
ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 574.42

ВКЛАД ПРИРОДНЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ В ФОРМИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ И СОСТАВА ЛЕСНОГО ПОКРОВА МОСКОВСКОГО РЕГИОНА¹

© 2025 г. Т. В. Черненкова^a, *, Н. Г. Беляева^a, И. П. Котлов^b, А. С. Новиков^a

^a Институт географии РАН, пер. Старомонетный, д. 29, Москва, 119017 Россия

^b Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова, пр-кт Ленинский, д. 33, Москва, 119071 Россия

*E-mail: chernenkova50@mail.ru

Поступила в редакцию 04.09.2024 г.

После доработки 22.10.2024 г.

Принята к публикации 15.11.2024 г.

Выявление ведущих факторов, определяющих дифференциацию лесного покрова, является недостаточно изученной темой в области экологии и биогеографии. Цель данного исследования заключается в оценке вклада природных и антропогенных факторов в формирование современного разнообразия лесного покрова на примере Московского региона. В результате классификации 1032 полевых описаний выделено 13 типов сообществ по признакам доминирования лесообразующих видов деревьев и фитоценотических спектров растений подчиненных ярусов. С помощью статистических методов оценена неоднородность флористического состава выделенных типов сообществ и точность их классификации, выполнена ординация сообществ в экологическом пространстве. Проанализирована связь типов сообществ с биотопическими локальными факторами с использованием шкал Элленберга. Большая часть пар выделенных типов сообществ значимо различалась по тесту Дункана ($p < 0.05$) по всем характеристикам биотопов. Выявлен список индикаторных видов для выделенных типов сообществ (IndVal). Показано, что наиболее значимыми локальными факторами детерминации выделенных типов сообществ являлись кислотность, богатство и влажность почв. На верхнем пространственном уровне вариабельность сообществ изучена в отношении внешних факторов среды на основе глобальных пространственных баз данных, а также оценена взаимосвязь с отдельными показателями фрагментации лесного покрова. Среди наиболее значимых факторов — климатические (среднегодовые температуры и осадки). Рельеф (абсолютная высота над ур. м. и крутизна склонов) также значимо влиял на состав сообществ. Факторы антропогенного воздействия (расстояние от населенных пунктов, фрагментация лесного покрова) имели меньший вклад в дифференциацию типов сообществ по сравнению с природными.

Ключевые слова: фитоценотическое разнообразие, лесной покров, природные и антропогенные факторы, шкалы Элленберга, глобальные пространственные базы данных, Московский регион.

DOI: 10.31857/S0024114825020013, **EDN:** FXKEYO

Углубление знаний о связях между ключевыми факторами среды и состоянием природных объектов имеет жизненно важное значение для сохранения биоразнообразия и управления экосистемами (Loreau, Hector, 2001; Balmford, Bond, 2005). В условиях активной хозяйственной трансформации окружающей среды на фоне глобальных климатических изменений вопрос о значимости факторов разной природы остается недостаточно исследованным. Деятельность человека дает основание рассматривать ландшафт как результат взаимодействия природных и социально-экономических факторов (Mücher et al., 2010; Тишков, 2012).

При общей тенденции сокращения площади и увеличения фрагментации лесов во всем мире в отдельных регионах имеет место противоположная тенденция — увеличение лесопокрытой площади (Top 10 Lists, 2024). Так, общая площадь лесов в большинстве восточноевропейских стран увеличилась на 1.4% за период 2000—2020 гг. (Potapov et al., 2022). В нашей стране также повсеместно отмечено восстановление лесного покрова на залежных землях. Значительный вклад в поддержание лесистости вносит создание искусственных насаждений (Осипов, Гаврилова, 1983; Лесной план, 2023). Показано, что

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РНФ №24-17-00120, в рамках которого выполнена формулировка проблемы, основные расчеты и анализ данных; в рамках темы Государственного задания ИГ РАН (№ FMWS-2024-0007) ранее был выполнен сбор первичных данных.

современный состав умеренных лесов Европы в основном сформирован созданием лесных культур (Ellenberg, 1988; Spiecker, 2003). При этом аллогенные сукцессии в искусственных насаждениях проходят с разной скоростью через смены древесных пород в соответствии с зональными условиями и типами лесорастительных условий.

Многообразие доступных растровых данных о состоянии компонентов природной среды: климатических и биоклиматических характеристик, рельефа, почвенного покрова и т.д. (WorldClim, ENVIREM, CHELSA, SRTM, SoilGrids и др.) — открывает широкие возможности для изучения закономерностей пространственно-временной динамики растительного покрова (Пшегусов и др., 2019), а также позволяет выявлять ведущие природные и антропогенные факторы, определяющие изменения растительности (Ahmed et al., 2017; Akinyemi et al., 2021). Для более детальных исследований пространственной структуры лесного покрова необходимо привлечение данных наземных исследований (Zhang et al., 2019). Развитие и внедрение количественных методов совместного анализа полевых и глобальных экологических наборов данных (ГЭНД) — общая тенденция в современных эколого-географических исследованиях и при разработке тематических карт актуального состояния наземного покрова (McBratney et al., 2003; Rocchini, Lenoir, 2021). Сочетание факторов разного генезиса при формировании растительного покрова особенно ярко проявляется в староосвоенных регионах. Актуальность изучения локально-региональных особенностей антропогенных модификаций природных сообществ на основе ГЭНД увеличивается в окрестностях крупных мегаполисов (Potere et al., 2009).

Исследование пространственной структуры лесного покрова предполагает оценку характера географического рисунка, мозаичности и фрагментации экосистем. В ландшафтной экологии структура понимается как сочетание взаимодействующих пространственных элементов с их площадью, конфигурацией, ориентацией и другими показателями фрагментации (Forman, Godron, 1986). Изучение взаимосвязи между пространственной структурой природной среды и протекающими в ней процессами показывает, что различные типы лесных сообществ неодинаково проявляют свою связь с пространственным рисунком растительного покрова (Kotlov et al., 2023). Опираясь на значимость фрагментации как важного аспекта состояния и функционирования экосистем, можно оценить его роль в качестве фактора типологического разнообразия.

Для Московского региона, включающего самый крупный мегаполис Восточной Европы, лесной покров исключительно важен для поддержания экосистемных услуг, сохранения видового и типологического разнообразия. В последние десятилетия в регионе наблюдается интенсивная градостроительная деятельность, развитие дорожной сети, рекреационного использования природных территорий, которые часто

сопровождаются изъятием или сильным преобразованием участков лесного фонда. При этом ограничение рубок для заготовки древесины (в соответствии с Лесным кодексом РФ леса относятся к группе защитных) обеспечивает относительную сохранность и возможность спонтанного восстановления лесного покрова на бывших землях сельскохозяйственного назначения.

В какой же мере современная организация лесного покрова подчинена природным и антропогенным факторам и какова их роль на разных уровнях пространственной шкалы? Целью исследования является оценка вклада природных и антропогенных факторов в формирование современного состава и структуры лесного покрова Московского региона. Работа основана на количественном анализе связи типов лесных сообществ с локальными факторами (ЛФ) в точках описаний и внешними факторами среды (ВФ) надценотического уровня на основе глобальных пространственных баз данных.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Район исследования

Московский регион расположен в центральной части Восточно-Европейской равнины ($54^{\circ}12' - 56^{\circ}55'$ с. ш., $35^{\circ}10' - 40^{\circ}15'$ в. д.) и занимает площадь 4.69 млн га, в т. ч. Москва — 0.26 млн га (рис. 1). Среднегодовая температура воздуха составляет $+2.7^{\circ} - +3.8^{\circ}\text{C}$, а количество осадков — 560—640 мм (Литвиненко, Калинина, 2018). При этом разница среднегодовой температуры в субширотном направлении между СЗ и ЮВ частями территории составляет более 1°C , а суммы годовых осадков — около 40 мм (Анненская и др., 1997). Рельеф территории в целом пологохолмистый, высоты над ур. м. варьируют от 90 до 320, в среднем 174 м, средний уклон составляет 2.06° ($0 - 30.9^{\circ}$). В соответствии со схемой геоботанического районирования, территория исследования находится в зоне хвойно-широколиственных лесов, на юго-востоке переходя в широколиственную и далее в лесостепную зону, где сельхозугодья занимают большую часть территории (Грибова и др., 1980). Несмотря на длительную историю природопользования территории центра Русской равнины, леса окрестностей крупного мегаполиса — города Москвы сохранили главные признаки коренных широколиственно-хвойных лесов: смешанный состав древостоев, многоярусную структуру сообществ и богатый видовой состав (Черненькова и др., 2022).

Методы исследования

В исследовании выполняли интеграцию материалов полевых и глобальных пространственных баз данных. Общая схема исследований включает 5 этапов (рис. 2). Ниже представлено более детальное описание принципов и ограничений работ в соответствии с этапами исследований.

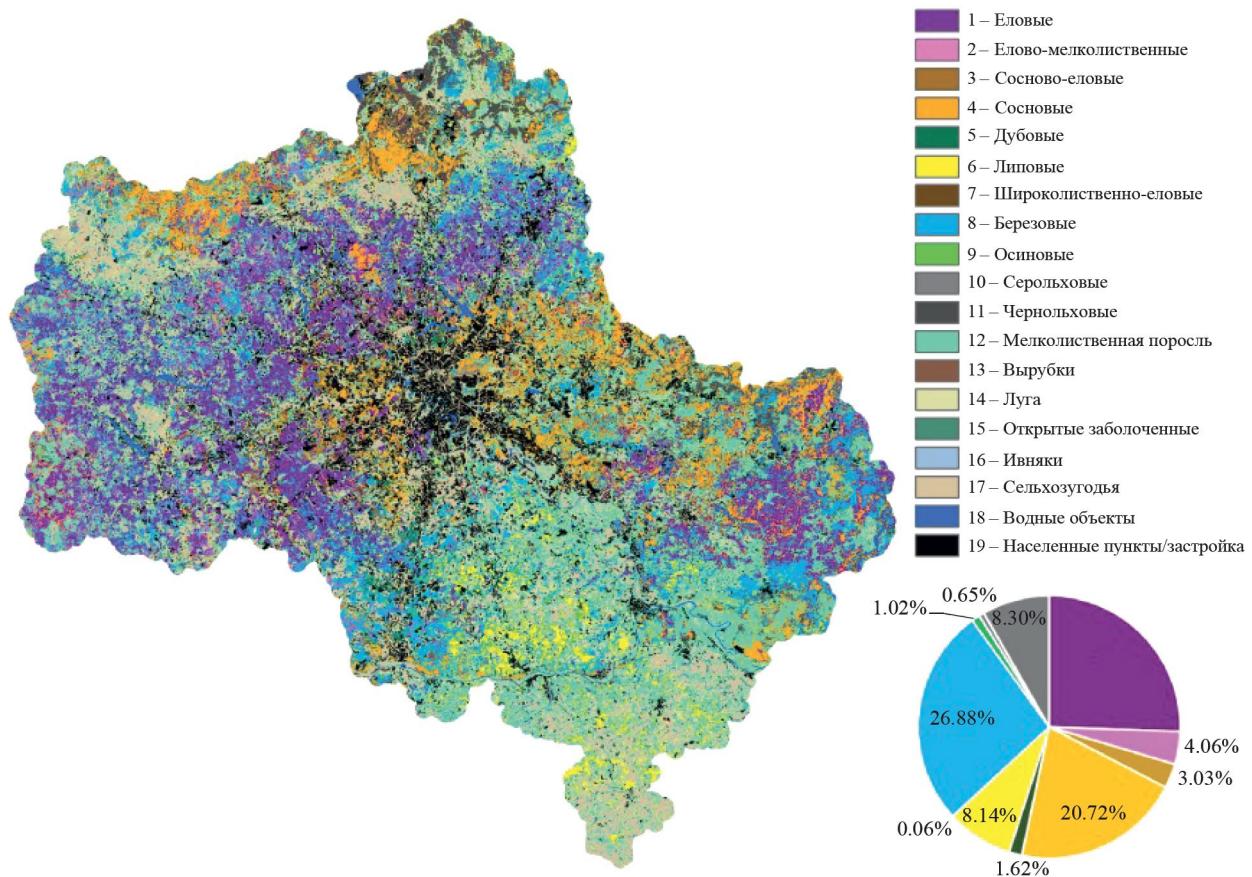


Рис. 1. Картографическая модель разнообразия лесов Московского региона на формационном уровне (Черненькова и др., 2022).

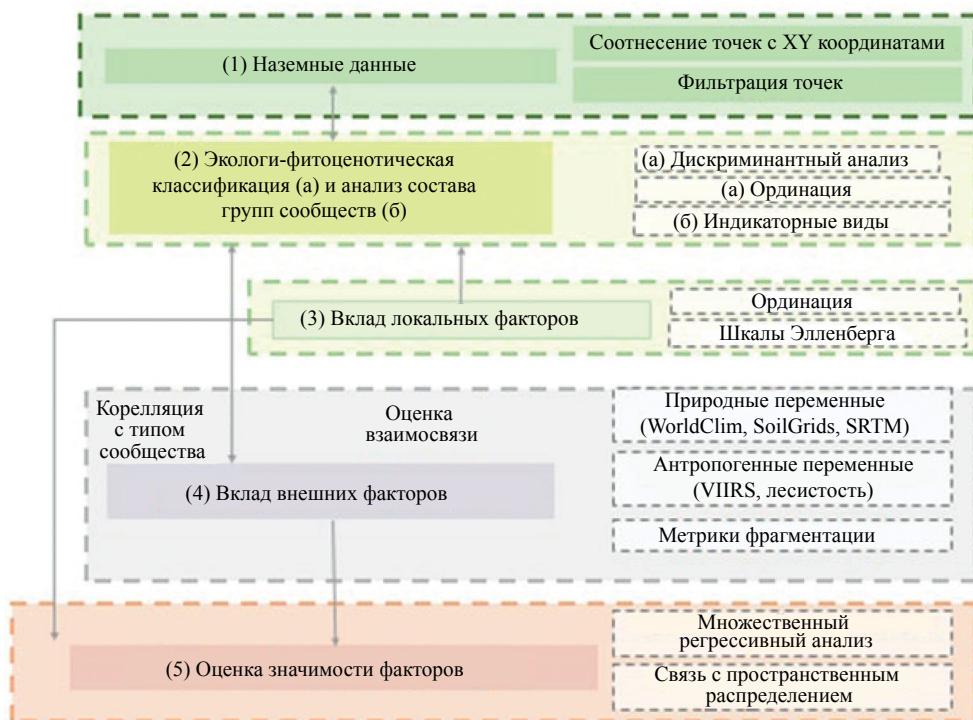


Рис. 2. Общая схема исследований.

Систематизированный сбор полевых данных

Для наибольшего охвата пространственной неоднородности лесного покрова важным условием является систематизированное географическое расположение пробных площадей. Несмотря на относительно большой объем оригинальных полевых описаний, они характеризуются неравномерным распределением. Это обуславливает разное число точек полевых описаний типов сообществ и, соответственно, точность их выявления. Для повышения представительности основных типов сообществ и флористического разнообразия, с одной стороны, мы старались обеспечить равномерную выборку, с другой стороны — выполнить фильтрацию точек с удалением близко расположенных или неполных описаний. В итоге в работе использовали 1132 полных геоботанических описания.

Классификация описаний

При оценке типологического разнообразия важным требованием является определение оптимального набора синтаксонов, выявляемого с достаточным уровнем значимости и соразмерного пространственному масштабу изучаемой территории. В этой связи при классификации описаний был использован эколого-фитоценотический метод (Chernenkov, Morozova, 2017). На предыдущем этапе исследований выполнена инвентаризация типологического разнообразия (Черненькова и др., 2020) и с помощью ДДЗ разработана картографическая модель растительности Московского региона (Черненькова и др., 2022) (см. рис. 1). В данной работе выполнена генерализация типов сообществ с учетом их связи с экологическими условиями среды. В частности, дополнительно выделены интразональные сообщества (переувлажненные сосновые, мелколиственные и ольховые леса), отличные по почвенно-грунтовым условиям от сообществ в автоморфных местообитаниях. Методами дискриминантного анализа (Statistica12) выделенные классы получили подтверждение статистически значимой величиной их значимости. Относительное качество дискриминации определяли как долю верно определенных моделью классов от исходно заданных.

При анализе сообществ использован полный видовой состав сосудистых растений (названия приведены в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1995)) и мохообразных (названия приведены в соответствии с работой М. С. Игнатова, Е. А. Игнатовой (2003)). Результаты классификации уточнены с помощью дискриминантного анализа, выполненного в программе Statistica12, и метода неметрического многомерного шкалирования (NMDS-ординация) в среде программирования R (R Core Team (2020)). Выделенные типы сообществ охарактеризованы с помощью индикаторных видов (IndVal) (Dufrêne, Legendre, 1997). Значения IndVal получены на основе обилия и встречаемости видов в выборке описаний каждого типа сообществ. Этот индекс максимален,

когда все особи вида встречаются с высоким обилием только в одном типе сообществ. Виды со значениями IndVal > 25% отнесены к индикаторным.

Оценка биотопических условий на основе наземных данных

Характеристика местообитаний в точках каждого геоботанического описания рассчитана с учетом покрытия каждого вида по экологическим шкалам Элленберга (Ellenberg et al., 1991) в программе Juice 7.0 (Tichý, 2002). С целью выявления основных факторов среды, характеризующих свойства местообитаний, оценивали связь типов сообществ с биотопическими локальными факторами (ЛФ) — температурой (T), кислотностью почв (R), увлажнением почв (M), ботаническим почв азотом (N) и освещенностью (L).

Оценка внешних факторов среды с использованием пространственных баз данных

Выбран ряд растровых данных, характеризующих природные и антропогенные факторы среды (ВФ — внешних факторов) (табл. 1). Оценены корреляции Пирсона между ВФ, оставлены слои, корреляция между которыми менее 0.75 по модулю.

Оценка значимости различий между типами сообществ по ЛФ и ВФ выполнена с помощью дисперсионного анализа ANOVA post-hoc test (Duncan test).

В составе *природных факторов* использовали переменные, имеющие физические и биологически осмысленную взаимосвязь с составом и структурой растительного покрова, — климатические, почвенные характеристики и показатели рельефа (табл. 1).

Фактор *антропогенного воздействия* оценивали с помощью дистанционной информации, характеризующей ночную светимость земной поверхности, по данным спутника VIIRS (Wang et al., 2021). Ночная светимость маркирует ряд параметров антропогенной нагрузки: плотность населения, рекреационную нагрузку, загрязнение атмосферы — и имеет высокую корреляцию с потреблением первичных энергетических ресурсов на региональном уровне (Tronin et al., 2014) (табл. 1).

Для оценки фрагментации использовали слой лесопокрытой площади на 2023 г., взятый в качестве растра лесных земель из глобальной пространственной базы данных (слой forest cover с отсечением по 30%) (Hansen et al., 2013). Пространственное разрешение слоя составляло 100 м. Расчет метрик выполнен методом скользящего окна с радиусом 2 км. Рассчитаны две наиболее простые метрики: CA (class area) и ED (edge density). Метрика CA — это площадь класса в пределах скользящего окна. Фактически метрика оценивает распространенность изучаемого класса в разных частях территории, а значит, и ее экологическую емкость. В данном случае метрику

Таблица 1. Внешние факторы среды с использованием пространственных баз данных

Название	Интерпретация	Ед. измерения	Источник
<i>Климатические характеристики</i>			
T ann	среднегодовая температура	°C	WorldClim (Fick, Hijmans, 2017)
T cold Q	средняя температура самой холодной четверти года	°C	
P ann	среднегодовое количество осадков	мм	
P wet M	количество осадков самого влажного месяца	мм	
<i>Почвенные характеристики (на глубине 10 см)</i>			
Soil moist	содержание влаги в почве при 33 кПа	объемная доля, %	SoilGrids (Hengl, 2018; Hengl, Wheeler, 2018; Hengl, Gupta, 2019; Batjes et al., 2020)
Soil pH	pH почвы в H ₂ O	pH	
Soil clay	доля глинистых частиц (<0.002 мм) во фракции мелкозема	г/кг	
Soil carb	содержание органического углерода в почве	г/кг	
<i>Рельеф</i>			
Elevation	высота над ур. м.	м	SRTM (SRTM 90m Digital Elevation Database, 2017)
Slope	уклоны	гр	
<i>Антропогенное воздействие</i>			
Light ann	ночная освещенность	nanoWatts/sr/cm ²	VIIRS (Wang et al., 2021)
Dist light 100	расстояние до объектов с освещенностью более 100 W·cm ⁻² ·sr ⁻¹	км	Рассчитано в ArcMap
Dist center	расстояние до центра Москвы	км	
CA	площадь лесопокрытых земель	га	Рассчитано на основе global forest watch в ПО Fragstats
ED	плотность границ (соотношение длины границ лесопокрытых земель внутри скользящего окна к площади окна (Cushman et al., 2013))	м/га	

можно интерпретировать как лесистость в пределах скользящего окна. Метрика ED — плотность границ изучаемого класса. Если класс имеет простые формы выделов, то плотность границ будет низкой. Сложные формы соответствуют высокой плотности, они характеризуют наличие краевых и экотонных местообитаний.

Выявление значимости факторов внешней среды в формировании современного покрова

Для количественного выявления связи состава типов леса с факторами внешней среды были использованы балльные оценки по шкалам Элленберга.

Таким образом, каждый тип сообществ был представлен выборкой описаний с присвоенными им баллами по шкалам T, R, M, N и L, что позволило статистически анализировать связь пространственных внешних факторов среды и свойств местообитаний, в которых произрастают сообщества данного типа. По сути, речь идет о характеристиках экологических ниш, свойственных выделенным нами типологическим единицам. Использование данного подхода для ценотического уровня близко к пониманию понятия экологической ниши на видовом уровне Т. Хатчinsona (Hutchinson, 1957) как совокупности состояний окружающей среды в многомерном пространстве,

в которых вид способен выжить. Таким образом, количественные характеристики условий местообитаний использовались как ЛФ, в том числе при наложении векторов на ординационное пространство для оценки градиентов внешних факторов (ВФ) среды.

Для выявления значимости факторов вариабельности лесного покрова в зависимости от внешних предикторов использовали множественный регрессионный анализ (Statistica12).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Наземные данные и их классификация

В работе использовали 1132 полных геоботанических описания. Сложность организации лесного покрова, представленного сукцессионной мозаикой сообществ с полидоминантным составом древесного яруса или монодоминантными лесами искусственного происхождения, существенно затруднила типизацию сообществ. В результате классификации описаний с учетом доминирующих видов древесного полога и состава растений подчиненных ярусов выделено 13 типов сообществ. Общая точность выделенных типов по результатам дискриминантного анализа с учетом полного видового состава лесных сообществ тем не менее показала высокую точность дискриминации – 93%, т. е. подавляющая часть обучающей выборки описаний отнесена к выделенным типам сообщества верно (табл. 2). В табл. 3 представлены детальные результаты распределения

предсказанной точности дискриминации для разных типов сообществ. Видно, что ельники и сосняки бореального типа (#1 и 2) близки по составу с неморальными типами соответствующих формаций (#3 и 4), а широколиственные сообщества (#6) в рамках дискриминантной модели на 8.1% отнесены к мелколиственным неморальным лесам (#7) из-за сходного набора видов.

Для характеристики видового состава выделенных типов сообществ мы использовали показатель IndVal (табл. 4). Наличие флористического ядра с высоким значением IndVal видов из разных ярусов характеризует тип сообществ как однородный и устойчивый. Представленность флористического ядра с большим числом характерных видов олиготрофных местообитаний в заболоченных лесах #5 и 10, характерного неморального набора древесных и травянистых видов в #6 типе, набора видов-нитрофилов в разных ярусах, предпочитающих достаточно увлажненные и богатые почвы (склоны ручьев, поймы и т.д.) в #9, 11 и 13 типах, свидетельствует о надежно выделяемых типах сообществ с устойчивым набором видов.

Напротив, небольшое число или отсутствие видов может говорить о случайности набора видов и свидетельствует о неполночленности сообщества или/и его производном статусе (#2,4,7,8). В составе типа #1 индикаторными свойствами с высоким значением IndVal обладают виды бореального спектра – ель европейская (*Picea abies*) в древесном ярусе, ортилия однобокая (*Orthilia secunda*) и гилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens*) в наземном покрове.

Таблица 2. Типы сообществ и результаты дискриминантного анализа полного видового состава типов сообществ

#	Тип сообществ	Точность дискриминации, %
1	Еловые и елово-широколиственные бореальные (кустарничково-мелкотравно-зеленомошные, мелкотравные)	88.0
2	Еловые и елово-широколиственные неморальные (мелкотравно-широкотравные, широкотравные, разнотравные)	93.1
3	Сосново-еловые бореальные (кустарничково-мелкотравно-зеленомошные, мелкотравные)	84.4
4	Сосново-еловые неморальные (мелкотравно-широкотравные, широкотравные, разнотравные)	96.0
5	Сосновые олиготрофные кустарничково-травяно-сфагновые	95.7
6	Широколиственные неморальные (широкотравные)	91.1
7	Мелколиственные неморальные (мелкотравно-широкотравные, широкотравные, разнотравные)	96.0
8	Мелколиственные нитрофильные влажнотравно-широкотравные	92.9
9	Мелколиственные нитрофильные травяно-болотные	100
10	Мелколиственные олиготрофные кустарничково-травяно-сфагновые	100
11	Сероольховые нитрофильные влажнотравно-широкотравные	100
12	Черноольховые нитрофильные влажнотравно-широкотравные	95.2
13	Черноольховые нитрофильные травяно-болотные	100

Таблица 3. Результаты дискриминантного анализа для выделенных типов сообществ

Типы со-обществ	Распределение предсказанной точности дискриминации для разных типов сообществ, %													Общая
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
1	88.0	10.8	0.0	0.0	0.0	0.0	1.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0
	2.4	93.1	0.0	0.3	0.0	1.1	2.9	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0
	3.7	0.9	84.4	10.1	0.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0
	0.0	3.0	1.0	96.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0
	0.0	0.0	2.2	0.0	95.7	0.0	0.0	0.0	0.0	2.2	0.0	0.0	0.0	100.0
	0.0	0.7	0.0	0.0	0.0	91.1	8.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0
	0.6	1.7	0.0	0.0	0.0	0.6	96.0	1.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0
	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	7.1	92.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0
	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0
	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0	0.0	0.0	0.0	100.0
	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0	0.0	0.0	100.0
	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.8	0.0	0.0	0.0	0.0	95.2	0.0	100.0
	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0	100.0

Таблица 4. Список видов растений с высоким индикаторным значением в типах сообществ. Расшифровка номеров типов сообществ представлена в табл. 2

(#1)		(#7)		(#11)	
<i>Hylocomium splendens</i> (D)	29	нет	нет	<i>Alnus incana</i> (A)	84.8
<i>Picea abies</i> (A)	27.6	(#8)		<i>Alnus incana</i> (B)	68.5
<i>Orthilia secunda</i> (C)	24.6	нет	нет	<i>Lamium maculatum</i> (C)	60.6
(#2)		(#9)		<i>Campanula latifolia</i> (C)	49.4
нет	нет	<i>Calamagrostis canescens</i> (C)	36.6	<i>Humulus lupulus</i> (C)	39.4
(#3)		<i>Carex vesicaria</i> (C)	28.4	<i>Stachys sylvatica</i> (C)	33
<i>Pleurozium schreberi</i> (D)	36.5	(#10)		<i>Padus avium</i> (A)	31.2
<i>Dicranum scoparium</i> (D)	29.9	<i>Betula pubescens</i> (C)	47.5	<i>Alnus incana</i> (C)	29.9
(#4)		<i>Salix aurita</i> (C)	47.2	<i>Chrysosplenium alternifolium</i> (C)	27.1
нет	нет	<i>Eriophorum vaginatum</i> (C)	45.8	<i>Plagiomnium undulatum</i> (D)	26.4
(#5)		<i>Polytrichum commune</i> (D)	44.5	(#12)	
<i>Ledum palustre</i> L. (C)	53.1	<i>Carex nigra</i> (C)	40.1	<i>Impatiens noli-tangere</i> (C)	32.6
<i>Chamaedaphne calyculata</i> (C)	42.5	<i>Sphagnum</i> sp. (D)	39.3	<i>Alnus glutinosa</i> (A)	30.5
<i>Pinus sylvestris</i> (B)	31.4	<i>Carex lasiocarpa</i> (C)	34.1	(#13)	
<i>Pinus sylvestris</i> (A)	28	<i>Pinus sylvestris</i> L. (C)	33	<i>Carex appropinquata</i> (C)	55.3
<i>Andromeda polifolia</i> (C)	27.3	<i>Oxycoccus palustris</i> (C)	30.6	<i>Calla palustris</i> (C)	48.6
(#6)		<i>Polytrichum strictum</i> (D)	28.8	<i>Alnus glutinosa</i> (A)	45.8
<i>Tilia cordata</i> (A)	54.4	<i>Betula pubescens</i> (A)	27.2	<i>Solanum dulcamara</i> (C)	39
<i>Quercus robur</i> (A)	45.3	<i>Aulacomnium palustre</i> (D)	25.7	<i>Scirpus sylvaticus</i> (C)	35.8
<i>Lathyrus vernus</i> (C)	36.4	<i>Salix cinerea</i> (B)	24.9	<i>Lythrum salicaria</i> (C)	33.7
<i>Pulmonaria obscura</i> (C)	35			<i>Plagiomnium</i> sp. (D)	30.8
<i>Acer platanoides</i> (B)	30.6			<i>Iris pseudacorus</i> (C)	29.1
<i>Carex pilosa</i> (C)	29			<i>Equisetum fluviatile</i> (C)	28
<i>Ranunculus cassubicus</i> (C)	27.1			<i>Carex pseudocyperus</i> (C)	26.7
				<i>Filipendula ulmaria</i> (C)	25.8

Примечание. А1 — древесный ярус, В — подрост, С — травяно-кустарничковый ярус, D — моховой ярус.

Производный характер этих сообществ (еловые культуры) и сукцессионная незрелость свидетельствуют о переходном статусе лесов. Бореальные сосняки относятся к #3 типу. Они также имеют искусственное происхождение и ограниченное число индикаторных видов в моховом ярусе (плевроциум Шребера (*Pleurozium schreberi*) и дикранум метловидный (*Dicranum scoparium*)).

Распределение типов сообществ в градиенте биотопических условий

Распределение типов сообществ в экологическом пространстве вдоль осей ординации выявило, что вдоль первой оси с очевидным изменением трофности и увеличением значений pH почв достаточно четко разделяются широколиственные неморальные (#6), еловые бореальные (#1) и сосново-еловые бореальные (#3), елово-широколиственные неморальные (#2) и сосновые олиготрофные сообщества (#5). По второй оси отделяются сообщества переувлажненных местообитаний (#11–13) (рис. 3).

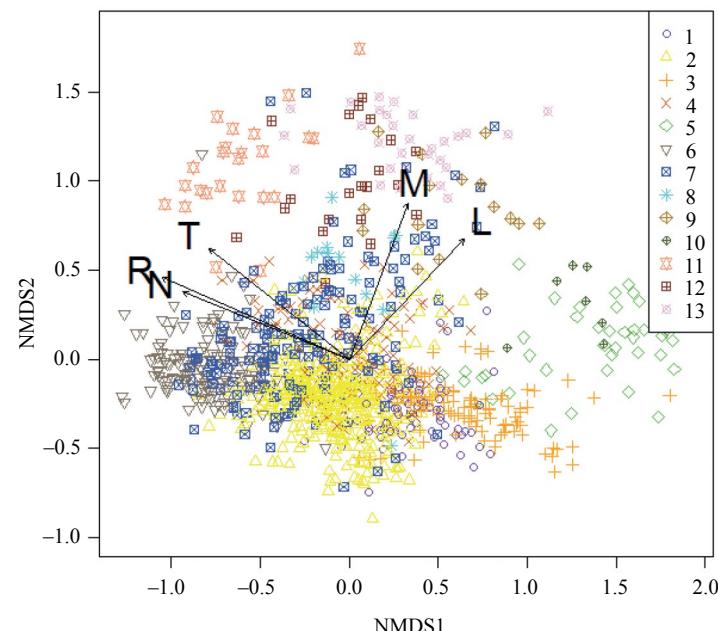
Величина корреляции векторов ЛФ с осями ординации и значения квадрата коэффициента корреляции (r^2) достаточно высоки, что говорит о существенном влиянии изменения значений ЛФ на состав сообществ. С первой осью варьирования (NMDS1) связаны изменение температуры (T), кислотности почв (R) и богатства почв азотом (N), со второй осью (NMDS2) — изменения увлажненности почв (M) и освещенности (L). Самые сильные изменения значений характерны для кислотности почв (максимальное

значение квадрата коэффициента корреляции), а самые слабые изменения — для освещенности.

Распределения типов сообществ в градиенте изменения характеристик биотопических условий даны на рис. 4. В условиях наиболее низких показателей **температурного режима** существуют ельники бореальные (#1) и сосняки (за исключением неморальных) (#3, 5), а также мелколиственные заболоченные сообщества (#10). Перечисленные типы сообществ значимо отличаются от всех остальных типов сообществ. Самые высокие температуры характерны для широколиственных лесов (#6) (рис. 4, а).

Условия повышенной **увлажненности почв** характерны для сосняков заболоченных (#5), мелколиственных травяно-болотных и заболоченных лесов (#9, 10) черноольшаников (#12, 13) (рис. 4, б). При этом у черноольшаников травяно-болотных (#13) этот показатель максимально отличается от остальных типов сообществ. В наименее увлажненных почвенных условиях встречаются сосняки неморальные (#3) — они значимо отличаются от всех типов сообществ более низкими значениями фактора увлажнения.

Максимальные значения **богатства почв азотом** характерны для сероольшаников и черноольшаников влажнотравно-широкотравных (#11, 12), имеющих достоверные отличия от всех остальных типов сообществ (рис. 4, в). Самое низкое почвенное богатство свойственно сосновым и мелколиственным заболоченным (олиготрофным) лесам (#5, 10).



ЛФ	NMDS1	NMDS2	r^2	$Pr(>r)$
L	0.69	0.72	0.49	0.01
T	-0.79	0.62	0.57	0.01
R	-0.92	0.40	0.74	0.01
M	0.35	0.94	0.49	0.01
N	-0.93	0.37	0.57	0.01

Рис. 3. Корреляция распределения описаний с ординационными осями и коэффициенты корреляции. Номера синтаксонов даны в табл. 2. Обозначение ЛФ: L — освещенность, T — температура, R — кислотность почв, M — увлажнение почв, N — богатство почв азотом.

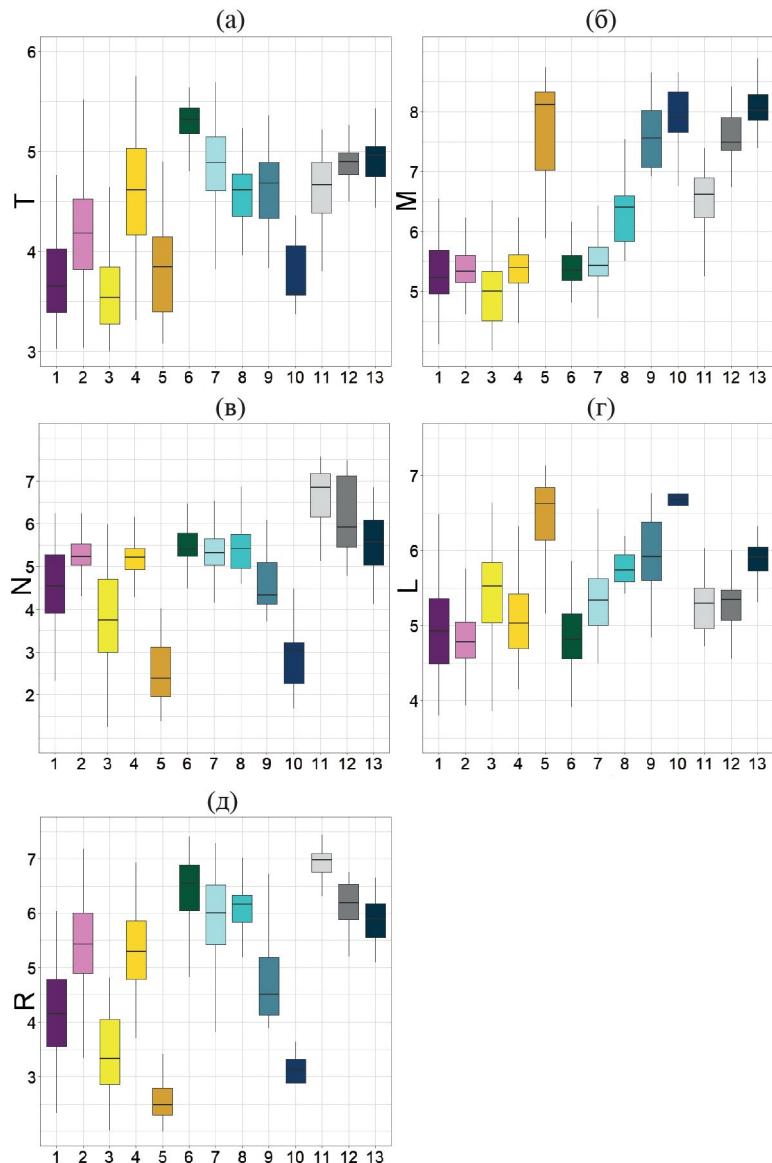


Рис. 4. Бокс-плоты варьирования биотопических переменных с оценкой медианы (горизонтальная линия), интерквартильный размах (25–75 % процентов значений; “ящики”), минимальные и максимальные значения в пределах 1.5*интерквартильный размах (“усы”). Обозначения переменных: а — Т, б — М, в — Н, г — Л, д — Р.
Обозначение сообществ даны в табл. 2.

Самый высокий показатель **освещенности** наблюдается в условиях разреженного древостоя заболоченных сосновых и мелколиственных сообществ (#5, 10), которые не имеют достоверных отличий по этому фактору, зато значимо отличаются от остальных типов сообществ (рис. 4, г). Наиболее затененными закономерно оказываются подпологовые пространства еловых лесов (#1, 2), сосновых неморальных (#4), а также широколиственных (#6) типов сообществ.

Кислотность почв оказывает наибольшее влияние на варьирование состава лесов. В местообитаниях с наиболее высокими значениями pH произрастают

сероольшаники влажнотравно-широкотравные (#11) — они значимо отличаются от всех типов. Также высокие значения характерны для широколиственных (#6), мелколиственных неморальных и влажнотравно-широкотравных лесов (#7, 8) и черноольшаников (#12, 13). Самая кислая реакция почв (низкие значения фактора) свойственна соснякам заболоченным (#5), которые значимо отличаются от остальных типов лесов (рис. 4, д). Пониженные значения наблюдаются также в местообитаниях boreальных сосняков (#3) и мелколиственных заболоченных лесов (#10). Эти типы сходны по фактору кислотности и значимо отличаются от других сообществ.

Распределение типов сообществ в градиенте факторов среды с использованием ГЭБД

Природные факторы

Варьирование средних значений *климатических переменных* незначительно, однако широкий интерквартильный размах указывает на присутствие отдельных типов сообществ в различных условиях (рис. 5, а–г). Наибольшими отличиями среди выделенных 13 типов сообществ по градиенту среднегодовых температур (*T ann*) характеризуются сосняки неморальные (#4) и широколиственные леса (#6), у которых наблюдаются максимальные значения данного фактора с достоверными отличиями от остальных типов сообществ (рис. 5, а). Пониженные значения среднегодовых температур характерны для сосновых и мелколиственных заболоченных лесов (#5, 10), однако отличий от остальных типов сообществ наблюдается в меньшей степени. Так, они близки к значениям еловых (#1, 2) и мелколиственных травяно-болотных (#9) лесов.

Средняя температура самой холодной четверти года (*T cold Q*) однозначно выделяет черноольшаники травяно-болотные (#13), которые характеризуются пониженными значениями данного фактора и значимо отличаются от всех остальных типов сообществ, за исключением бореальных сосняков (#3) (рис. 5, б). Повышенные средние температуры самой холодной четверти года характерны для неморальных сосняков (#4), мелколиственных влажнотравно-широкотравных лесов (#8) и сероольшаников (#11). Среди данных типов сообществ последний имеет большее число достоверных отличий. Характерно, что в отличие от среднегодовых температур (*T ann*) данный фактор более четко отделяет бореальные ельники (#1), смягчает условия произрастания мелколиственной нитрофильной группы сообществ (#8), а также расширяет диапазон произрастания широколиственных неморальных сообществ (#6).

Наибольшие отличия по переменной среднегодового количества осадков (*P ann*) характерны также для черноольшаников травяно-болотных (#13), которые отличаются от всех типов сообществ и имеют пониженные значения данного фактора (рис. 5, в). Максимальное варьирование значений среднегодового количества осадков характерно для широколиственных лесов (#6), которые в результате не отличаются ни от одного типа сообществ, кроме черноольшаников (#13).

По переменной среднего количества осадков самого влажного месяца (*P wet M*) достоверных отличий практически не наблюдается, за исключением сероольшаников (#11), которые характеризуются меньшим количеством осадков по сравнению с ельниками неморальными (#2) и мелколиственными заболоченными лесами (#10) (рис. 5, г).

Типы сообществ имеют слабо выраженные различия по почвенным характеристикам. По показателю

кислотности (*Soil pH*) максимальные отличия наблюдаются у мелколиственных влажнотравно-широкотравных лесов (#8), у которых несколько повышенные значения pH, в то время как у черноольшаников травяно-болотных (#13) этот показатель немного ниже (рис. 5, д).

По содержанию влаги в почве (*Soil moist*) можно выделить несколько типов лесов, которые характеризуются пониженными значениями данной переменной, — широколиственные леса (#6), мелколиственные неморальные и влажнотравно-широкотравные леса (#7, 8). Данные сообщества значимо отличаются от еловых бореальных (#1), сосновых бореальных и неморальных (#3, 4), а также мелколиственных заболоченных лесов (#10) и черноольшаников травяно-болотных (#13), которые характеризуются несколько повышенными значениями данной переменной (рис. 5, е).

Содержание глинистых частиц в почве (*Soil clay*) наиболее ярко дифференцирует типы сообществ в ряду почвенных переменных (рис. 5, ж). Наибольшие значения данного фактора характерны для широколиственных лесов (#6), мелколиственных влажнотравно-широкотравных и заболоченных лесов (#8, 10) и сероольшаников (#11). Перечисленные типы отличаются от всех еловых и сосновых типов сообществ (#1–5), которые характеризуются более низким содержанием глинистых частиц.

Содержание углерода в почве (*Soil carb*) дифференцирует только широколиственные (#6) и сероольховые леса (#11), значимо отличающиеся от всех остальных типов сообществ и имеющие более низкие значения данной переменной (рис. 5, з). Другие типы лесов схожи по данному показателю.

Высота над ур. м. (*Elevation*) очень хорошо разделяет ряд типов сообществ. Так, черноольшаники (#12, 13) значимо отличаются от всех остальных лесов более низким расположением в рельефе. Также к более низким абсолютным высотам тяготеют сосняки бореальные (#3) (рис. 5, и). На возвышенностях распространены еловые неморальные леса (#2) — они отличаются по данному фактору от большинства остальных лесов.

Крутизна склонов (*Slope*) лучше всего дифференцирует сероольшаники (#11), они значимо отличаются по данной переменной от всех типов сообществ и располагаются на более наклонных поверхностях (склоны ручьев и рек). Также на элементах рельефа с повышенным уклоном распространены сосняки неморальные (#4), однако они отличаются от небольшого числа типов сообществ. Наиболее выровненные поверхности предпочитают заболоченные сосновые и мелколиственные леса (#5, 10), а также ельники бореальные (#1) (рис. 5, к).

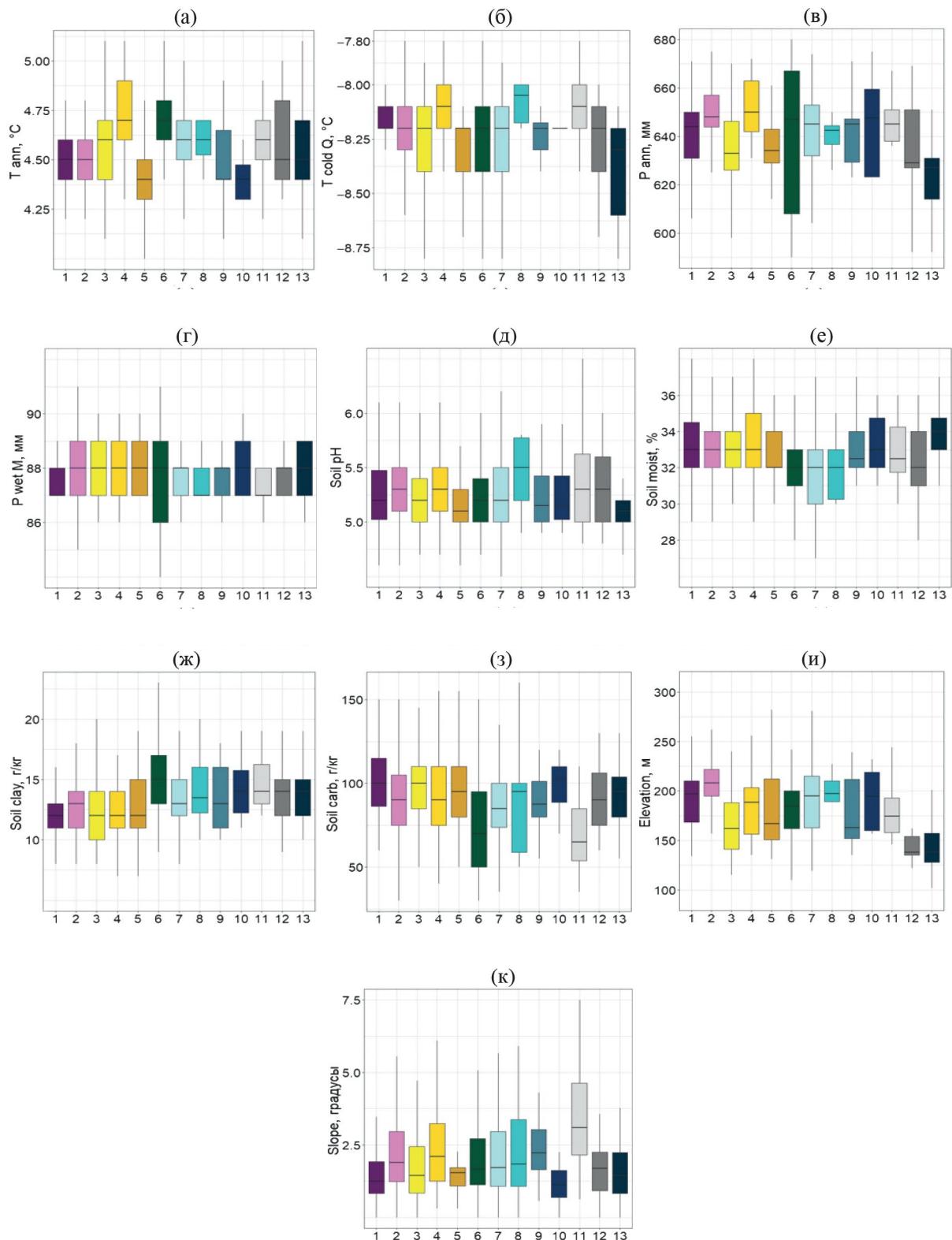


Рис. 5. Бокс-плоты варьирования природных пространственных переменных в типах сообществ с оценкой медианы. Климатические характеристики: а — T_{ann} , б — $T_{cold\ Q}$, в — P_{ann} , г — $P_{wet\ M}$; почвенные характеристики: д — Soil pH , е — Soil moist , ж — Soil clay , з — Soil carb ; морфометрические характеристики: и — Elevation , к — Slope . Обозначение сообществ даны в табл. 2.

Антропогенные факторы

Расстояние до объектов с высокойочной освещенностью (**Dist light 100**) слабо влияет на разделение типов сообществ. Можно отметить, что сосновки неморальные (#4) и широколиственные леса (#6) располагаются ближе к населенным пунктам, значительно отличаясь по этой переменной лишь от части типов сообществ. Другая часть не дифференцируется по данному фактору (рис. 6, а).

Значенияочной освещенности (**Light ann**) слабо влияют на дифференциацию сообществ. Достоверные различия наблюдаются только у широколиственных лесов (#6), которые отличаются более высокойочной освещенностью, а также сосновок неморальных (#4). В данном случае было бы неверно говорить, что

неморальные сосновые (#4) и широколиственные леса (#6) испытывают самую большую антропогенную нагрузку. По-видимому, близость к населенным пунктам связана с преимущественными посадками данных сообществ (рис. 6, б).

Расстояние до центра Москвы (**Dist center**) успешно дифференцирует сосновые неморальные леса (#4), которые в среднем располагаются ближе всех к мегаполису (рис. 6, в). Данные сообщества значительно отличаются от всех остальных типов по этому показателю, за исключением широколиственных лесов (#6). В целом широколиственные (#6) и мелколиственные заболоченные (#10) леса характеризуются широким диапазоном распространения относительно центра Москвы.

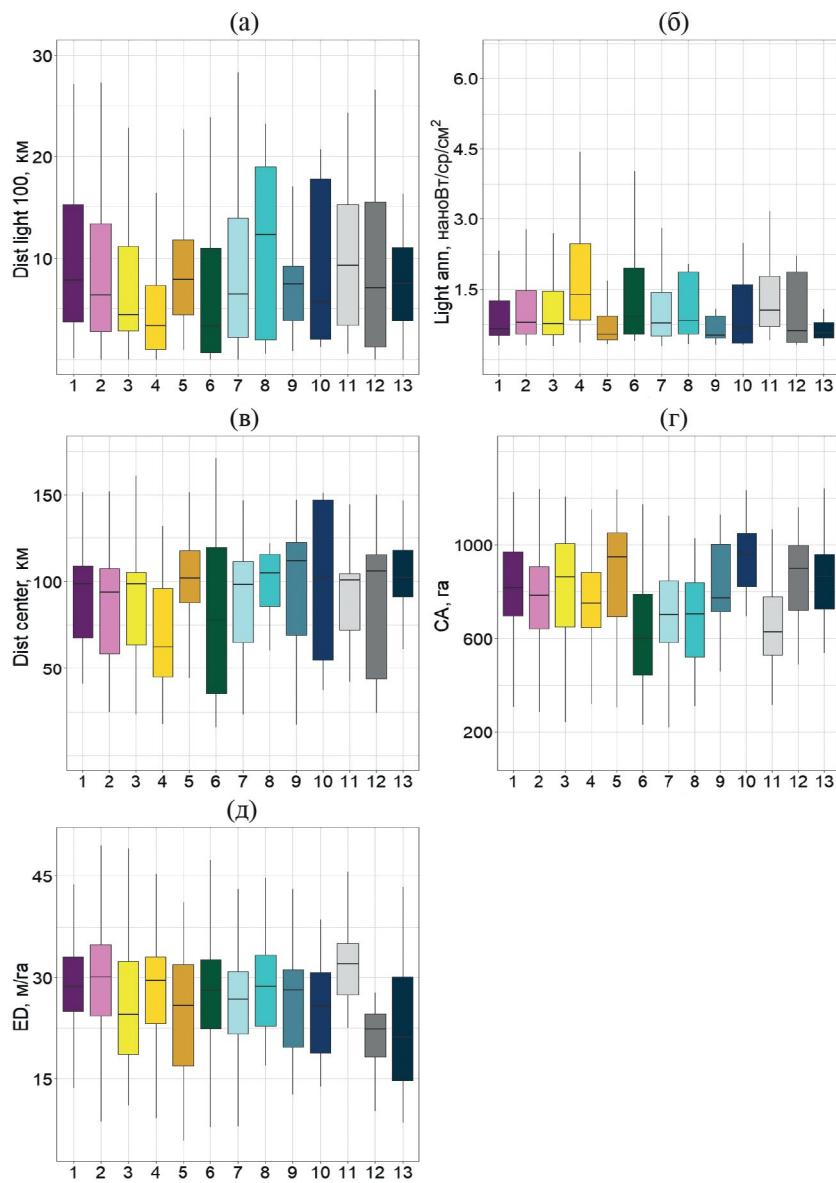


Рис. 6. Бокс-плоты варьирования антропогенных пространственных переменных в типах сообществ с оценкой медианы. Обозначения факторов: а — Dist light 100, б — Light ann, в — Dist center; г — CA, д — ED. Обозначение сообществ даны в табл. 2.

Показатель фрагментации, оцененный с использованием метрики лесопокрытой площади (СА), значительно различает несколько типов сообществ. С одной стороны, это неморальные и нитрофильные типы сообществ, которые чаще представлены мелкоконтурными лесными массивами (#6, 7, 8, 11) с лесистостью внутри скользящего окна, составляющей 621–716 га (49–56%) (рис. 6, г). С другой стороны, это boreальные (#1–5) и мелколиственные олиготрофные сообщества (#10) с лесистостью 756–940 га (60–75%). Наиболее значительные различия наблюдаются между типами сообществ #6 и 10. Это соответствует ранее полученным результатам, свидетельствующим о связи зонального доминирования boreальных и олиготрофных лесов со степенью их фрагментации (Котлов, 2023), а также о преимущественной распашке более плодородных земель, занимаемых широколиственными лесами в южной части региона.

Метрика, характеризующая плотность границ (ED), показывает, насколько границы леса простые, спрямленные либо сложные и неоднородные. С увеличением периметра выдела увеличивается доля

опушечных биотопов (рис. 6, д). Данная метрика значительно отличает несколько типов сообществ. Высокий показатель плотности границ (около 28.5 м/га) наблюдается для типов сообществ #1, 2, 4 и 6. Значительно от них отличаются типы сообществ #12 и 13, у которых плотность составляет 22 м/га. Максимальная плотность границ (31.7 м/га) характерна для сероольховых сообществ #11 и демонстрирует сложность и многообразие их контуров. Для черноольховых характерна, наоборот, низкая плотность границ (21.8, 22.1), что связано с гидроморфными условиями, которые формируют плавные и выровненные контуры, такие как поймы рек и низинные болота.

Значимость факторов внешней среды

Для выявления влияния ведущих факторов на вариабельность лесных сообществ выполнен множественный регрессионный анализ. Совокупность ЛФ, характеризующих свойства экологической ниши типов сообществ, последовательно оценивалась по отношению ко всему комплексу внешних природных и антропогенных факторов (ВФ) (рис. 7).

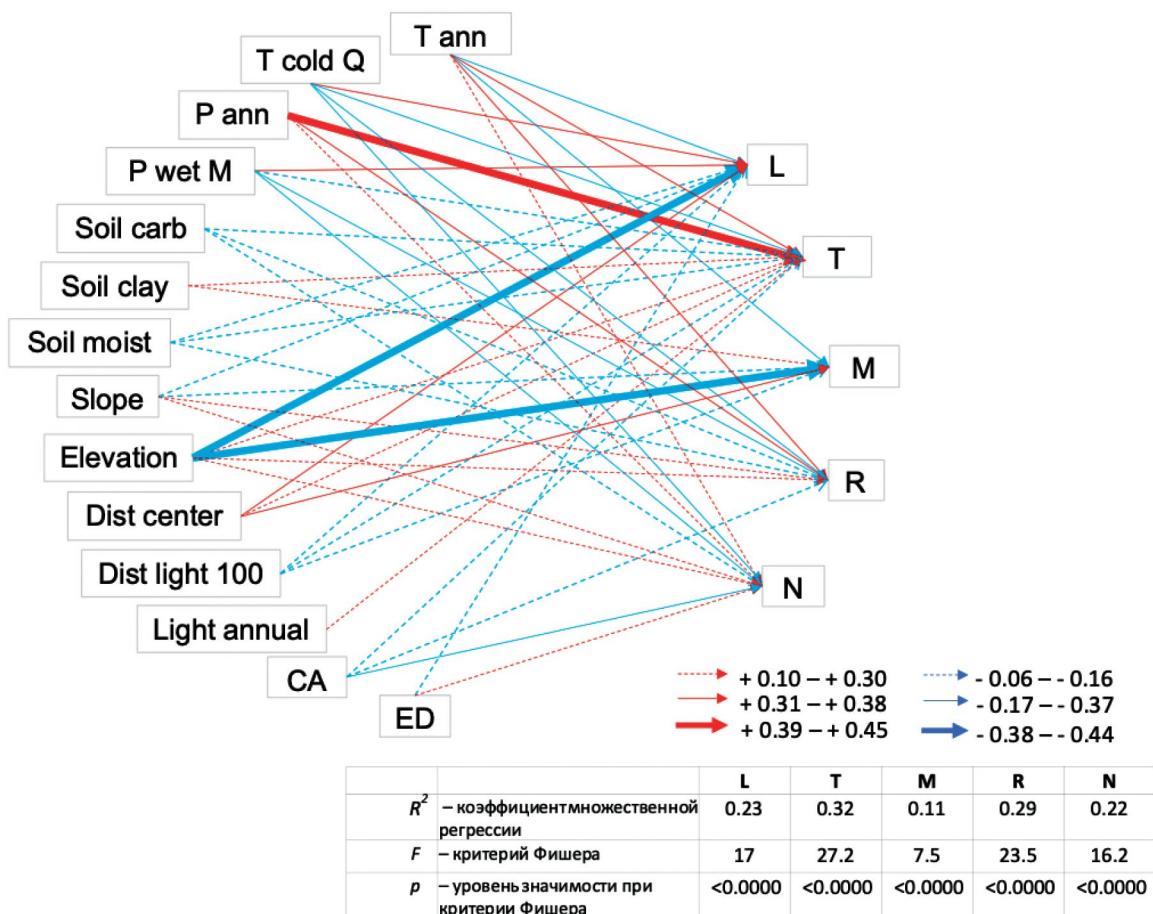


Рис. 7. Значимость факторов внешней среды в формировании биотопов растительных сообществ по результатам множественной линейной регрессии.

Наиболее значимая связь практически всех ЛФ наблюдалась с морфометрическими показателями рельефа, особенно с высотой над ур. м. ($\text{elevation}/L = -0.43$; $\text{elevation}/M = -0.45$). В числе климатических переменных наиболее ярко связь внешних факторов среды с биотопическими характеристиками проявилась по переменным значений годовых температур (T_{ann}) и среднегодовых осадков (P_{ann}). Более слабая связь наблюдалась с почвенными переменными — долей глинистых частиц почвы (**Soil clay**) и содержанием углерода (**Soil carb**).

Влияние антропогенного фактора заметнее всего по переменной расстояния до Москвы (**Dist_center**), которое положительно связано с увлажненностью (M), освещенностью (L) и температурой (T). По связи показателя удаления от крупных населенных пунктов (**Dist light 100**) с данными локальными переменными наблюдается слабая, но достоверная отрицательная связь. Слабая положительная связь отмечена **Light ann** с T .

Показатели фрагментации слабо определяли биотопические характеристики типов сообществ. В частности, метрика лесопокрытой площади (**CA**) отрицательно связана с переменными T , R и N (рис. 7), что говорит о сокращении площади лесных участков в первую очередь под неморальными лесами с повышенными температурами, почвой низкой кислотности и богатством. По метрике плотности границ (**ED**) прослеживается отрицательная связь с освещенностью (L) и положительная с богатством почвенных условий (N).

В целом в большинстве случаев наблюдаются значимые, но достаточно низкие коэффициенты детерминации: $R^2 = 0.23$ (для L); $R^2 = 0.32$ (для T); $R^2 = 0.11$ (для M); $R^2 = 0.29$ (для R); $R^2 = 0.22$ (для N) при уровне значимости $p < 0.0000$. Это говорит о том, что переменные ВФ не вполне точно описывают изменчивость факторов ЛФ (другими словами, состав сообществ), и сила связи между ними невелика. Это может быть объяснено несоответствием масштабов исследования, поскольку разрешение ВФ 90–250 м кратно превышает разрешение ЛФ (30–60 м). Кроме того, качество связи с внешними предикторами усложняется особенностями лесного покрова, который высоко фрагментирован вследствие давней истории хозяйственного освоения, и высокой площадью искусственных насаждений из сосны и ели.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Состав и пространственное распределение лесных сообществ определяются сочетанием факторов среды. На локальном биотопическом уровне наиболее значимыми в детерминации типов сообществ являлись кислотность, богатство и влажность почвы. На верхнем пространственном уровне вариабельность лесного покрова в большей мере зависела от характеристик рельефа, главным образом от высоты

над ур. м. Также состав лесных сообществ связан с климатическими факторами, из которых наиболее значимыми выступают среднегодовые температуры и осадки. Это хорошо объяснимо, т. к. изучаемый регион располагается в экотонной зоне, где наблюдается переход хвойно-широколиственной зоны лесов в широколиственную. В числе почвенных переменных содержание углерода и глинистых частиц в наибольшей мере определяли вариабельность лесов, однако они слабо связаны с биотопическими локальными характеристиками. Фактор антропогенного воздействия, оцененный по составу лесов в окрестностях населенных пунктов, в том числе по удаленности от Москвы, а также показатели фрагментации (размер лесопокрытой площади и плотность границ участков) оказались менее значимыми по сравнению с природными факторами. Более тесная связь ЛФ с составом сообществ, по сравнению с ВФ, объясняется большим пространственным разрешением внешних переменных.

Дальнейшее развитие проблемы установления связи характеристик состава и структуры лесных сообществ с факторами среды на разных пространственных уровнях заключается в увеличении выборки первичных описаний, корректировки биотопических характеристик местообитаний за счет прямых инструментальных измерений, пополнении новыми слоями из глобальных баз данных с более высоким пространственным разрешением. Изучение утепляющего эффекта мегаполиса Москвы также позволит более детально раскрыть тему косвенного воздействия на состав лесного покрова. Использование данных о характеристиках лесной растительности не только непосредственно в точках составления геоботанических описаний, но и имеющуюся на их основе модель распространения типов сообществ, может повысить точность установления связей с природными и антропогенными факторами глобальных баз данных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анненская Г.Н., Жучкова В.К., Калинина В.Р., Мамай И.И., Низовцев В.А., Хрусталева М.А., Цесельчук Ю.Н. Ландшафты Московской области и их современное состояние. Смоленск: СГУ, 1997. 296 с.
- Грибова С.А., Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Растильность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 429 с.
- Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части Европейской России. М.: КМК, 2003. Т. 1–2. 960 с.
- Котлов И.П. Пространственная структура лесного покрова Московской области (оценка на основе количественных метрик фрагментации): автореф. дис... кандидата биологических наук: 1.5.15. М.: ИПЭЭ РАН, 2023. 165 с.

- Лесной план Московской области на 2019—2028 годы. Книга 1 и 2. 2023. https://klh.mosreg.ru/dokumenty/napravleniya-deyatelnosti/lesnoe-planirovanie/proekty-dokumentov-lesnogo-planirovaniya/26-09-2023-12-19-27-lesnoy-plan-moskovskoy-oblasti-na-2019-2028-gody-k?utm_referrer=https%3a%2f%2fwww.google.com%2f
- Литвиненко Л.Н., Калинина А.А. Распределение осадков на территории Московской области при наличии и отсутствии крупного антропогенного образования // Экология урбанизированных территорий. 2018. № 2. С. 66—71.
- Осипов В.В., Гаврилова Н.К. Аграрное освоение и динамика лесистости Нечерноземной зоны РСФСР. М.: Наука, 1983.
- Пшегусов Р.Х., Темботова Ф.А., Саблирова Ю.М. Основные закономерности пространственной локализации различных типов хвойных и хвойно-широколиственных лесов северного макросклона Западного Кавказа по материалам дистанционного зондирования Земли // Вопросы лесной науки. 2019. Т. 2. № 3. С. 1—11.
- Тицков А.А. Актуальная биогеография как методологическая основа сохранения биоразнообразия // Вопросы географии. 2012. № 134. С. 15—57.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.
- Черненькова Т.В., Суслова Е.Г., Морозова О.В., Беляева Н.Г., Котлов И.П. Биоразнообразие лесов Московского региона // Экосистемы: экология и динамика. 2020. Т. 4. № 3. С. 61—144.
- Черненькова Т.В., Котлов И.П., Беляева Н.Г., Суслова Е.Г., Морозова О.В. Оценка и картографирование ценотического разнообразия лесов Московского региона // Лесоведение. 2022. № 6. С. 617—630.
- Ahmed O.S., Wulder M.A., White J.C., Hermosilla T., Coops N.C., Franklin S.E. Classification of annual non-stand replacing boreal forest change in Canada using Landsat time series: a case study in northern Ontario // Remote Sensing Letters. 2017. V. 8. № 1. P. 29—37.
- Akinyemi F.O., Tlhalerwa L.T., Eze P.N. Land degradation assessment in an African dryland context based on the Composite Land Degradation Index and mapping method // Geocarto International. 2021. V. 36. № 16. P. 1838—1854.
- Balmford A., Bond W. Trends in the state of nature and their implications for human well-being // Ecology Letters. 2005. V. 8. № 11. P. 1218—1234.
- Batjes N.H., Ribeiro E., van Oostrum A. Standardised soil profile data to support global mapping and modelling (WoSIS snapshot 2019) // Earth System Science Data. 2020. V. 12. № 1. P. 299—320.
- Chernenkova T.V., Morozova O.V. Classification and Mapping of Coenotic Diversity of Forests // Contemporary Problems of Ecology. 2017. V. 10. № 7. P. 738—747.
- Cushman S.A., McGarigal K., McKelvey K., Vojta C.D., Reagan C.M. Analysis for Habitat Monitoring // USFS Wildlife Habitat Technical Guide, 2013.
- Dufrêne M., Legendre P. Species Assemblages and Indicator Species: the Need for a Flexible Asymmetrical Approach // Ecological Monographs. 1997. V. 67. № 3. P. 345—366.
- Ellenberg H. Vegetation Ecology of Central Europe. Cambridge: Cambridge University Press, 1988.
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta Geobotanica. 1991. V. 18. P. 1—248.
- Fick S.E., Hijmans R.J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas // International Journal of Climatology. 2017. V. 37. № 12. P. 4302—4315.
- Forman R.T.T., Godron M. Landscape Ecology. New York: John Wiley and Sons Ltd., 1986. P. 620.
- Hansen M.C., Potapov P.V., Moore R., Hancher M., Turubanova S.A., Tyukavina A., Thau D., Stehman, S.V., Goetz S.J., Loveland T.R. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change // Science. 2013. V. 342. P. 850—853.
- Hengl T. Soil pH in H₂O at 6 standard depths (0, 10, 30, 60, 100 and 200 cm) at 250 m resolution. 2018.
- Hengl T., Gupta S. Soil water content (volumetric%) for 33kPa and 1500kPa suctions predicted at 6 standard depths (0, 10, 30, 60, 100 and 200 cm) at 250 m resolution. 2019.
- Hengl T., Wheeler I. Soil organic carbon content in x 5 g / kg at 6 standard depths (0, 10, 30, 60, 100 and 200 cm) at 250 m resolution. 2018.
- Hutchinson G.E. Concluding Remarks // Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 1957. V. 22. P. 415—427.
- Kotlov I., Chernenkova T., Belyaeva N. Urban forests of Moscow: typological diversity, succession status, and fragmentation assessment // Landscape Ecology. 2023. V. 38. № 12. P. 3767—3789.
- Loreau M., Hector A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments // Nature. 2001. V. 412. № 6842. P. 72—76.
- McBratney A.B., Mendonça Santos M.L., Minasny B. On digital soil mapping // Geoderma. 2003. V. 117. № 1. P. 3—52.
- Mücher C.A., Klijn J.A., Wascher D.M., Schaminée J.H.J. A new European Landscape Classification (LANMAP): A transparent, flexible and user-oriented methodology to distinguish landscapes // Ecological Indicators. 2010. V. 10. № 1. P. 87—103.
- Potapov P., Hansen M.C., Pickens A., Hernandez-Serna A., Tyukavina A., Turubanova S., Zalas V., Li X., Khan A., Stolle F., Harris N., Song X.-P., Baggett A., Kommareddy I., Kommareddy A. The Global 2000—2020 Land Cover and Land Use Change Dataset Derived From the Landsat Archive: First Results // Frontiers in Remote Sensing. 2022. V. 3.

- Potere D., Schneider A., Angel Sh., Civco D.L.* Mapping urban areas on a global scale: which of the eight maps now available is more accurate? // International Journal of Remote Sensing. 2009. V. 30. № 24. P. 6531–6558.
- Rocchini D., Lenoir J.* Remote sensing at the interface between ecology and climate sciences // Meteorological Applications. 2021. V. 28. № 5. P. 1–6.
- Specker H.* Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe — temperate zone // Journal of environmental Management. 2003. V. 67. № 1. P. 55–65.
- Tichý L.* JUICE, software for vegetation classification // Journal of Vegetation Science. 2002. V. 13. № 3. P. 451–453.
- Tronin A.A., Gornyy V.I., Kritsuk S.G., Latypov I. Sh.* Nighttime lights as a quantitative indicator of anthropogenic load on ecosystems // Current Problems in Remote Sensing of the Earth from Space. 2014. V. 11. № 1. P. 237–244.
- Wang Z., Shrestha R., Yao T., Kalb V.* Black Marble User Guide (Version 1.2). 2021. https://ladsweb.modaps.eosdis.nasa.gov/missions-and-measurements/viirs/VIIRS_Black_Marble_UG_v1.2_April_2021.pdf
- Zhang X., Liu L., Chen X., Xie Sh., Gao Y.* Fine Land-Cover Mapping in China Using Landsat Datacube and an Operational SPECLib-Based Approach // Remote Sensing. 2019. V. 11. № 9. P. 1056.
- SRTM 90m Digital Elevation Database [Электронный ресурс] // CGIAR Platform for Big Data in Agriculture. URL: <https://bigdata.cgiar.org/srtm-90m-digital-elevation-database/>
- Top 10 Lists // World Resources Institute Research. 2024. URL: <https://research.wri.org/gfr/top-ten-lists> (дата обращения: 01.09.2024).
- R Core Team // European Environment Agency. 2020. URL: <https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/indicators/oxygen-consuming-substances-in-rivers/r-development-core-team-2006> (дата обращения: 19.04.2024).

Contribution of Natural and Anthropogenic Factors to the Formation of Spatial Structure and Composition of Forest Cover in the Moscow Region

T. V. Chernenkova^{1,*}, N. G. Belyaeva¹, I. P. Kotlov², A. S. Novikov¹

¹ Institute of Geography of the RAS Staromonetniy ln., 29, Moscow, 119017 Russian Federation

² Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Leninsky ave., 33, Moscow, 119071 Russian Federation

*E-mail: chernenkova50@mail.ru

Identification of the leading factors determining forest cover differentiation is a still understudied topic in ecology and biogeography. This study's objective is to assess the contribution of natural and anthropogenic factors to the formation of modern forest cover diversity on the example of the Moscow region. As a result of classification of 1032 field relevés, 13 vegetation community types were identified based on the dominant forest-forming tree species and phytocenotic spectra of plants in subordinate layers. Using statistical methods, the heterogeneity of the identified community types' floristic composition and the accuracy of their classification were assessed, and the ordination of communities in the ecological framework was done. The relationship of community types with biotopic local factors was analysed using Ellenberg scales. Most pairs of identified community types differed significantly by the results of Duncan's test ($p < 0.05$) for all biotope properties. A list of indicator species for the identified community types (IndVal) was compiled. It was also shown that the most significant local factors determining the identified community types were soil acidity, nutrient abundance and moisture. At the upper spatial level, community variability was studied in relation to external environmental factors based on global spatial databases, and the relationship with individual forest cover fragmentation indicators was assessed. Among the most significant factors were the climatic ones (average annual temperatures and precipitation). Terrain (elevation above sea level) also significantly affected the composition of communities. Anthropogenic factors (distance from settlements, forest cover fragmentation) had a smaller impact on the differentiation of community types compared to natural ones.

Keywords: phytocoenotic diversity, forest cover, natural and anthropogenic factors, Ellenberg scales, global spatial databases, Moscow region.

Acknowledgements: The work has been carried out with the financial support of the RSF grant No. 24-17-00120 (issue formulated, main calculations and data analysis performed); primary data collection was carried out within the framework of the planned subject of the GI RAS (№ FMWS-2024-0007).

REFERENCES

- Ahmed O.S., Wulder M.A., White J.C., Hermosilla T., Coops N.C., Franklin S.E., Classification of annual non-stand replacing boreal forest change in Canada using Landsat time series: a case study in northern Ontario, *Remote Sensing Letters*, 2017, Vol. 8, No. 1, pp. 29–37.
- Akinyemi F.O., Tlhalerwa L.T., Eze P.N., Land degradation assessment in an African dryland context based on the Composite Land Degradation Index and mapping method, *Geocarto International*, 2021, Vol. 36, No. 16, pp. 1838–1854.
- Annenskaya G.N., Zhuchkova V.K., Kalinina V.R., Mamai I.I., Nizovtsev V.A., Khrustaleva M.A., Tsel'sel'chuk Y.N., *Landshafty Moskovskoi oblasti i ikh sovremennoe sostoyanie* (Landscapes of Moscow Oblast and the current state), Smolensk: Izd-vo SGU, 1997, 296 p.
- Balmford A., Bond W., Trends in the state of nature and their implications for human well-being, *Ecology Letters*, 2005, Vol. 8, No. 11, pp. 1218–1234.
- Batjes N.H., Ribeiro E., van Oostrum A., Standardised soil profile data to support global mapping and modelling (WoSIS snapshot 2019), *Earth System Science Data*, 2020, Vol. 12, No. 1, pp. 299–320.
- Chernen'kova T.V., Kotlov I.P., Belyaeva N.G., Suslova E.G., Morozova O.V., Otsenka i kartografirovaniye tse-noticheskogo raznoobraziya lesov Moskovskogo regiona (Assessment and mapping of the cenotic diversity of the Moscow region's forests), *Lesovedenie*, 2022, No. 6, pp. 617–630.
- Chernenkova T.V., Morozova O.V., Classification and Mapping of Coenotic Diversity of Forests, *Contemporary Problems of Ecology*, 2017, Vol. 10, No. 7, pp. 738–747.
- Chernen'kova T.V., Suslova E.G., Morozova O.V., Belyaeva N.G., Kotlov I.P., Bioraznoobrazie lesov Moskovskogo regiona (Forest biodiversity of Moscow region), *Ekosistemy: ekologiya i dinamika*, 2020, Vol. 4, No. 3, pp. 61–144.
- Cushman S.A., McGarigal K., McKelvey K., Vojta C.D., Reagan C.M., *Analysis for Habitat Monitoring*, USFS Wildlife Habitat Technical Guide, 2013.
- Czerepanov S.K., *Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)*, Cambridge: Cambridge University Press, 1995, 516 p.
- Dufrêne M., Legendre P., Species Assemblages and Indicator Species: the Need for a Flexible Asymmetrical Approach, *Ecological Monographs*, 1997, Vol. 67, No. 3, pp. 345–366.
- Ellenberg H., *Vegetation Ecology of Central Europe*, Cambridge: Cambridge University Press, 1988.
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulissen D., *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*, *Scripta Geobotanica*, 1991, Vol. 18, pp. 1–248.
- Fick S.E., Hijmans R.J., WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas, *International Journal of Climatology*, 2017, Vol. 37, No. 12, pp. 4302–4315.
- Forman R.T.T., Godron M., *Landscape Ecology*, New York: John Wiley and Sons Ltd., 1986, 620 p.
- Gribova S.A., Isachenko T.I., Lavrenko E.M., *Rastitel'nost' evropeiskoi chasti SSSR (The vegetation of the European part of the USSR)*, Leningrad: Nauka, 1980, 429 p.
- Hansen M.C., Potapov P.V., Moore R., Hancher M., Turubanova S.A., Tyukavina A., Thau D., Stehman, S.V., Goetz S.J., Loveland T.R., High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change, *Science*, 2013, Vol. 342, pp. 850–853.
- Hengl T., Gupta S., *Soil water content (volumetric%) for 33kPa and 1500kPa suctions predicted at 6 standard depths (0, 10, 30, 60, 100 and 200 cm) at 250 m resolution*, 2019.
- Hengl T., *Soil pH in H₂O at 6 standard depths (0, 10, 30, 60, 100 and 200 cm) at 250 m resolution*, 2018.
- Hengl T., Wheeler I., *Soil organic carbon content in x 5 g / kg at 6 standard depths (0, 10, 30, 60, 100 and 200 cm) at 250 m resolution*, 2018.
- Hutchinson G.E., Concluding Remarks, *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 1957, Vol. 22, pp. 415–427.
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., *Flora mkhov srednei chasti evropeiskoi Rossii* (The mosses flora in Central Russia), Moscow: KMK, 2003, Vol. 1–2, 960 p.
- Kotlov I., Chernenkova T., Belyaeva N., Urban forests of Moscow: typological diversity, succession status, and fragmentation assessment, *Landscape Ecology*, 2023, Vol. 38, No. 12, pp. 3767–3789.
- Kotlov I.P., *Prostranstvennaya struktura lesnogo pokrova Moskovskoi oblasti (otsenka na osnove kolichestvennykh metrik fragmentatsii)*. Avtoref. diss. kandidata biologicheskikh nauk (Spatial structure of forest cover in Moscow region (assessment based on quantitative fragmentation metrics). Extended abstract of Candidate's biol. sci. thesis), Moscow: IPEE RAN, 2023, 165 p.
- Lesnoi plan Moskovskoi oblasti na 2019–2028 gody, (Forest plan of the Moscow region for 2019–2028. Book 1 and 2), available at: https://kh.mosreg.ru/dokumenty/napravleniya-deyatelnosti/lesnoe-planirovaniye/proekty-dokumentov-lesnogo-planirovaniya/26-09-2023-12-19-27-lesnoy-plan-moskovskoy-oblasti-na-2019-2028-gody-k?utm_referrer=https%3a%2f%2fwww.google.com%2f (September 01, 2024)
- Litvinenko L.N., Kalinina A.A., Raspredelenie osadkov na territorii Moskovskoi oblasti pri nalichii i otsutstvii krupnogo antropogenного obrazovaniya (Territorial distribution of precipitation in the Moscow region in the presence and absence of the large anthropogenic formation), *Ekologiya urbanizirovannykh territorii*, 2018, No. 2, pp. 66–71.
- Loreau M., Hector A., Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments, *Nature*, 2001, Vol. 412, No. 6842, pp. 72–76.
- McBratney A.B., Mendonça Santos M.L., Minasny B., On digital soil mapping, *Geoderma*, 2003, Vol. 117, No. 1, pp. 3–52.

- Mücher C.A., Klijn J.A., Wascher D.M., Schaminée J.H.J., A new European Landscape Classification (LANMAP): A transparent, flexible and user-oriented methodology to distinguish landscapes, *Ecological Indicators*, 2010, Vol. 10, No. 1, pp. 87–103.
- Osipov V.V., Gavrilova N.K., *Agrarnoe osvoenie i dinamika lesistosti Nechernozemnoi zony RSFSR* (Agrarian development and dynamics of forest cover in the Non-Chernozem zone of the RSFSR), Moscow: Nauka, 1983, 108 p.
- Potapov P., Hansen M.C., Pickens A., Hernandez-Serna A., Tyukavina A., Turubanova S., Zalles V., Li X., Khan A., Stolle F., Harris N., Song X.-P., Baggett A., Kommareddy I., Kommareddy A., The Global 2000–2020 Land Cover and Land Use Change Dataset Derived From the Landsat Archive: First Results, *Frontiers in Remote Sensing*, 2022, Vol. 3.
- Potere D., Schneider A., Angel Sh., Civco D.L., Mapping urban areas on a global scale: which of the eight maps now available is more accurate?, *International Journal of Remote Sensing*, 2009, Vol. 30, No. 24, pp. 6531–6558.
- Pshegusov R.K., Tembotova F.A., Sablirova Y.M., Osnovnye zakonomernosti prostranstvennoi lokalizatsii razlichnykh tipov khvoinykh i khvoino-shirokolistvennykh lesov severnogo makrosklona Zapadnogo Kavkaza po materialam distantionnogo zondirovaniya Zemli (The main regularities of the spatial localization of various types of the coniferous and coniferous-deciduous forests of the north macroslope of Western Caucasus by earth remote sensing materials), *Voprosy lesoi nauki*, 2019, Vol. 2, No. 3, pp. 1–11.
- R Core Team, European Environment Agency, 2020, available at: <https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/indicators/oxygen-consuming-substances-in-rivers/r-development-core-team-2006> (April 19, 2024).
- Rocchini D., Lenoir J., Remote sensing at the interface between ecology and climate sciences, *Meteorological Applications*, 2021, Vol. 28, No. 5, pp. 1–6.
- Spiecker H., Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe — temperate zone, *Journal of environmental Management*, 2003, Vol. 67, No. 1, pp. 55–65.
- SRTM 90m Digital Elevation Database, CGIAR Platform for Big Data in Agriculture, available at: <https://bigdata.cgiar.org/srtm-90m-digital-elevation-database/> (April 19, 2024).
- Tichý L., JUICE, software for vegetation classification, *Journal of Vegetation Science*, 2002, Vol. 13, No. 3, pp. 451–453.
- Tishkov A.A., Aktual'naya biogeografiya kak metodologicheskaya osnova sokhraneniya bioraznoobraziya (Actual biogeography: a methodological basis for conservation of biodiversity), In: *Voprosy geografii. Aktual'naya biogeografiya* (Problems of geography. Actual biogeography), Moscow: Kodeks, 2012, Vol. 134, pp. 15–57.
- Top 10 Lists, World Resources Institute Research, 2024, available at: <https://research.wri.org/gfr/top-ten-lists> (September 01, 2024).
- Tronin A.A., Gornyy V.I., Krtsuk S.G., Latypov I. Sh., Nighttime lights as a quantitative indicator of anthropogenic load on ecosystems, *Current Problems in Remote Sensing of the Earth from Space*, 2014, Vol. 11, No. 1, pp. 237–244.
- Wang Z., Shrestha R., Yao T., Kalb V. Black Marble User Guide (Version 1.2), 2021, available at: https://landsweb.modaps.eosdis.nasa.gov/missions-and-measurements/viirs/VIIRS_Black_Marble_UG_v1.2_April_2021.pdf (April 19, 2024).
- Zhang X., Liu L., Chen X., Xie Sh., Gao Y., Fine Land-Cover Mapping in China Using Landsat Datacube and an Operational SPECLib-Based Approach, *Remote Sensing*, 2019, Vol. 11, No. 9, 1056.