1,1 ±0,35	0,1 ±0,35	1,5 ±0,93 **	0,6 ±0,92	2,8 ±1,91	–	0,1 ±0,35
	2020	13,4 ±2,0	1,3 ±0,46	–	1,5 ±0,93 **	0,3 ±0,46	3 ±1,41	–	–
	2021	13,5 ±2,2	1,1 ±0,35	0,1 ±0,35	0,8 ±0,46	–	2,5 ±1,07	–	–
	2022	13,1 ±1,55	1,1 ±0,35	–	0,8 ±0,46	–	1,8 ±0,71	–	–

Примечание: в таблице даны значения $\bar{x} \pm m_x$;

** – значимость различий с контролем, выделены значения $p < 0,05$ (95%);

– p – значимость различий с короедником, выделены значения $< 0,05$ (95%)

Источник: данные авторов; значимость различий выборок числа видов на пробных площадях определена с помощью Mann-Whitney U test

видов, сохранившийся до 2020 г. Число луговых видов на этой пробной площади повышается только в 2015 г., других значимых изменений числа видов ценоотических групп в короеднике не произошло.

В первый год после проведения санитарной вырубki число лесных видов значимо ниже, чем в короеднике и контроле, а число сорно-лесных видов значимо не отличается от короедника — как минимум 1 вид этой группы есть на каждый площадке. На второй год фитоценоз вырубki уже принципиально отличается от исходного. В травяном фитоценозе число видов резко увеличивается за счёт видов ценоотических групп, не характерных для исходного ельника: луговых, сорно-луговых, лугово-болотных, а на третий год и болотных. При этом число лесных видов увеличивается в среднем на 2, а видов из других групп, присутствующих в контроле — в несколько раз. Все показатели значимо отличаются от лесных.

Увеличение разнообразия и численности ценоотических групп происходит с 2015 по 2017 г., после этого идёт постепенное их снижение. С 2020 г. значимых отличий по числу видов в ценоотических группах от короедника и контроля на вырубке нет, в 2022 г. нет значимых отличий и по ценоотическому спектру — на вырубке остались те же ценогруппы, что в 2 других фитоценозах.

Отмеченные изменения можно считать следствием различия экологических условий в фитоценозах вырубki и короедника. При сохранении погибшего древостоя в первые два года происходит только изменение освещённости, связанное с опадением хвои с погибших елей, что приводит к небольшому увеличению числа новых видов растений. На третий год сухостой ели падает на землю, образуя окна в пологом древостоя. Однако очень быстро клёны второго яруса и лещина полностью закрывают кронами эти окна. Фитоценоз короедника остаётся лесным, изменяется лишь состав древостоя, в первый ярус выходит клён и липа. Изменения состава травяно-кустарничкового яруса незначительны.

При вырубке происходит «перезагрузка» фитоценоза — вырубают весь древостой (погибший и живой), подрост и подлесок, трелёвочные тракторы унич-

тожают травяно-кустарничковый ярус и почвенный покров, появляются участки кострищ, где сжигали порубочные остатки. Разнообразие микросайтов с разными экологическими условиями резко увеличивается. Кустарники и молодые порослевые деревья появляются на оставшихся материнских пнях и корнях. На нарушенной почве в первые годы из почвенного запаса семян и из семян, занесённых ветром, в массе появляются новые луговые и сорные виды травянистых растений, кустарники и деревья [9]. После вырубki ельника происходит типичная вторичная сукцессия с первой травяной и второй кустарниковой стадией. На травяной стадии различия средних значений числа видов значимо отличаются от исходного ельника, а на кустарниковой стадии (6-ой год сукцессии 2018 г.) уже нет. На луговой стадии спектр ценоотических групп видов уже не лесной, поэтому в таблице 2 чётко видно увеличение разнообразия ценоотических групп и числа видов в них. Значимые различия сохраняются только на луговой стадии до 5 года сукцессии (2017 г.). На кустарниковой стадии различия уже небольшие. Полностью различия исчезают на 10 год сукцессии (2022 г.), когда наступает лесная стадия.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Длительные мониторинговые исследования динамики состава и ценоотического спектра видов травяно-кустарничкового яруса выявили принципиально разные варианты при вырубке леса или сохранении сухостоя ели в ельниках после вспышки численности короеда-типографа. Сохранение лесного фитоценоза после гибели ели в верхнем ярусе древостоя не приводит в существенному изменению видового и ценоотического состава травяно-кустарничкового яруса. В результате сразу формируется сообщество, близкое к исходному, но не тождественное ему. Даже на поздних этапах развития это сообщество имеет большее разнообразие видов, имеющих наибольшее проективное покрытие, снижается роль видов доминантов, харак-

терных для исходного леса, что делает сообщество более устойчивым.

При проведении сплошной санитарной вырубке поражённого леса, принятой технологии ведения лесного хозяйства, образуется травяной фитоценоз. Принципиальное изменение состава растительности приводит к сукцессионным процессам восстановления лесного фитоценоза. Могут формироваться березняки, осинники или смешанные леса, но не еловые или сосновые леса [3; 9].

Однако травяная стадия сукцессии играет огромное значение в сохранении биоразнообразия лесных территорий, ибо увеличение видового разнообразия не только растений, но и всех компонентов биогеоценоза связано с травяными сообществами [16].

Наши исследования подтвердили, что первые 8 лет после сплошной вырубки ценотический спектр растений отличается от исходного леса. Число видов в первые годы после рубки увеличивается на 16–17, появляются 4 ценологических группы, не характерные для исходного леса: луговые, сорно-луговые, лугово-болотные и болотные, значимо растёт индекс Шеннона. При этом к концу периода исследования ценотический спектр и индекс разнообразия вырубки становится таким же, как и в контроле.

В короеднике размах изменений в первые годы после гибели ели меньше, значимые изменения отмечены только в 2018 г. и составили 1–3 вида. Ценотический спектр ельника с погибшим древостоем ели совпадает с исходным лесом, происходит значимое увеличение только числа сорно-лесных видов. При этом индекс разнообразия после перехода в валёж погибших елей значимо растёт и сохраняется значимо более высоким, чем в контроле до конца периода исследования.

Оба пути ведения лесного хозяйства на территориях, где погиб древостой имеют свои плюсы и минусы. И сплошные санитарные рубки, и сохранение погибшего древостоя могут эффективно применяться для поддержания и сохранения биоразнообразия в лесах в зависимости от природных условий и сложившейся ситуации. Локальные сплошные рубки способны

повысить биоразнообразие фитоценозов, а сохранение погибшего древостоя позволит сделать сообщества более стабильными.

Проведение рубок рекомендуется на небольших участках, где древостой погиб полностью, а сохранение погибшего древостоя — в местах, где есть выживший древостой ели и других пород. Комбинирование этих технологий позволит увеличить видовое разнообразие сообществ и обеспечить большее разнообразие доминирующих видов в течение длительного периода.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абатуров А. В., Меланхолин П. Н. Естественная динамика леса на постоянных пробных площадях в Подмоскowie. Тула: Гриф и К, 2004. 336 с.
2. Браславская Т. Ю., Тихонова Е. В., Сухова Д. В. и др. Экологическая дифференциация синтаксонов лесной растительности Звенигородской биостанции МГУ // Теоретическая и прикладная экология. 2020. № 3. С. 105–110.
3. Дымов А. А. Влияние сплошных рубок в бореальных лесах России на почвы (обзор) // Почвоведение. 2017. № 7. С. 787–798. DOI: 10.7868/S0032180X17070024
4. Коротков С. А., Киселёва В. В., Стоноженко Л. В. и др. О направлениях лесообразовательного процесса в северо-восточном Подмоскowie // Лесотехнический журнал. 2015. Т. 5. № 3. С. 41–54.
5. Малахова Е. Г., Лямцев Н. И. Распространение и структура очагов усыхания еловых лесов Подмоскowie в 2010–2012 годах. // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2014. Вып. 207. С. 193–202.
6. Маслов А. Д., Комарова И. А., Котов А. С. Динамика размножения короеда-типографа в Центральной России в 2010–2013 гг. и прогноз на 2014 г. // Лесохозяйственная информация. 2014. Т. 1. С. 38–46.
7. Морозова О. В., Семенищенков Ю. А., Тихонова Е. В. и др. Неморальнотравные ельники Европейской России // Растительность России. 2017. № 31. С. 33–58.
8. Рысин Л. П. Сукцессионные процессы в лесах центральной части Русской равнины // Успехи современной биологии. 2009. Т. 129. № 6. С. 578–587.
9. Уланова Н. Г., Каплевский А. А. Мониторинг биоразнообразия ельников европейской части России после природных

- и антропогенных «катастроф» // Известия Уфимского научного центра Российской академии наук. 2024. № 4. С. 18–24.
10. Уланова Н. Г., Чередниченко О. В. Механизмы сукцессий растительности сплошных ветровалов южнотаежных ельников // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2012. Т. 14. № 1. С. 1399–1402.
 11. Шихов А.Н., Чернокульский А.В., Калинин Н.А., Пьянков С.В. Ветровалы в лесной зоне России и условия их возникновения. Пермь.: Пермский национальный исследовательский университет, 2023. 284 с.
 12. Andrus R.A., Chai R.K., Harvey B.J., et al. Increasing rates of subalpine tree mortality linked to warmer and drier summers // Journal of Ecology. 2021. Vol. 109(5). P. 2204–2218. DOI: 10.1111/1365-2745.13634
 13. Blair D. P., McBurney L. M., Blanchard W., et al. Disturbance gradient shows logging affects plant functional groups more than fire // Ecology Applications. 2016. Vol. 26. P. 2280–2301.
 14. Erbilgin N, Gandhi K. J. K., Hofstetter R. W. Bark Beetle Management, Ecology, and Climate Change. Amsterdam: Elsevier Academic Press, 2022. 415 p.
 15. Furniss T. J., Larson A. J., Kane V. R., Lutz J.A. Wildfire and drought moderate the spatial elements of tree mortality // Ecosphere. 2020. Vol. 11 (8). P. 11–37. DOI: 10.1002/ecs2.3214
 16. Fornwalt P. J., Rhoades Ch. C., Hubbard R. M., et al. Short-term understory plant community responses to salvage logging in beetle-affected lodgepole pine forests // Forest Ecology and Management. 2018. Vol. 409. P. 84–93. DOI: 10.1016/j.foreco.2017.10.056
 17. Huang J., Kautz M., Trowbridge A.M., et al. Tree defence and bark beetles in a drying world: Carbon partitioning, functioning and modelling // New Phytologist. 2020. Vol. 225(1). P. 26–36. DOI: 10.1111/nph.16173
 18. Hlásny T., Krokene P., Liebhold A., et al. Living with bark beetles: impacts, outlook and management options // From science to policy. 2019. Vol. 8. P. 4–52.
 19. Kolb T.E., Fettig C.J., Ayres M. P., et al. Observed and anticipated impacts of drought on forest insects and diseases in the United States // Forest Ecology and Management. 2016. Vol. 380. P. 321–334.
 20. Marini L., Økland B., Jönsson A. M., Bentz B., et al. Climate drivers of bark beetle outbreak dynamics in Norway spruce forests // Ecography. 2016. Vol. 40(12). P. 1–10. DOI: 10.1111/ecog.02769
 21. Netherer S., Kandasamy D., Jirosova A., et al. Interactions among Norway spruce, the bark beetle *Ips typographus* and its fungal symbionts in times of drought // Journal of Pest Science. 2021. Vol. 94(3). P. 1–24. DOI: 10.1007/s10340-021-01341-y
 22. Thorn S., Bassler C., Brandl R., et al. Impacts of salvage logging on biodiversity: A meta-analysis // Journal of Applied Ecology. 2018. Vol. 55. P. 279–289. DOI: 10.1111/1365-2664.12945
 23. Waldron K., Ruel J., Gauthier S., et al. Effects of post-windthrow salvage logging on microsites, plant composition and regeneration // Applied Vegetation Science. 2014. Vol. 17(2). P. 323–337. DOI: 10.1111/avsc.12061

REFERENCES

1. Abaturov A. V., Melankholin P. N. *Yestestvennaya dinamika lesov na postoyannykh probnykh uchastkakh v Moskovskoy oblasti* [Natural forest dynamics on permanent sample plots in the Moscow region]. Tula: Grif i K Publ., 2004. 336 p.
2. Braslavskaya T. Yu., Tikhonova E. V., Sukhova D. V., et al. [Ecological differentiation of syntaxon of forest vegetation of the Zvenigorod Biological Station of Moscow State University]. In: *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya* [Theoretical and Applied Ecology], 2020, no. 3, pp. 105–110.
3. Dymov A. A. [Study of clear-cutting in boreal forests of Russia on land (review)]. In: *Pochvovedeniye* [Soil Science], 2017, no. 7, pp. 787–798. DOI: 10.7868/S0032180X17070024
4. Korotkov S. A., Kiseleva V. V., Stonozhenko L. V., et al. [On the directions of the forest formation process in the northeastern Moscow region]. In: *Zhurnal lesnogo khozyaystva* [Forestry Engineering Journal], 2015, vol. 5, no. 3, pp. 41–54.
5. Malakhova E. G., Lyamtsev N. I. [Distribution and structure of spruce forest dieback areas in the Moscow region in 2010–2012]. In: *Vestnik Sankt-Peterburgskoy akademii lesnogo khozyaystva* [Bulletin of the St. Petersburg Forest Engineering Academy], 2014, iss. 207, pp. 193–202.
6. Maslov A. D., Komarova I. A., Kotov A. S. [Dynamics of reproduction of the bark beetle in Central Russia in 2010–2013 and forecast for 2014]. In: *Lesnaya informatsiya* [Forestry information], 2014, vol. 1, pp. 38–46.
7. Morozova O. V., Semenishchenkov Yu. A., Tikhonova E. V., et al. [Nemoral grass spruce forests represent Russia]. In: *Rastitelnost Rossii* [Vegetation of Russia], 2017, no. 31, pp. 33–58.

8. Rysin L. P. [Succession processes in the forests of the central part of Russia]. In: *Dostizheniya sovremennoy biologii* [Advances in modern biology], 2009, vol. 129, no. 6, pp. 578–587.
9. Ulanova N. G., Kaplevsky A. A. [Monitoring the biodiversity of spruce forests in part of Russia after the natural and anthropogenic "disasters"]. In: *Vestnik Ufimskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk* [Bulletin of the Ufa Scientific Center of the Russian Academy of Sciences], 2024, no. 4, pp. 18–24.
10. Ulanova N. G., Cherednichenko O. V. Mechanisms of vegetation succession of catastrophic windfalls in southern taiga spruce forests. In: *Vestnik Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk* [Bulletin of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences], 2012, vol. 14, no. 1, pp. 1399–1402.
11. Shikhov A. N., Chernokulsky A. V., Kalinin N. A., Pyankov S. V. *Vetropady v lesnoy zone Rossii i usloviya ikh vozniknoveniya* [Windfalls in the forest zone of Russia and conditions of their occurrence]. Perm: Perm National Research University Publ., 2023. 284 p.
12. Andrus R.A., Chai R.K., Harvey B.J., et al. Increasing rates of subalpine tree mortality linked to warmer and drier summers. In: *Journal of Ecology*, 2021, vol. 109(5), pp. 2204–2218. DOI: 10.1111/1365-2745.13634
13. Blair D. P., McBurney L. M., Blanchard W., et al. Disturbance gradient shows logging affects plant functional groups more than fire. In: *Ecology Applications*, 2016, vol. 26, pp. 2280–2301.
14. Erbilgin N, Gandhi K. J. K., Hofstetter R. W. *Bark Beetle Management, Ecology, and Climate Change*. Amsterdam: Elsevier Academic Press, 2022. 415 p.
15. Furniss T. J., Larson A. J., Kane V. R., Lutz J.A. Wildfire and drought moderate the spatial elements of tree mortality. In: *Ecosphere*, 2020, vol. 11 (8), pp. 11–37. DOI: 10.1002/ecs2.3214
16. Fornwalt P. J., Rhoades Ch. C., Hubbard R. M., et al. Short-term understory plant community responses to salvage logging in beetle-affected lodgepole pine forests. In: *Forest Ecology and Management*, 2018, vol. 409, pp. 84–93. DOI: 10.1016/j.foreco.2017.10.056
17. Huang J., Kautz M., Trowbridge A.M., et al. Tree defence and bark beetles in a drying world: Carbon partitioning, functioning and modeling. In: *New Phytologist*, 2020, vol. 225(1), pp. 26–36. DOI: 10.1111/nph.16173
18. Hlásny T., Krokene P., Liebhold A., et al. Living with bark beetles: impacts, outlook and management options. In: *From science to policy*, 2019, vol. 8, pp. 4–52.
19. Kolb T.E., Fettig C.J., Ayres M. P., et al. Observed and anticipated impacts of drought on forest insects and diseases in the United States. In: *Forest Ecology and Management*, 2016, vol. 380, pp. 321–334.
20. Marini L., Økland B., Jönsson A. M., Bentz B., et al. Climate drivers of bark beetle outbreak dynamics in Norway spruce forests. In: *Ecography*, 2016, vol. 40(12), pp 1–10. DOI: 10.1111/ecog.02769
21. Netherer S., Kandasamy D., Jirosova A., et al. Interactions among Norway spruce, the bark beetle *Ips typographus* and its fungal symbionts in times of drought. In: *Journal of Pest Science*, 2021, vol. 94(3), pp. 1–24. DOI: 10.1007/s10340-021-01341-y
22. Thorn S., Bassler C., Brandl R., et al. Impacts of salvage logging on biodiversity: A meta-analysis. In: *Journal of Applied Ecology*, 2018, vol. 55, pp. 279–289. DOI: 10.1111/1365-2664.12945
23. Waldron K., Ruel J., Gauthier S., et al. Effects of post-windthrow salvage logging on microsites, plant composition and regeneration. In: *Applied Vegetation Science*, 2014, vol. 17(2), pp. 323–337. DOI: 10.1111/avsc.12061

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Каплевский Андрей Андреевич (г. Москва) — аспирант кафедры экологии и географии растений биологического факультета Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова;

e-mail: Dron_of_geobot@list.ru; ORCID: 0009-0006-3018-3444

Уланова Нина Георгиевна (г. Москва) — доктор биологических наук, профессор кафедры экологии и географии растений биологического факультета Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова;

e-mail: Nulanova@mail.ru; ORCID: 0000-0001-5364-940x

INFORMATION ABOUT THE AUTHORS

Andrey A. Kaplevsky (Moscow) – Postgraduate student, Department of Ecology and Geography of Plants, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University.
e-mail: Dron_of_geobot@list.ru; ORCID: 0009-0006-3018-3444

Nina G. Ulanova (Moscow) – Dr. Sci. (Biology), Prof., Department of Ecology and Geography of Plants, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University;
e-mail: Nulanova@mail.ru; ORCID: 0000-0001-5364-940x