RUSSIAN JOURNAL OF ECOSYSTEM ECOLOGY Vol. 2 (2), 2017

УДК 630*231+581.555.2 DOI 10.21685/2500-0578-2017-2-3 ORIGINAL RESEARCH Open Access

РОЛЬ ВЕТРОВАЛЬНО-ПОЧВЕННЫХ КОМПЛЕКСОВ В ВОЗОБНОВЛЕНИИ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ И В ПОДДЕРЖАНИИ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПРИРОДНЫХ БУКОВЫХ И ТЕМНОХВОЙНО-БУКОВЫХ ЛЕСОВ УКРАИНСКИХ КАРПАТ

С. И. Рипа

Всероссийский научно-исследовательский институт охраны окружающей среды, Россия, 117628, г. Москва, 36 км МКАД, двлд. 1, стр. 3

ROLE OF WINDFALL MICROSITES COMPLEXES IN REGENERATION OF TREE SPECIES AND IN MAINTENANCE OF BIOLOGICAL DIVERSITY OF NATURAL BREECH AND DARK CONIFEROUS BREECH FORESTS IN THE UKRANIAN CARPATHIANS

S. I. Ripa

All-Russian Research Institute for Nature Protection, Building 3, h. 1, 36 km MKAD, Moscow, 117628, Russia

Аннотация. Понимание механизмов поддержания биологического разнообразия важно для разработки методов восстановления природных лесов, наиболее полно реализующих экосистемные функции. Задачи работы: выявление малонарушенных буковых и темнохвойно-буковых лесов Карпат на основе анализа истории природопользования и натурных наблюдений; характеристика структуры ценопопуляций основных видов деревьев в малонарушенных лесах Карпат; определение приуроченности возобновления разных видов деревьев, кустарников и трав, а также мохообразных к ветровально-почвенным комплексам в анализируемых типах леса. Объекты исследования: монодоминантные буковые леса и смешанные (темнохвойно-буковые) леса Украинских Карпат, в которых бук лесной (*Fagus sylvatica*), пихта белая (*Abies alba*) и ель европейская (*Picea abies*) – основные эдификаторы древесной синузии. Монодоминантные буковые леса (возраст древостоев 250–350 лет) были исследованы на девяти пробных площадях (от 1 до 1,05 га), заложенных в Угольском лесничестве Карпатского заповедника на высоте от 600 до 1000 м над уровнем моря, а также на двух пробных площадях (от 1 до 1,09 га), заложенных в Нижне-Воловецком лесничестве на высоте 600–800 м над уровнем моря. Разновозрастный темнохвойно-буковый лес (возраст древостоев 250–300 лет) был исследован на одной пробной площади (1,2 га), заложенной в Подлиснивском лесничестве Карпатского национального парка на высоте 750 м над уровнем моря. На каждой пробной площади был выполнен анализ ценопопуляций основных видов деревьев и кустарников, а также геоботанические описания в 10–20-кратной повторности на площадках 100 м^2. Для выявления особенностей размещения подроста и травяного покрова в буковых и смешанных лесах были исследованы ветровально-почвенные комплексы (ВПК) и выделены их элементы: бугор, западина, ствол дерева. На каждом ВПК проводились исследования по следующей схеме: оценка возраста ВПК; измерение размеров ВПК и составляющих его элементов микрорельефа: вывального бугра, ямы, ствола; анализ возобновления деревьев и кустарников и геоботанические описания травяного и мохового покровов по элементам микрорельефа на площадках 0,25 м^2. Все исследованные сообщества буковых и темнохвойно-буковых лесов относятся к подсоюзу *Symphyto cordati-Fagenion* Vida 1963, союзу *Asperulo-Fagion* Tx. 1955, порядку *Fagetalia sylvaticae* Pawł. in Pawł., Sokol. Et Wall. 1928 класса *Querco-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger 1937. Изучение мозаично-ярусной структуры разновозрастных монодоминантных и темнохвойно-буковых лесов позволило охарактеризовать внутрипарцеллярную мозаику, связанную с появлением и развитием внутри окон ВПК. Эти элементы мозаики разновозрастных лесов представляют собой регенерационные ниши для многих видов деревьев, кустарников и трав, которые определяют возможность поддержания высокого уровня видового разнообразия. Размещение древесных видов и травяного покрова в окнах ветровалов монодоминантных буковых и темнохвойно-буковых лесов связано с динамикой ВПК. Видовое разнообразие сосудистых растений и мохообразных увеличивается в окнах ветровалов и в конечном итоге поддерживается за счет постоянного образования ВПК. Распределение трав и подроста деревьев по элементам ВПК, где создаются разные экологические условия, зависит от экологических свойств этих видов и возраста вывала.

© 2017 Рипа С. И. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии *Creative Commons Attribution 4.0 International License* (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

Ключевые слова: вывалы деревьев, ветровально-почвенный комплекс, возобновление деревьев, биологическое разнообразие, буковые леса, темнохвойно-буковые леса, Карпаты.

Для цитирования: Рипа, С. И. Роль ветровально-почвенных комплексов в возобновлении древесных видов и в поддержании биологического разнообразия природных буковых и темнохвойно-буковых лесов Украинских Карпат / С. И. Рипа // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2017. – Vol. 2 (2). – https://doi.org/10.21685/2500-0578-2017-2-3

Abstract. Understanding of maintaining biological diversity mechanisms is important for elaborating methods for the restoration of natural forests that most fully implement ecosystem functions. The objectives of work are: to identify intact beech and dark coniferous-beech forests of the Carpathians on the basis of analyzing history of nature management and field studies; to characterize the population structure of the main tree species in the intact forests of the Carpathians; to determine the renewal of various species of trees, shrubs, herbs and bryophytes to treefall microsites in the forest types studied. The objects of the research are monodominant beech forests and mixed (dark coniferous-beech) forests of the Ukrainian Carpathians, in which beech (*Fagus sylvatica*), white fir (*Abies alba*) and European spruce (*Picea abies*) are the main dominant of tree sinusia. Monodominant beech forests (the age of stands 250–350 years) were studied on 9 sample plots (from 1 to 1.05 ha) laid in the Ugolsky forest range of the Carpathian Biosphere Reserve at an altitude of 600 to 1000 m above sea level, and also on the 2 sample plots (from 1 to 1.09 hectares) laid in the Lower Volovets forestry at an altitude of 600–800 meters above sea level. Uneven-aged dark coniferous-beech forest (the age of forest stands is 250–300 years old) was explored on one sample plot (1.2 ha) laid in the Podlisnivsky forestry of the Carpathian National Park at an altitude of 750 m above sea level. Population analysis of the main tree and shrub species as well as geobotanical releves was made on the sample plots. Treefall microsite complexes were investigated to identify the peculiarities in the location of tree undergrowth, herb and moss species in beech and mixed forests. The following elements of treefall microsite complex were singled out: treefall pit, treefall mound and tree trunk. At each treefall microsite complex the research was carried out according to the following scheme: an estimate of the age of treefall; measurement of the size of elements of treefall; analysis of the renewal of trees and shrubs, herbs and mossy species on treefall microsites. All investigated beech and dark coniferous-beech forests belong to suballiance *Symphyto cordati-Fagenion* Vida 1963, alliance *Asperulo-Fagion* Tx. 1955, order *Fagetalia sylvaticae* Pawł. in Pawł., Sokol. Et Wall. 1928 class *Querco-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger 1937. The study of the spatial structure of uneven-aged monodominant and dark coniferous-beech forests made it possible to characterize the mosaic associated with the appearance and development of treefall microsites within the treefall gaps. These elements of the mosaic of the uneven-aged forests represent regeneration niches for many species of trees, shrubs and grasses that determine the ability to maintain a high level of species diversity. The location of tree species and herb cover in the treefall gaps of monodominant beech and dark coniferous-beech forests is associated with the dynamics of treefall microsite complexes. The species diversity of vascular plants and bryophytes increases in the treefall gaps and, ultimately, it is supported by the ongoing process of forming the treefalls. The distribution of tree undergrowth, herbs and mosses on treefall microsites where different environmental conditions are created depends on the ecological properties of these species and the age of the treefall.

Key words: treefalls, treefall microsites, regeneration of trees, biodiversity, *Fagus sylvatica* forests, dark coniferous-beech forests, the Carpathians.

For citation: Ripa S.I. Role of windfall microsites complexes in regeneration of tree species and in maintenance of biological diversity of natural breech and dark coniferous breech forests in the Ukranian Carpathians. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2017;2(2). (In Russ.). Available from: https://doi.org/10.21685/2500-0578-2017-2-3

Введение

Важная задача устойчивого управления защитными лесами и особо охраняемыми природными территориями – восстановление природных лесов, отличающихся гетерогенной структурой, высоким уровнем биоразнообразия и наиболее полно реализующих экосистемные функции [1, 2]. Решение этой проблемы основывается на всесторонних детальных исследованиях природных лесных экосистем.

Для природных лесных экосистем, развивавшихся длительное время без катастрофических нарушений, характерна сложная мозаично-ярусная организация, связанная с жизнью и смертью деревьев, высокий уровень биологического разнообразия и значительная внутриэкосистемная гетерогенность. В процессе жизни и смерти деревья формируют разнообразные местообитания. В подкроновом пространстве взрослых деревьев в результате затенения, опада, изменения режима влажности формируются специфические микроместообитания для многих подчиненных видов в наземном слое и в почве. Смерть крупных деревьев нередко сопровождается вывалами, в результате которых формируются ветровально-почвенные комплексы (ВПК) [3–10]. Разные элементы ВПК представляют собой своеобразные регенерационные ниши, благоприятные для возобновления разных видов.

В умеренных лесах площадь, занятая ветровально-почвенными комплексами, может составлять от 8 до 25 % всей площади, а время существования ВПК составляет многие десятки лет. Для некоторых видов деревьев, кустарников и трав возобновление в естественных лесах полностью зависит от нарушения почвы вывалами. Отмирание одного или небольших групп деревьев приводит к формированию «окон» (gaps) в пологе леса, в которых создаются благоприятные условия для развития подроста деревьев, кустарников, трав и пр. Постоянное формирование «окон» в разновозрастных лесах создает мозаику скоплений деревьев разных видов и разных этапов развития (возрастные парцеллы). Размеры прорывов (gaps, «окон») в пологе леса определяют видовой состав успешно возобновляющихся древесных видов и их количественные сочетания. В окнах малого размера преимущество получают теневыносливые виды, а в крупных окнах – светолюбивые [9–16].

В статье поставлены следующие задачи:

1. На основе сведений по истории природопользования и натурных наблюдений выявить малонарушенные буковые и темнохвойно-буковые леса Карпат с наибольшей выраженностью мозаики окон возобновления и ветровально-почвенных комплексов.

2. Охарактеризовать структуру популяций основных видов деревьев в разновозрастных буковых и темнохвойно-буковых лесах Карпат.

3. Определить приуроченность подроста разных видов деревьев, кустарников и трав, а также мохообразных к ветровально-почвенным комплексам в анализируемых типах леса.

Материалы и методы

Краткая характеристика мест исследования

Объекты исследования: монодоминантные буковые леса и смешанные (темнохвойно-буковые) леса Украинских Карпат, в которых бук лесной (*Fagus sylvatica*), пихта белая (*Abies alba*) и ель европейская (*Picea abies*) – основные эдификаторы древесной синузии.

Украинские Карпаты относятся к Карпатской подпровинции Среднеевропейской провинции Европейской широколиственной области [17]. Исследования проводились на территории Карпатского заповедника, Карпатского национального парка, Нижне-Воловецкого лесничества.

Карпатский национальный парк (Ивано-Франковская область) расположен на северных мегасклонах Черногоры (географические координаты – 47° 36' с.ш., 24° 36' в.д.). По данным Яремчанской метеостанции (530 м над уровнем моря) среднегодовое количество осадков составляет 900 мм, средняя июльская температура – от +14 до +18 °С, средняя январская – от –5 до –7 °С [18]. Крутизна склонов составляет 15–30°. Почвы горные бурые лесные [19]. Исследования проводились на территории Подлиснивского лесничества, где встречаются разновозрастные темнохвойно-буковые леса.

Карпатский биосферный заповедник (Закарпатская область) расположен в центральной части Украинских Карпат на южном мегасклоне Полонинского хребта (географические координаты – 47° 47' с.ш., 23° 41' в.д.). Исследованиями охвачен и Угольский лесной массив, приуроченный к южным склонам полонины Менчил. Крутизна склонов – 15–30°. Почвы – горные бурые лесные на суглинке, бурые лесные щебнистые на отложениях известняков, дерновые в долинах горных рек [20]. Климат района теплый, влажный. Среднегодовая температура на высоте 440 м над уровнем моря составляет +7 °С, средняя июльская +17 °С, средняя январская –4,5 °С. Среднегодовое количество осадков – 1390 мм [21]. Длительность вегетационного периода – пять месяцев [22]. Буковые леса занимают 95 % площади заповедника. Наибольшую площадь занимают монодоминантные бучины с незначительной примесью других видов широколиственных деревьев [23].

Нижне-Воловецкое лесничество (Закарпатская область) расположено в центральной части южных макросклонов среднегорного Полонинского хребта, на северо-восточных склонах полонины Боржава (географические координаты – 47° 20' с.ш., 23° 17' в.д.). Высота – 400–900 м над уровнем моря, крутизна склонов – 25–30°. Почвы бурые горные лесные [20]. По площади преобладают монодоминантные буковые леса с примесью других видов широколиственных деревьев.

Методы сбора и анализа данных

Для проведения исследований было заложено 12 пробных площадей (ПП) размером от 1 до 1,2 га. Пробные площади выбраны как на охраняемых (Карпатский заповедник и Карпатский национальный парк), так и на хозяйственно используемых территориях (Нижне-Воловецкое лесничество). Монодоминантные буковые леса (возраст древостоев 250–350 лет) были исследованы на девяти пробных площадях (от 1 до 1,05 га), заложенных в Угольском лесничестве Карпатского заповедника на высоте от 600 до 1000 м над уровнем моря, а также на

двух пробных площадях (от 1 до 1,09 га), заложенных в Нижне-Воловецком лесничестве на высоте 600–800 м над уровнем моря. Разновозрастной темнохвойно-буковый лес (возраст древостоев 250–300 лет) был исследован на одной пробной площади (1,2 га), заложенной в Подлиснивском лесничестве Карпатского национального парка на высоте 750 м над уровнем моря.

Анализ онтогенетического состава популяций деревьев

Популяционный анализ древесной и кустарниковой синузий включал в себя определение онтогенетического состояния, жизненности и происхождения (семенного или вегетативного), а также принадлежности к ярусу [10, 24–27]. Абсолютный возраст определяли путем подсчета годичных колец на спилах или на кернах, полученных с помощью возрастного бура. У некоторых генеративных деревьев измеряли высоту с помощью высотомера. У растений до 3 м измерялся диаметр на уровне почвы, у остальных – на высоте 1,3 м. Проростки, ювенильные и имматурные особи первой подгруппы деревьев и кустарников учитывались на площадях 1–2 м^2 в стократной повторности, более крупные растения – сплошным пересчетом на всей пробной площади на полосах 10×100 м^2 или на квадратах 10×10 м^2.

Геоботанические описания

На каждой пробной площади были выполнены геоботанические описания по методике Браун-Бланке [28, 29] в 10–20-кратной повторности на площадках 100 м^2. Было принято следующее деление на ярусы: древесный ярус (ярус *A*) включает генеративные и сенильные деревья высотой 15 и более метров; ярус подроста и подлеска (ярус *B*) – виргинильные деревья, виргинильные и генеративные особи кустарников высотой более одного метра; травяно-кустарничковый ярус (ярус *C*) – имматурные и ювенильные особи деревьев, кустарников, кустарничков и травы; моховой ярус (ярус *D*) – наземные мхи. Участие видов оценивали по ярусам с использованием следующей шкалы: проективное покрытие 75–100 % – балл 5, 51–75 % – балл 4, 26–50 % – балл 3, 11–25 % – балл 2, 1–10 % – балл 1, менее 1 % – +. Названия сосудистых растений приведены по [30]. Мохообразные определены Е. А. Игнатовой, их названия приведены по [31].

Геоботанические описания на элементах ВПК, определение параметров элементов ВПК

Для выявления особенностей размещения подроста, травяного и мохового покрова в буковых и смешанных лесах были исследованы ветровально-почвенные комплексы и выделены следующие их элементы: бугор, западина, ствол дерева. Бугор включает вершину, внешнюю и внутреннюю (со стороны ямы) поверхности и на молодых вывалах (первого возрастного класса) – осыпку; вывальная западина – дно и стенку (рис. 1).

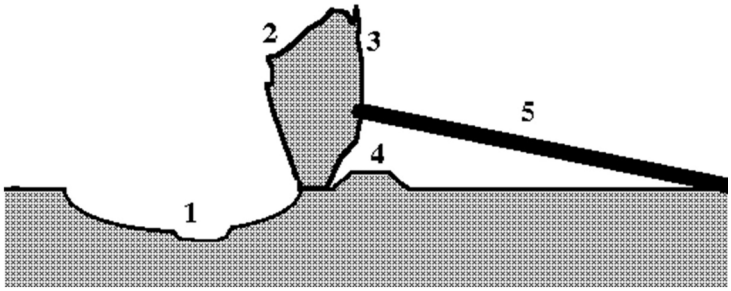


Рис. 1. Схема ветровально-почвенного комплекса:
1 – западина; *2* – внутренняя часть бугра (комля); *3* – внешняя часть бугра; *4* – осыпка; *5* – ствол дерева

Fig. 1. Scheme of the windfall microsites complex:
1 – cathole; *2* – inner part of knob (butt); *3* – outer part of knob; *4* – scree; *5* – tree trunk

Для оценки плотности подроста на разных элементах ВПК рассчитывалась площадь вывальных бугров и ям по следующей формуле:

$$S = (d^2 + 4h^2)pi/4,$$

где d – диаметр бугра или ямы; h – высота бугра или глубина ямы.

На каждом ВПК проводились исследования по следующей схеме: оценка возраста ВПК; измерение размеров ВПК и составляющих его элементов микрорельефа: вывального бугра, ямы, ствола; анализ возобновления деревьев и кустарников и геоботанические описания травяного и мохового покровов по элементам микрорельефа на площадках 0,25 м^2. Датировка вы-

вала проводилась по степени разложения ствола и другим признакам с помощью разработанных методик [3, 32–35] и своих собственных наблюдений. В настоящей работе были использованы следующие возрастные классы вывалов:

1 – возраст вывала 1–2 года. Разложение древесины отсутствует или началось ее разложение сумчатыми и несовершенными грибами. Форма ствола, почвенного кома и кора сохранены. Начало поселения мохообразных и трав на стволе;

2 – возраст вывала 3–40 (50) лет. Начало разложения древесины (базидиальными грибами), опадения коры и осыпания почвенного кома. На стволе могут поселяться мохообразные, травянистые, кустарниковые и древесные растения;

3 – возраст вывала 40 (50) – 120 лет. Древесина сильно разложившаяся (сапрофитными грибами), трухлявая, вся (или почти вся) покрывается мхами. Кора опадает полностью. Почвенный ком осыпается также полностью;

4 – возраст вывала 120–300 лет. Древесные остатки полностью минерализованы под влиянием подстилочных сапрофитов. Местонахождение ствола и почвенного кома угадывается по микроповышениям.

В общей сложности было проанализировано 25 ВПК в буковых лесах Нижне-Воловецкого и Угольского лесничеств и 30 ВПК в темнохвойно-буковом лесу Подлиснивского лесничества.

Обработка данных

Оценку основных экологических параметров местообитаний проводили по шкалам Г. Элленберга [36] с использованием специальной компьютерной программы [37]. Сходство видового состава оценивалось с помощью коэффициента Жаккара [28]. Статистическая обработка данных проводилась с помощью программы Excel.

Результаты и обсуждение

История природопользования буковых и темнохвойно-буковых лесов Украинских Карпат

История хозяйственного освоения Карпат имеет более чем трехтысячелетнюю историю [38]. До XII в. в лесах Карпат преобладали выборочные рубки [39]. В XIII в. в связи с появлением немецких колонистов в Закарпатье, которые занимались добычей соли, вырубка лесов увеличивается. Древесина использовалась для строительства, а также для производства древесного угля и поташа. В XIV в. усиление рубок было связано с интенсивным развитием земледелия и животноводства в Карпатах. В XII–XV вв. лес был необходим при строительстве соляных шахт, тары и плотов для транспортировки соли, в качестве топлива. В конце XVIII в. в Карпатах появились первые железные гуты – гамарни, а в начале XIX в. – стекольные гуты. Пепел буковой древесины (поташ) широко применялся для изготовления стекла, мыла и красок.

В конце XIX в. в Буковине был создан план постройки сети железных дорог, что способствовало появлению и быстрому развитию новых деревообрабатывающих предприятий: лесопилок и лесопильных заводов, спичечных, мебельных фабрик, столярных и паркетных мастерских. Особо ценились еловые и пихтовые деревья (резонансная древесина), которые шли на изготовление музыкальных инструментов, а также бук для изготовления гнутой мебели. С появлением крупных лесохимических предприятий (начало XX в.) в Карпатах увеличилась потребность в буковой древесине. В это время в горных лесах Карпат преобладали сплошнолесосечные (около 60 %) и выборочнолесосечные (около 30 %) рубки [40]. Сплошные рубки привели к развитию эрозионных процессов, участились сходы лавин и оползни и т.д.

Применение сплошных рубок с бессистемной трелевкой древесины привело к изменению структуры и видового состава лесов. Смешанные леса с преобладанием бука, явора и пихты уступили место культурам ели и чистым буковым лесам. В 1910 г. хвойные леса составляли 60 % от общей площади лесов, лиственные и смешанные – по 20 %. Ель занимала 2/3 от общей площади хвойных лесов, бук – 1/2 от общей площади лиственных лесов. Вследствие подневольно-выборочных рубок в буково-пихтовых лесах, где вырубали более ценную пихту, формировались монодоминантные буковые леса [41–49].

Наряду с антропогенно нарушенными территориями сохранялись и малонарушенные леса, которые использовались в качестве охотничьих угодий, где рубки были строжайше запрещены. Примером такого использования леса может служить Угольское лесничество Карпатского заповедника. С XVI в. здесь началось освоение высокогорных субальпийских лугов под пастбища, в буковых лесах проводились приисковые рубки ценных лиственных и хвойных пород – ясеня, липы, ели, пихты, сосны кедровой и тиса ягодного, который в результате полностью исчез. В XVIII–XX вв. под влиянием выпаса в субальпийском поясе было уничтожено криволесье ольхи зеленой и бука, верхняя граница леса снизилась на 50–100 м [17]. Однако в связи с отдаленностью этого массива от транспортных путей и населенных пунктов он наименее подвергался антропогенному воздействию. В начале XX в. здесь были охотничьи угодья Австрийской фирмы. Местным жителям или кому-либо запрещалось рубить лес,

разрешалось собирать только сухие деревья. Во время Второй мировой войны в с. Малая Уголька началось, но так и не закончилось строительство первой узкоколейки. Удалось вырубить часть леса, но вывезти деревья и вырубить весь лес помешали военные действия. В 1958 г. в бассейне Большой и Малой Угольки был создан Угольский заказник, а в 1968 г. он вошел в состав Карпатского заповедника.

В послевоенные годы на территории Украинских Карпат в оставшихся лесах преобладали сплошнолесосечные рубки [50, 51]. До 1958 г. этот вид рубок был наиболее распространен на 80 % лесной площади [40]. В 80-х гг. XIX в. в лесах Украинских Карпат преобладали равномерно-постепенные рубки, а сплошнолесосечные составляли всего 6 %; 2/3 буковых лесов являлись молодняками и средневозрастными лесами [51]. Площадь буковых лесов за последние 200 лет уменьшилась на 40 %, площадь пихтовых лесов сократилась на 30 %, площадь культур ели возросла в 2,5 раза [52, 53].

Таким образом, современные леса Украинских Карпат сформировались в результате активного и разнообразного хозяйственного использования на протяжении многих веков. Это привело к следующим изменениям: 1) сократилась общая площадь лесов, в частности – снизилась верхняя граница лесов и искусственно увеличилась площадь полонин; 2) уменьшился возраст древостоев вследствие многократных рубок; 3) изменились возрастная и пространственная структуры, а также видовой состав лесов: разновозрастные смешанные леса преобразовались в одновозрастные моно- или олигодоминантные, полностью или частично из смешанных лесов исчезли пихта, сформировались чистые буковые леса; 4) изменился видовой состав лесной фауны и его обилие.

На основе данных по истории природопользования и натурных наблюдений были выбраны наименее нарушенные массивы буковых и темнохвойно-буковых лесов Карпат с наибольшей степенью выраженности мозаик окон возобновления и ветровально-почвенных комплексов.

Геоботаническая характеристика ПП

Все исследованные сообщества буковых (табл. 1, 2) и темнохвойно-буковых (табл. 3) лесов относятся к подсоюзу *Symphyto cordati-Fagenion* Vida 1963, союзу *Asperulo-Fagion* Tx. 1955, порядку *Fagetalia sylvaticae* Pawł. in Pawł., Sokol. Et Wall. 1928 класса *Querco-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger 1937 [54–56].

Описания буковых лесов Угольского лесничества (табл. 1), по-видимому, занимают промежуточное положение между ассоциациями *Symphyto cordati-Fagetum* и *Carpino-Fagetum* Pauca 1941. Описания буковых лесов Нижне-Воловецкого лесничества относятся к ассоциации *Symphyto cordati-Fagetum* Vida 1959 (см табл. 2). Темнохвойно-буковые леса Подлиснивского лесничества Карпатского национального парка относятся к субассоциации *Symphyto cordati-Fagetum typicum* (табл. 3).

Таблица 1

Сводная таблица геоботанических описаний букового леса Угольского лесничества Карпатского биосферного заповедника (описания 1991 года)

Table 1

Summary table of geobotanical descriptions of the beech forest of the Ugolsky forestry of the Carpathian Biosphere Reserve (descriptions of 1991)

Ярус	N пробной площади	1		2		3		4		5		6		7		8		9	
	Число описаний на площадках 100 м^2	16		14		13		12		14		13		14		13		13	
	Квартал	25		25		18		18		18		18		9		2		1	
	Выдел	6		6		2		2		1		1		5		3		2	
	Высота над уровнем моря, м	600		600		650		650		800		800		850		1000		1200	
	Показатель участия вида	В[1]	П[2]	В	П	В	П	В	П	В	П	В	П	В	П	В	П	В	П
Древесный ярус (ярус А)																			
А	*Fagus sylvatica L.*	5	4	5	4	5	4	3	4	5	4	5	3	5	4	5	4	5	3
А	*Acer pseudoplatanus L.*	1	1					1	3	1	2	1	3			2	3		
А	*Fraxinus excelsior L.*											1	4	2	3				
Ярус подроста и подлеска (ярус В)																			
В	*Fagus sylvatica L.*	4	3	5	3	5	3	5	4	5	3	5	3	5	3	5	3	5	3

[1] Балл встречаемости: 1 – 1–20 %, 2 – 21–40 %, 3 – 41–60 %, 4 – 61–80 %, 5 – 81–100 %

[2] Средний балл проективного покрытия: 1 – <1 %, 2 – 1–10 %, 3 – 11–25 %, 4 – 26–50 %, 5 – 51–75 %, 6 – 76–100 %

Продолжение табл. 1

Continuation of tab. 1

Ярус	N пробной площади	1		2		3		4		5		6		7		8		9	
	Число описаний на площадках 100 м^2	16		14		13		12		14		13		14		13		13	
	Квартал	25		25		18		18		18		18		9		2		1	
	Выдел	6		6		2		2		1		1		5		3		2	
	Высота над уровнем моря, м	600		600		650		650		800		800		850		1000		1200	
	Показатель участия вида	В[1]	П[2]	В	П	В	П	В	П	В	П	В	П	В	П	В	П	В	П
В	*Acer pseudoplatanus L.*	1	2	2	2	2	2	1	2	3	3	2	2			4	1	5	2
В	*Sambucus nigra L.*	1	1	1	1	1	2	4	2	3	3	2	2	3	2	1	3		
В	*Acer platanoides L.*					1	1	3	2	4	2	1	2	1	1	1	1		
В	*Fraxinus excelsior L.*					1	1	1	3	1	2								
В	*Ulmus glabra Huds.*							1	1	2	1								
В	*Corylus avellana L.*			1	1			1	1										
В	*Sambucus racemosa L.*			2	2														
В	*Betula pendula Roth.*			1	1														
В	*Carpinus betulus L.*			1	2														
В	*Salix caprea L.*			1	2														
Травяно-кустарничковый ярус (ярус С)																			
С	*Fagus sylvatica L.*	5	1	5	2	5	1	4	2	5	1	5	1	5	1	5	2	5	1
С	*Acer pseudoplatanus L.*	5	1	5	1	5	2	5	2	5	1	5	1	5	1	5	1	4	1
С	*Fraxinus excelsior L.*	1	1	2	1	3	1	4	1	5	1	5	1	5	1				
С	*Acer platanoides L.*	1	1	1	2	5	1	4	1	4	1	4	1	5	1				
С	*Cerasus avium (L.) Moench*	1	1	2	1	1	1									1	1		
С	*Ulmus glabra Huds.*					2	1	3	1	2	2								
С	*Salix caprea L.*			1	1	1	1												
С	*Carpinus betulus L.*	2	1			1	1												
С	*Sambucus nigra L.*	2	1	1	1	3	1	4	1	3	2	2	1	4	1				
С	*Sambucus racemosa L.*			1	1							1	2						
С	*Corylus avellana L.*			2	1			1	1										
С	*Rubus hirtus Waldst. et Kit.*	3	2	4	2	4	1	5	2	3	2	3	1	4	2	5	2	5	2
С	*Athyrium filix-femina (L.) Roth*	2	1	3	1	3	1	3	1	4	1	5	1	2	1	4	1	5	2
С	*Impatiens noli-tangere L.*	2	1	4	1	2	1	4	1	5	1	4	1	3	1	2	1	5	2
С	*Galium odoratum (L.) Scop.*	3	2	5	2	5	2	3	1	5	2	5	2	4	1			4	1
С	*Rubus idaeus L.*	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1			4	1
С	*Urtica dioica L.*	2	2			2	1	4	2	5	2	2	2	1	1			5	1
С	*Oxalis acetosella L.*			2	1	2	1	2	1			5	1	2	1	5	1	3	1
С	*Dentaria bulbifera L.*	5	1	2	1	2	1	1	1	2	1			2	1			2	1
С	*Dryopteris filix-mas (L.) Schott*			2	1			2	1	1	1	2	1	2	1	2	1	2	1
С	*Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm.*	1	2	1	2			1	1	1	1	3	2	2	2			2	1
С	*Stachys sylvatica L.*	1	2	2	1			1	1	2	1	2	1	1	1			2	1
С	*Circaea lutetiana L.*	1	1	3	1	1	1	4	2	4	1	2	1	3	1				
С	*Geranium robertianum L.*	1	1					3	1	2	1	2	1	1	1			2	1
С	*Veronica montana L.*	1	1	2	1	2	1	1	1					1	1			2	1
С	*Mycelis muralis (L.) Dumort.*	1	1	2	1	2	1	2	1	1	1	2	1						
С	*Galeobdolon luteum Huds.*							5	2	5	2	3	1	3	1			5	1
С	*Pulmonaria obscura Dumort.*							2	2	2	1	2	1	1	1			3	1
С	*Salvia glutinosa L.*							2	1	2	1	4	1	1	2			2	1
С	*Mercurialis perennis L.*			1	1	4	1	3	1	3	1	2	1						
С	*Matteuccia struthiopteris (L.) Tod.*									1	1	1	1			1	1	1	1
С	*Actaea spicata L.*							2	1	1	1	1	1	2	1				
С	*Senecio nemorensis L.*			1	1			1	1	1	2			1	2				
С	*Lunaria rediviva L.*							1	2	3	2	1	1	1	1				
С	*Daphne mezereum L.*			1	2			1	1			1	1	1	1				
С	*Atropa belladonna L.*	1	1	1	1	2	1	1	1										
С	*Viola reichenbachiana Jord. ex Boreau*	1	1	1	1	2	1	1	1										
С	*Galeopsis speciosa Mill.*													1	1	1	1	4	1
С	*Lamium maculatum (L.) L.*			1	1					1	1							1	1
С	*Epilobium montanum L.*							1	1			1	1			1	1		

Продолжение табл. 1

Continuation of tab. 1

Ярус	N пробной площади	1		2		3		4		5		6		7		8		9	
	Число описаний на площадках 100 м^2	16		14		13		12		14		13		14		13		13	
	Квартал	25		25		18		18		18		18		9		2		1	
	Выдел	6		6		2		2		1		1		5		3		2	
	Высота над уровнем моря, м	600		600		650		650		800		800		850		1000		1200	
	Показатель участия вида	В[1]	П[2]	В	П	В	П	В	П	В	П	В	П	В	П	В	П	В	П
C	*Aegopodium podagraria L.*							1	1	3	2	1	1						
C	*Euphorbia amygdaloides L.*					1	1	2	1	2	1								
C	*Lilium martagon L.*					1	1	1	1	1	1								
C	*Carex sylvatica Huds.*	1	1	2	1			1	1										
C	*Circaea intermedia Ehrh.*															4	2	5	1
C	*Cerastium holosteoides Fries*			1	1													2	1
C	*Stellaria media (L.) Vill.*							1	1									1	1
C	*Paris quadrifolia L.*							1	1							1	1		
C	*Polygonatum verticillatum (L.) All.*	1	1													1	1		
C	*Polygonatum odoratum (Mill.) Druce*							1	1					1	1				
C	*Lysimachia nummularia L.*			1	1									1	1				
C	*Solanum dulcamara L.*			2	1							1	1						
C	*Chrysosplenium alternifolium L.*	1	1									1	1						
C	*Scrophularia nodosa L.*			2	1	1	1												
C	*Sanicula europaea L.*	1	1	1	1														
C	*Rumex sylvestris (Lam.) Wallr.*																	4	1
C	*Stellaria nemorum L.*																	2	1
C	*Dryopteris carthusiana (Vill.) H. P. Fuchs*											1	1						
C	*Dryopteris expansa (C.Presl) Fraser-Jenkis et Jermy*											1	1						
C	*Phyllitis scolopendrium (L.) Newm.*											1	1						
C	*Dentaria glandulosa Waldst. et Kit.*							1	1										
C	*Phegopteris connectilis (Michx.) Watt*					1	2												
C	*Taraxacum officinale Wigg.*					1	1												
C	*Chamerion angustifolium (L.) Holub*			2	1														
C	*Epipactis helleborine (L.) Crantz*			2	1														
C	*Luzula luzuloides (Lam.) Dandy et Wilmott*			2	1														
C	*Genista tinctoria L.*			1	1														
C	*Cardamine amara L.*	1	1																
C	*Carex remota L.*	1	1																
C	*Fragaria vesca L.*	1	1																
Моховой ярус (ярус D)																			
D	*Paraleucobrium longifolium (Hedw.) Loeske*			1	1	1	1			1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
D	*Pterigynandrum filifome Hedw.*	2	1	1	1	1	1					1	1	1	1			1	1
D	*Hypnum cupressiforme Hedw.*	3	1	2	1	1	1	1	1					1	1			1	1
D	*Hypnum pallescens (Hedw.) P.Beauv.*	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1							1	1
D	*Brachythecium velutinum (Hedw.) Shimp. in B.S.G.*	1	1	1	1	1	1			1	1					1	1		
D	*Brachythecium salebrosum (Web. et Mohr) Schimp. in B.S.G.*	1	1	1	1	1	1											1	1
D	*Herzogiella seligeri (Brid.) Iwats.*	1	1							1	1					1	1	1	1
D	*Plagiomnium cuspidatum (Hedw.) T.Kop.*	1	1			1	1					1	1					1	1
D	*Brachythecium rutabulum (Hedw.) Schimp. in B.S.G.*	1	1			1	1			2	1					1	1		
D	*Atrichum undulatum (Hedw.) P.Beauv.*	1	1	2	1	1	1					1	1						
D	*Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske*			1	1							1	1					2	1
D	*Isothecium alopecuroides (Dubois) Isov.*	1	1	1	1							1	1						
D	*Dicranella heteromalla (Hedw.) Schimp.*	1	1	2	1							1	1						
D	*Brachythecium populeum (Hedw.) Shimp. in B.S.G.*			1	1	1	1			1	1								
D	*Cirriphillum tommasinii (Boul.) Grout*					1	1					1	1						

Окончание табл. 1

End of tab. 1

Ярус	N пробной площади	1		2		3		4		5		6		7		8		9	
	Число описаний на площадках 100 м^2	16		14		13		12		14		13		14		13		13	
	Квартал	25		25		18		18		18		18		9		2		1	
	Выдел	6		6		2		2		1		1		5		3		2	
	Высота над уровнем моря, м	600		600		650		650		800		800		850		1000		1200	
	Показатель участия вида	В[1]	П[2]	В	П	В	П	В	П	В	П	В	П	В	П	В	П	В	П
D	*Homalothecium philippeanum (Spruce) Shimp. in B.S.G.*					1	1					1	1						
D	*Rhyzomnium punctatum (Hedw.) T.Kop.*	1	1							1	1								
D	*Amblystegium serpens (Hedw.) Schimp. in B.S.G.*	1	1			1	1												
D	*Brachythecium reflexum (Starke in Web. et Mochr) Schimp. in B.S.G.*																	1	1
D	*Bryum capillare Hedw.*																	1	1
D	*Hypnum callichroum Funck ex Brid.*																	1	1
D	*Lescuraea mutabilis (Brid.) Lindb.*															1	1		
D	*Plagiothecium cavifolium (Brid.) Iwats.*															1	1		
D	*Callicladium haldanianum (Grev.) Crum*											1	1						
D	*Ctenidium molluscum (Hedw.) Mitt.*											1	1						
D	*Hylocomiastrum pyreniacium (Spruce) Fleisch. in Broth.*											1	1						
D	*Metzgeria conjugata Lindb.*											1	1						
D	*Thamnobrium alopecurum (Hedw.) Gang.*											1	1						
D	*Anomodon attenuatus (Hedw.) Hueb.*									1	1								
D	*Dicranum scoparium Hedw.*									1	1								
D	*Leskeella nervosa (Brid.) Loeske*									1	1								
D	*Plagiomnium rostratum (Schrad.) T.Kop.*									1	1								
D	*Plagiothecium denticulatum (Hedw.) Schimp. in B.S.G.*									1	1								
D	*Brachythecium rivulare Schimp. in B.S.G.*					1	1												
D	*Bryum subelegans Kindb.*					1	1												
D	*Polytrihastrum alpinum (Hedw.) G.L.Sm.*			1	1														
D	*Orthotrichum lyellii Hook. et Tayl.*			1	1														
D	*Pogonatum aloides (Hedw.) Beauv.*	1	1																
D	*Orthodicranum montanum (Hedw.) Loeske*	1	1																

Таблица 2

Сводная таблица геоботанических описаний букового леса Нижне-Воловецкого лесничества (квартал 1, выдел 22; описания 1991 года)

Table 2

Summary table of geobotanical descriptions of the beech forest of the Nizhne-Volovets forestry (quarter 1, division 22, descriptions of 1991)

Ярус	Виды	Пробная площадь N 11		Пробная площадь N 10
		В[3]	П[4]	П[5]
Древесный ярус (ярус А)				
A	*Fagus sylvatica L.*	3	3	
A	*Acer pseudoplatanus L.*	2	3	
A	*Fraxinus excelsior L.*	1	4	
Ярус подроста и подлеска (ярус В)				
B	*Fagus sylvatica L.*	3	2	
B	*Carpinus betulus L.*	1	1	
B	*Acer pseudoplatanus L.*	1	1	

[3] Балл встречаемости: 1 – 1–20 %, 2 – 21–40 %, 3 – 41–60 %, 4 – 61–80 %, 5 – 81–100 %

[4] Средний балл проективного покрытия: 1 – <1 %, 2 – 1–10 %, 3 – 11–25 %, 4 – 26–50 %, 5 – 51–75 %, 6 – 76–100 %

[5] Средний балл проективного покрытия представлен только для травяно-кустарничкового яруса (ярус С)

Продолжение табл. 2

Continuation of tab. 2

Ярус	Виды	Пробная площадь N 11		Пробная площадь N 10
		В[3]	П[4]	П[5]
Травяно-кустарничковый ярус (ярус С)				
С	*Fagus sylvatica L.*	3	2	1
С	*Acer pseudoplatanus L.*	3	1	1
С	*Acer platanoides L.*	1	1	1
С	*Fraxinus excelsior L.*	3	2	1
С	*Daphne mezereum L.*	1	1	1
С	*Ulmus glabra Huds.*	1	1	
С	*Sambucus racemosa L.*	1	1	
С	*Carpinus betulus L.*			1
С	*Sambucus nigra L.*			1
С	*Urtica dioica L.*	3	2	2
С	*Athyrium filix-femina (L.) Roth*	3	2	2
С	*Symphytum cordatum Waldst. et Kit. ex Willd.*	2	1	1
С	*Galium odoratum (L.) Scop.*	3	2	1
С	*Mercurialis perennis L.*	3	2	2
С	*Geranium robertianum L.*	2	1	1
С	*Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm.*	1	1	1
С	*Dryopteris filix-mas (L.) Schott*	1	1	1
С	*Phegopteris connectilis (Michx.) Watt*	1	1	1
С	*Actaea spicata L.*	1	1	1
С	*Rubus idaeus L.*	1	1	1
С	*Galeopsis speciosa Mill.*	1	1	1
С	*Oxalis acetosella L.*	3	1	
С	*Veronica montana L.*	1	1	
С	*Dentaria bulbifera L.*	3	1	
С	*Circaea lutetiana L.*	3	1	
С	*Galeobdolon luteum Huds.*	3	2	
С	*Stachys sylvatica L.*	2	1	
С	*Lunaria rediviva L.*	1	1	
С	*Circaea intermedia Ehrh.*	1	1	
С	*Paris quadrifolia L.*	1	1	
С	*Alliaria petiolata (Bieb.) Cavara et Grande*	1	2	
С	*Carex sylvatica Huds.*	1	1	
С	*Viola reichenbachiana Jord. ex Boreau*	1	1	
С	*Rubus hirtus Waldst. et Kit.*	2	1	
С	*Mycelis muralis (L.) Dumort.*	1	1	
С	*Epilobium montanum L.*	1	1	
С	*Senecio nemorensis L.*	1	1	
С	*Betula pendula Roth.*	1	1	
С	*Euphorbia amygdaloides L.*	1	1	
С	*Scrophularia nodosa L.*	1	1	
С	*Chamerion angustifolium (L.) Holub*	1	1	
С	*Gentiana asclepiadea L.*	1	1	
С	*Impatiens noli-tangere L.*	3	2	
С	*Chrysosplenium alternifolium L.*	1	1	
С	*Impatiens parviflora DC*			2
С	*Aegopodium podagraria L.*			1
С	*Asarum europaeum L.*			1
С	*Circaea alpina L.*			1
С	*Dryopteris carthusiana (Vill.) H. P. Fuchs*			1
С	*Glechoma hirsuta Waldst et Kit.*			1
С	*Pulmonaria obscura Dumort.*			1
С	*Rumex sp.*			1
С	*Tussilago farfara L.*			1
С	*Asplenium viride Huds.*			1

Окончание табл. 2

End of tab. 2

Ярус	Виды	Пробная площадь N 11		Пробная площадь N 10
		В[3]	П[4]	П[5]
Моховой ярус (ярус D)				
D	*Rhyzomnium punctatum (Hedw.) T.Kop.*	1	1	
D	*Brachythecium salebrosum (Web. et Mohr) Schimp. in B.S.G.*	1	1	
D	*Hypnum cupressiforme Hedw.*	1	1	
D	*Brachythecium velutinum (Hedw.) Shimp. in B.S.G.*	1	1	
D	*Brachythecium populeum (Hedw.) Shimp. in B.S.G.*	1	1	
D	*Herzogiella seligeri (Brid.) Iwats.*	1	1	
D	*Plagiomnium cuspidatum (Hedw.) T.Kop.*	1	1	
D	*Plagiothecium cavifolium (Brid.) Iwats.*	1	1	
D	*Brachythecium rutabulum (Hedw.) Schimp. in B.S.G.*	1	1	
D	*Hypnum pallescens (Hedw.) P.Beauv.*	1	1	
D	*Atrichum undulatum (Hedw.) P.Beauv.*	1	1	
D	*Bryum capillare Hedw.*	1	1	
D	*Dicranella heteromalla (Hedw.) Schimp.*	1	1	
D	*Dicranum scoparium Hedw.*	1	1	
D	*Isothecium alopecuroides (Dubois) Isov.*	1	1	
D	*Lophocolea heterophylla (Schrad.) Dum.*	1	1	

Таблица 3

Геоботанические описания разновозрастного темнохвойно-букового леса (Карпатский национальный парк, Подлиснивское лесничество, квартал 9, выдел 2, высота над ур. моря 700–900 м; июль 1989 г.)

Table 3

Geobotanical descriptions of uneven-aged dark coniferous-beech forest (the Carpathian National Park, Podlisnivsky Forestry, quarter 9, division 2, height above sea level is 700-900 m; July 1989)

Ярус	Виды растений	Балл встречаемости[6]	Средний балл покрытия[7]
Древесный ярус (ярус А)			
A	*Abies alba Mill.*	4	4
A	*Fagus sylvatica L.*	4	4
A	*Picea abies (L.) Karst.*	2	3
A	*Acer pseudoplatanus L.*	2	4
A	*Ulmus glabra Huds.*	1	4
Ярус подроста и подлеска (ярус В)			
B	*Fagus sylvatica L.*	5	4
B	*Abies alba Mill.*	4	2
B	*Picea abies (L.) Karst.*	4	3
B	*Corylus avellana L.*	1	1
B	*Grossualaria reclinata (L.) Mill.*	1	1
B	*Acer pseudoplatanus L.*	1	1
B	*Sambucus racemosa L.*	1	1
Травяно-кустарничковый ярус (ярус С)			
C	*Abies alba Mill.*	5	1
C	*Fagus sylvatica L.*	5	1
C	*Acer pseudoplatanus L.*	5	2
C	*Acer platanoides L.*	2	1
C	*Sorbus aucuparia L.*	3	1
C	*Picea abies (L.) Karst.*	3	1
C	*Ulmus glabra Huds.*	1	1
C	*Sambucus racemosa L.*	1	1
C	*Betula pendula Roth.*	1	1

[6] Балл встречаемости: 1 – 1–20 %, 2 – 21–40 %, 3 – 41–60 %, 4 – 61–80 %, 5 – 81–100 %

[7] Средний балл проективного покрытия: 1 – <1 %, 2 – 1–10 %, 3 – 11–25 %, 4 – 26–50 %, 5 – 51–75 %, 6 – 76–100 %

Окончание табл. 3

End of tab. 3

Ярус	Виды растений	Балл встречаемости[6]	Средний балл покрытия[7]
C	*Oxalis acetosella L.*	5	3
C	*Athyrium filix-femina (L.) Roth*	5	2
C	*Galeobdolon luteum Huds.*	5	1
C	*Dentaria bulbifera L.*	5	1
C	*Dryopteris sp.*	5	2
C	*Dentaria glandulosa Waldst. et Kit.*	5	2
C	*Rubus hirtus Waldst. et Kit.*	5	2
C	*Rubus idaeus L.*	5	2
C	*Senecio nemorensis L.*	4	1
C	*Dryopteris dilatata (Hoffm.) A. Gray*	4	1
C	*Geranium robertianum L.*	4	2
C	*Petasites albus (L.) Gaertn.*	4	2
C	*Viola montana L.*	4	1
C	*Polystichum braunii (Spenn.) Fee*	4	1
C	*Symphytum cordatum Waldst. et Kit. ex Willd.*	4	1
C	*Impatiens parviflora DC.*	4	1
C	*Adoxa moschatellina L.*	3	1
C	*Phegopteris connectilis (Michx.) Watt*	3	1
C	*Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm.*	2	1
C	*Stellaria nemorum L.*	2	2
C	*Mycelis muralis (L.) Dumort.*	2	1
C	*Polygonatum verticillatum (L.) All.*	2	1
C	*Chrysosplenium alternifolium L.*	2	1
C	*Urtica dioica L.*	2	1
C	*Luzula luzuloides (Lam.) Dandy et Wilmott*	2	1
C	*Galium odoratum (L.) Scop.*	2	2
C	*Carex sylvatica Huds.*	2	1
C	*Myosotis arvensis (L.) Hill*	1	1
C	*Milium effusum L.*	1	1
C	*Circaea alpina L.*	1	2
C	*Lamium maculatum (L.) L.*	1	1
C	*Epilobium montanum L.*	1	1
C	*Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schrank et Mart.*	1	1
C	*Actaea spicata L.*	1	1
C	*Fragaria vesca L.*	1	1
C	*Paris quadrifolia L.*	1	1
C	*Ranunculus repens L.*	1	1
C	*Chaerophyllum aromaticum L.*	1	1
C	*Equisetum sylvaticum L.*	1	1
C	*Polypodium vulgare L.*	1	1
C	*Luzula sylvatica (Huds.) Gaudin*	1	1
C	*Cardamine trifolia L.*	1	1
C	*Cardamine parviflora L.*	1	1
C	*Euphorbia amygdaloides L.*	1	1
C	*Sanicula europaea L.*	1	1
C	*Dryopteris filix-mas (L.) Schott*	1	1

Оценка основных экологических факторов по шкалам Элленберга показала, что местообитания всех исследованных лесных сообществ близки по факторам увлажнения (от свежих до влажных местообитаний), обеспеченности почв азотом (от умеренно обеспеченных до богатых азотом) и освещенности (от тенелюбивых до теневыносливых) (рис. 2). По шкале R местообитания темнохвойно-буковых лесов (умеренно кислые почвы) отличаются немного более высокой кислотностью почв от местообитаний буковых лесов (от умеренно кислых до слабокислых).

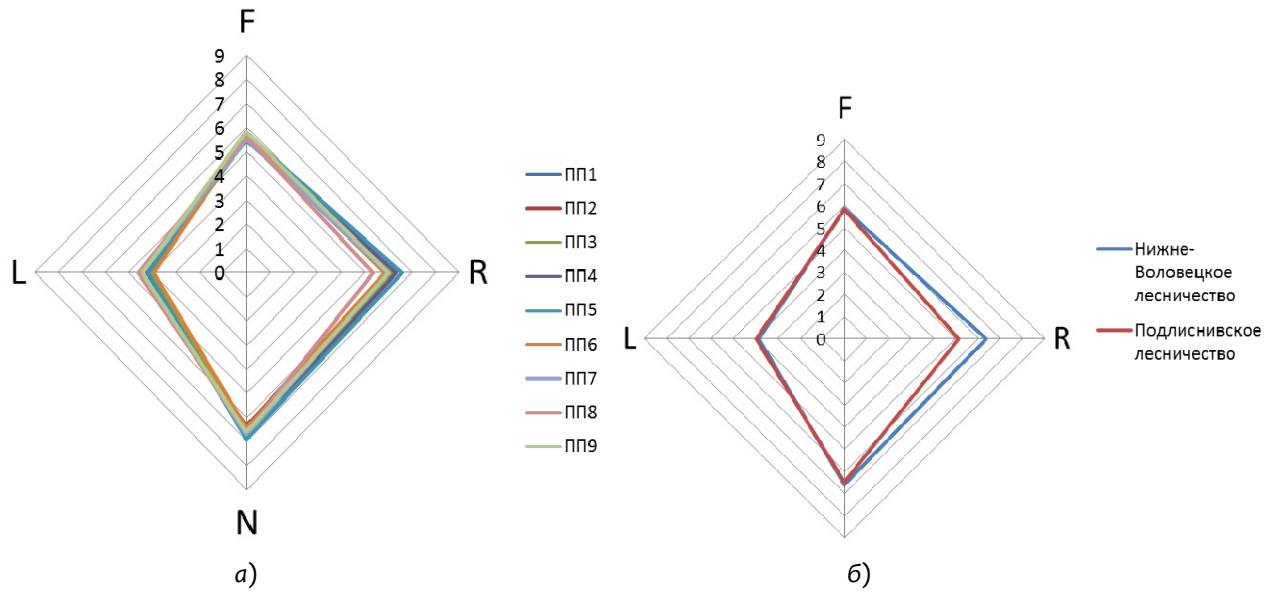


Рис. 2. Оценка экологических режимов местообитаний по шкалам Элленберга: *а* – буковые леса Угольского лесничества; *б* – буковые леса Нижне-Воловецкого и темнохвойно-буковые леса Подлиснивского лесничеств (*F* – шкала увлажнения, *R* – шкала кислотности, *N* – шкала обеспеченности почвы азотом, *L* – шкала светолюбия)

Fig. 2. Assessment of ecological habitat regimes on Ellenberg scales: *a* – beech forests of the Ugolsky forestry; *б* – beech forests of Nizhne-Volovetsk and dark coniferous-beech forests of Podlisnivsky forestries (*F* – humidification scale, *R* – acidity scale, *N* – soil nitrogen availability scale, *L* – lightness scale)

Характеристика онтогенетической структуры ценопопуляций основных древесных видов в буковых и темнохвойно-буковых лесах

Из анализа литературы следует, что малонарушенные буковые леса имеют сложную мозаично-ярусную структуру [57–62]. Анализ онтогенетической структуры популяций бука как в разновозрастных буковых, так и в смешанных лесах, пихты и ели в разновозрастных смешанных лесах Украинских Карпат показал, что популяции эдификаторов древесной синузии полночленны, в онтогенетических спектрах преобладают молодые особи. Особенностью древесной синузии в исследованных лесных сообществах является сочетание полночленных популяций эдификаторов и неполночленных (фрагментарных) или условно полночленных популяций сопутствующих видов с низкой численностью (рис. 3, 4).

Причины неполночленности популяций сопутствующих видов могут быть различными. Одна из них – низкая численность плодоносящих деревьев, что в свою очередь может быть связано с проведением выборочных рубок. Другая возможная причина неполночленности популяций сопутствующих видов – недостаточные размеры окон для прохождения полного онтогенеза этих видов деревьев. В разновозрастных буковых лесах наиболее часто встречаются окна небольших размеров (до 200 м^2), в то время как ни у одного вида широколиственных деревьев невозможен переход к плодоношению в таких окнах [7].

Анализ пространственной структуры популяций бука, пихты и ели показал, что особи разных возрастных групп размещены по площади неравномерно. Они образуют скопления (популяционные локусы), различающиеся по преобладающим возрастным состояниям. Популяционные локусы бука имеют основные отличительные признаки биогеоценотических парцелл в понимании Н. В. Дылиса [63]. Они четко различаются по уровню освещенности, проективному покрытию травяного покрова, сомкнутости крон. Самые молодые популяционные локусы образованы имматурными особями. Они возникают в окнах, образующихся в результате гибели и последующего вывала одного-пяти деревьев. По мере увеличения прорывов в пологе отдельные имматурные локусы смыкаются, образуя виргинильные локусы.

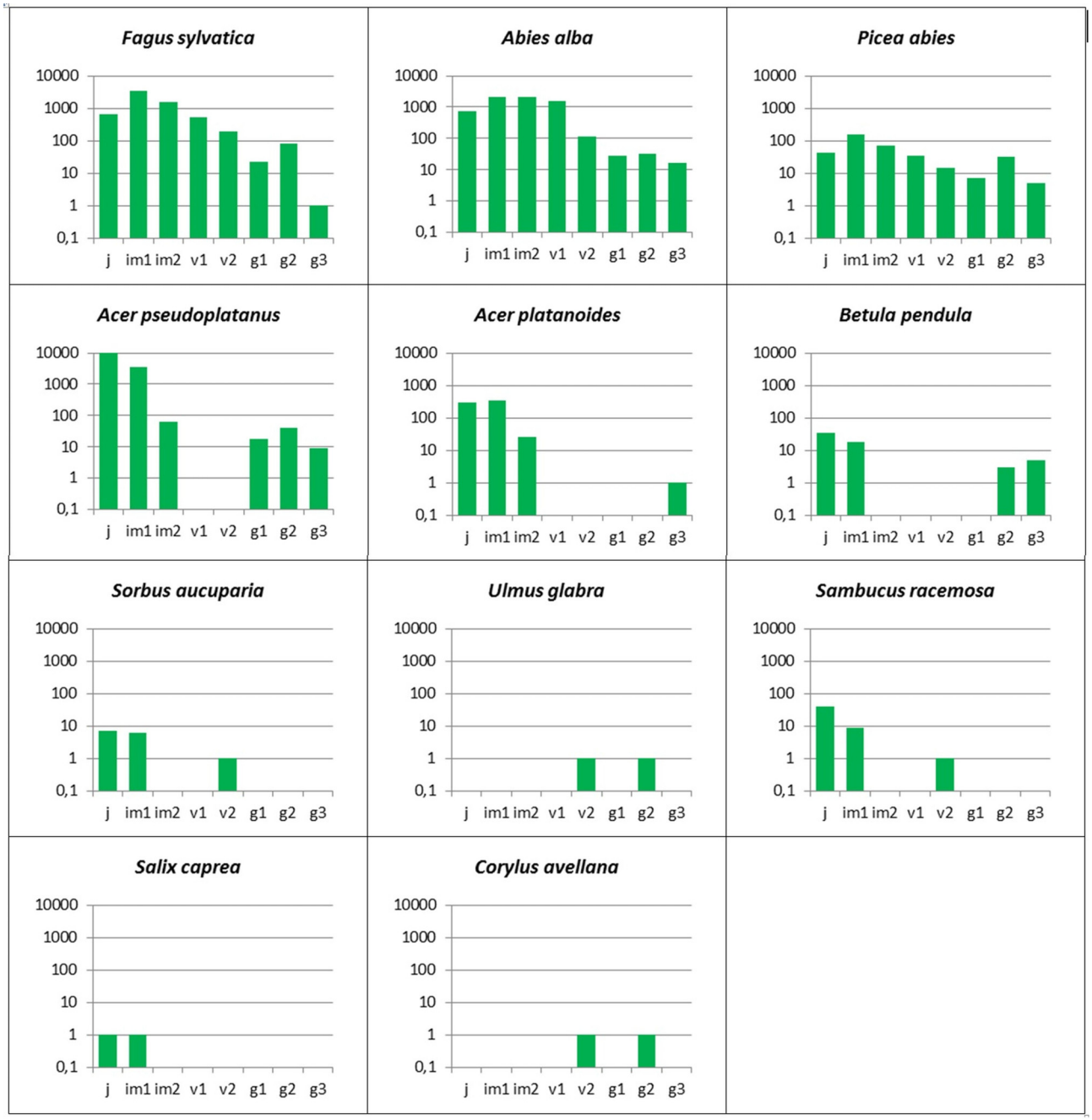


Рис. 3. Онтогенетический состав популяций древесных видов в елово-пихтово-буковом лесу (Подлиснивское лесничество, Карпатский национальный парк).
По оси x – онтогенетические состояния, по оси y – численность особей на 1 га в логарифмическом масштабе

Fig. 3. Ontogenetic composition of tree species populations in spruce-fir-beech forest (Podlisnivsky forestry, the Carpathian National Park).
Along the x-axis are ontogenetic states; along the y-axis is the number of species per 1 ha in the logarithmic scale

Благодаря высокой теневыносливости подрост бука (*im* и *v* особи) может существовать под кронами генеративных деревьев. В этих случаях наряду с одновозрастными возникают разновозрастные популяционные локусы (рис. 5). Последовательность популяционных локусов отражает их закономерную смену во времени или оборот поколений. Для нормального осуществления оборота поколений размер локусов должен постоянно увеличиваться (см. рис. 5), и это происходит в процессе прогрессивного распада верхнего яруса. Механизмом устойчивого оборота поколений эдификаторов является постоянное образование окон (прорывов) в пологе леса, что обеспечивает одновременное присутствие в популяциях всех типов возрастных локусов в соотношении, необходимом для спонтанного развития популяций.

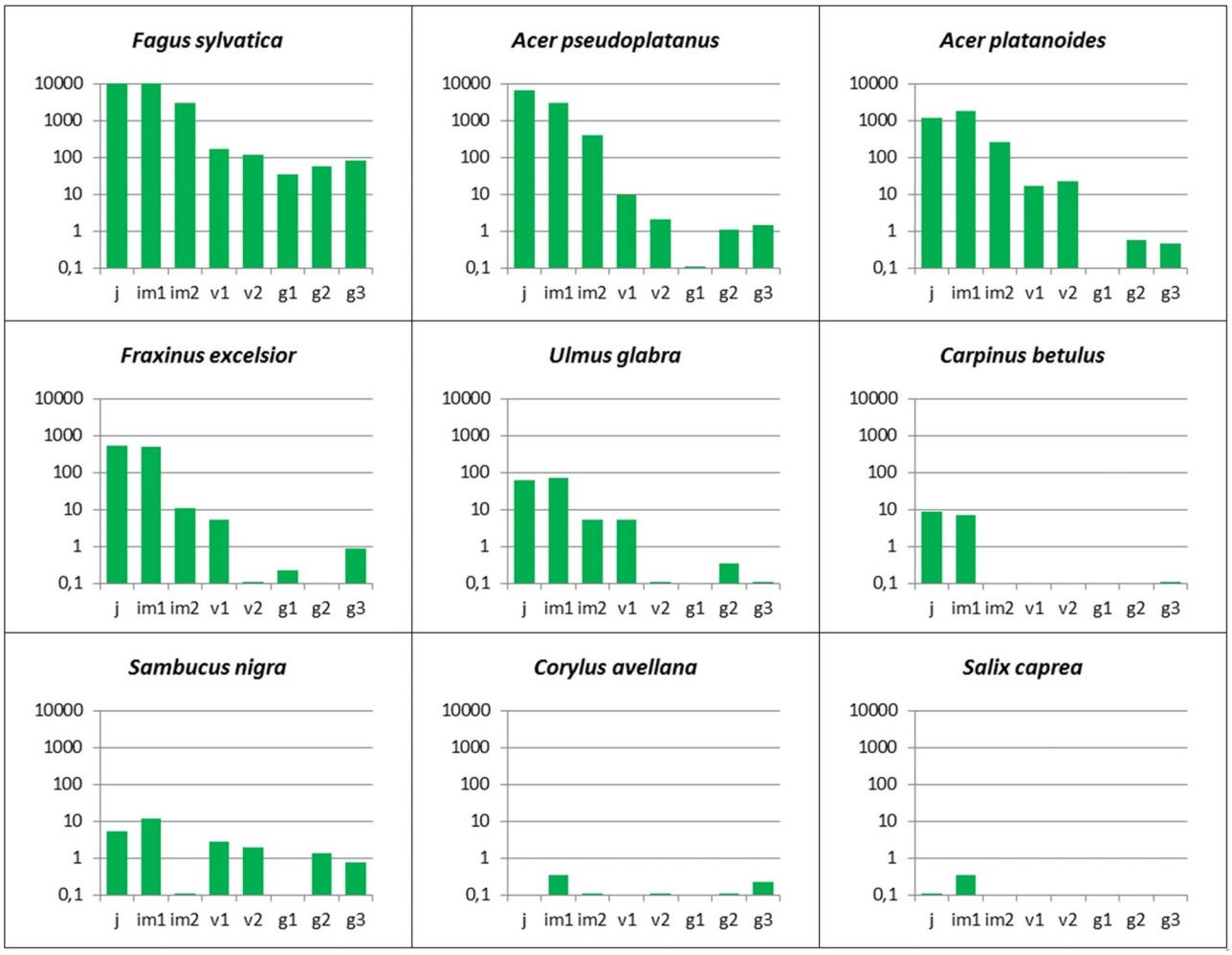


Рис. 4. Онтогенетический состав популяций древесных видов в буковом лесу (Угольское лесничество, Карпатский заповедник). По оси y – средняя численность особей на 1 га в логарифмическом масштабе (по данным девяти пробных площадей)

Fig. 4. Ontogenetic composition of tree species populations in the beech forest (Ugolskoye forestry, the Carpathian Reserve). Along the y-axis is the average number of individuals per hec in the logarithmic scale (according to nine trial plots)

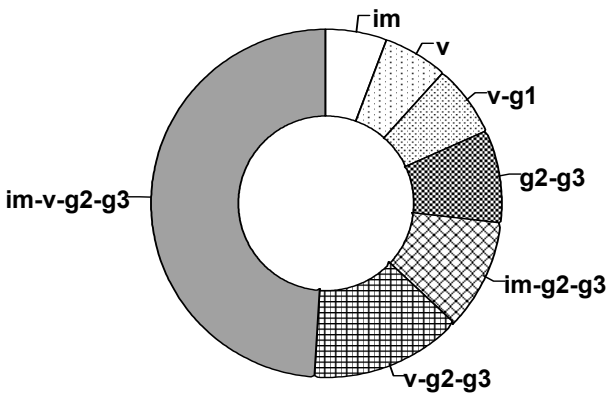


Рис. 5. Доля возрастных локусов в ценопопуляции бука Угольского лесничества.
Типы популяционных локусов даны по преобладающим онтогенетическим состояниям:
im – имматурные; *v* – виргинильные; g_1, g_2, g_3 – молодые, средневозрастные и старые генеративные

Fig. 5. Proportion of age-related loci in the coenopopulation of beech in the Ugolsky forestry.
Types of population loci are given by the prevailing ontogenetic states:
im – immature; *v* – virginyl; g_1, g_2, g_3 – young, middle-aged and old generative

Площадь, на которой происходит полный оборот поколений полночленной популяции в ценозе, можно назвать площадью устойчивого существования популяции [23]. Минимальные площади устойчивого существования популяций бука, пихты и ели составляют чуть более двух гектар.

Мозаично-ярусная структура исследованных буковых и смешанных лесов

Анализ пространственной структуры древесной синузии показал, что структура полога ступенчатая: ярусы не перекрываются или перекрываются не полностью. В каждом ярусе выделяются плотные скопления, прорывы (окна) и одиночные особи. В целом мозаика скоплений не имеет определенного рисунка. Чаще всего окна в исследованных лесах образуются при ветровалах старых генеративных деревьев, реже – при ветроломах. В первом случае формируется два элемента gap-мозаики: окно возобновления и ветровально-почвенный комплекс, во втором случае – окно возобновления и валежник. В исследованных буковых лесах площадь, занятая окнами, колеблется от 10 до 25 %, в смешанных – 14–15 %. Окно возобновления может состоять из одного или нескольких ВПК (от одного до пяти) и ненарушенной поверхности. Размеры окон зависят от числа отмерших и обломанных деревьев, размеров отдельного дерева и направления их падения. Их площадь составляет от 100 до 1250 м^2 (табл. 4). Самые маленькие окна (до 200 м^2) образуются при отмирании и дальнейшем вывале одного-двух деревьев; размеры такого окна соизмеримы с проекциями их крон.

Окна в буковых и смешанных лесах начинают зарастать за счет: 1) бокового разрастания деревьев, окружающих окно; 2) сеянцев, вновь поселившихся в окне; 3) роста в высоту деревьев нижних ярусов и подроста, существовавших до образования окна.

Таблица 4

Характеристика окон в буковых лесах Угольского (N 1–8) и Нижне-Воловецкого (N 9) лесничеств

Table 4

Characteristics of blanks in beech forests of Ugolsky (N 1–8) and Nizhne-Volovetsk (N 9) forestries

№ окна	Длина, м	Ширина, м	Площадь, м^2	Высота над ур. моря, м	Экспозиция склона	Крутизна склона, град.	Класс возраста окна	Число ВПК в окне
1	18,8	17	251	800	сев-вост.	28	1	2
2	21,6	31,4	532	800	сев-вост.	28	1	1
3	43	37	1249	800	сев-вост.	28	3	5
4	15	14,7	173	800	сев-вост.	28	2	1
5	19,5	9	138	650	вост.	20	4	1
6	21	13,6	224	650	вост.	20	1	1
7	13	10,5	107	650	вост.	20	4	1
8	15,4	10,6	128	650	вост.	20	4	1
9	25	18,5	363	750	вост.	20	3	3

На численность и видовой состав подроста в окнах ветровалов могут оказывать влияние не только размеры окон, но и их возраст, а также присутствие в непосредственной близости от окна источника семян и совпадение плодоношения деревьев со временем образования вывала.

В разновозрастном буковом лесу Угольского лесничества был исследован видовой состав и численность подроста древесных и кустарниковых видов в окнах разного возраста и разных размеров, где в непосредственной близости от окон отмечены генеративные деревья не только бука, но и сопутствующих видов. В исследованных окнах размером от 110 до 1250 м^2 видовой состав подроста сходен. Все микрогруппировки подроста в этих окнах полидоминантные и состоят из особей подроста бука и сопутствующих видов: явора, ясеня, клена остролистного, граба и ильма. Встречаются окна, в которых численность ювенильных и имматурных особей первой и второй группы клена остролистного и явора больше, чем таких же особей бука. Преобладание ювенильных особей явора по сравнению с другими видами наблюдается во многих случаях и под пологом леса, но имматурные особи явора, ясеня и клена остролистного появляются только в окнах, а виргинильные – только в крупных окнах (более 500 м^2). Только при образовании больших окон в буковом лесу Угольского лесничества сопутствующие виды могут проходить все возрастные этапы онтогенеза, и в крупных окнах поддерживается видовое разнообразие этих лесов. Самое крупное окно в исследованном лесу, образованное в результате вывала пяти деревьев, имеет площадь около 1250 м^2, и в нем отмечена самая высокая численность подроста.

Особенности размещения подроста и травяного покрова в разновозрастных буковых и смешанных лесах в связи со структурой ветровально-почвенных комплексов

Анализ пространственной структуры древесной синузии разновозрастных буковых и темнохвойно-буковых лесов, где ветровально-почвенные комплексы занимают довольно значительную площадь (до 25 %), позволил выявить связь структуры и динамики травяного покрова и размещения древесных видов с ВПК разного возраста. В зоне вывала на нарушенной им поверхности почвы создаются благоприятные условия для проживания многих видов деревьев, кустарников, трав и мохообразных.

Характеристика основных параметров ветровально-почвенных комплексов

При вывале деревьев образуются прорывы в пологе леса – окна и ветровально-почвенные комплексы. Элементами ВПК являются: вывальный бугор, образующийся на месте комля; вывальная западина, образующаяся на месте вывороченной корневой системы; ствол упавшего дерева.

В исследованных буковых и темнохвойно-буковых лесах образуются вывальные бугры высотой до 3,7 м и диаметром до 6 м, и западины (ямы) глубиной до 2,5 м и диаметром до 5 м и более (табл. 5, 6.1). В темнохвойно-буковых лесах средние размеры элементов ВПК несколько меньше, чем в буковых, и в более глубоких западинах ВПК буковых лесов накапливается более толстый слой подстилки (до 13 см). С увеличением возраста вывала высота бугров и глубина ям, их диаметр, как правило, уменьшаются, а толщина подстилки в западинах увеличивается. Отмечается особенность элементов ВПК исследованных буковых лесов – сохранение вывального микрорельефа даже после разложения ствола упавшего дерева в 4 классе возраста ВПК.

Таблица 5

Характеристика ветровально-почвенных комплексов в темнохвойно-буковом лесу (Подлиснивское лесничество, Карпатский национальный парк)

Table 5

Characteristics of windfall microsites complexes in the dark-beech-birch forest (Podlisnivsky foresry, the Carpathian National Park)

Класс возраста	Элемент ВПК	Объем выборки	Высота / глубина*, см	Диаметр*, см	Толщина подстилки*, см	Общее проективное покрытие*, %
1	бугор	8	268 (120–360)	375 (240–600)	0	1 (0,1–2)
	западина	6	95 (60–150)	285 (150–510)	1,4 (1–1,5)	2 (0,1–5)
2	бугор	10	114 (70–220)	236 (150–550)	0	27 (0–90)
	западина	10	59 (40–110)	229 (95–550)	2,3 (1,5–3,5)	20 (1–100)
3	бугор	9	88 (40–130)	208 (110–400)	0	23 (1–95)
	западина	9	43 (30–80)	197 (80–410)	3,0 (1,5–3,5)	27 (5–80)
4	бугор	3	65 (50–90)	180 (140–210)	0	55 (1–95)
	западина	3	25 (20–30)	183 (110–240)	3,2 (2,5–3,5)	40 (10–80)

П р и м е ч а н и е: * среднее арифметическое (диапазон).

Таблица 6.1

Характеристика ветровально-почвенных комплексов в буковых лесах (Угольское лесничество Карпатского заповедника и Нижне-Воловецкое лесничество)

Table 6.1

Characteristics of windfall microsites complexes in beech forests (Ugolskoye forestry in the Carpathian Reserve and Nizhne-Volovetsk forestry)

Класс возраста	Элемент ВПК	Объем выборки	Высота / глубина*, см	Диаметр*, см	Толщина подстилки*, см	Общее проективное покрытие*, %
1	бугор	5	286 (190–370)	366 (200–470)	0	45 (5–80)
	западина	2	118 (100–135)	253 (160–420)	4 (3–5)	42 (5–70)

Окончание табл. 6.1

End of tab. 6.1

Класс возраста	Элемент ВПК	Объем выборки	Высота / глубина*, см	Диаметр*, см	Толщина подстилки*, см	Общее проективное покрытие*, %
2	бугор	8	210 (100–260)	329 (245–420)	0	46 (1–90)
	западина	4	125 (30–200)	378 (250–510)	5 (2–12)	33 (2–80)
3	бугор	7	188 (100–340)	302 (150–440)	0	51 (5–95)
	западина	4	135 (70–160)	324 (200–450)	6 (4–10)	27 (1–50)
4	бугор	5	125 (100–150)	386 (300–495)	0	27 (2–80)
	западина	2	165 (140–190)	311 (200–475)	8 (5–13)	10 (1–30)

П р и м е ч а н и е: * среднее арифметическое (диапазон).

Особенности размещения подроста в буковых и темнохвойно-буковых лесах в связи со структурой ветровально-почвенных комплексов

В разновозрастных буковых лесах (Угольское лесничество Карпатского заповедника и Нижне-Воловецкое лесничество) было проанализировано размещение подроста древесных видов по элементам ВПК (рис. 6, 7). В результате анализа выяснилось, что такие пионерные виды, как *Betula pendula* и *Salix caprea* появляются в окнах ветровалов только на вывальных буграх, однако встречаемость их невелика. Другие древесные виды (*Fagus sylvatica, Fraxinus excelsior, Acer pseudoplatanus, A. platanoides, Ulmus glabra*) распределяются следующим образом: от 8 до 30 % этих видов произрастает на вывальных буграх, от 8 до 34 % – на стенках вывальных ям, до 4 % – на стволах и от 48 до 92 % – на ненарушенной поверхности. Дно ям чаще всего покрыто толстым слоем подстилки, в некоторых из них обнаружены только немногочисленные проростки *Fagus sylvatica* и *Acer pseudoplatanus,* а ювенильные особи этих видов встречаются здесь крайне редко. В исследованных буковых лесах в области ВПК наибольшая численность подроста (*j*, *im*, *v* особи) отмечена на ненарушенной вывалом поверхности, наименьшая – на стволах. Единственный вид кустарника (*Sambucus racemosa*) встречается только в окнах на различных элементах ВПК: в Угольском лесничестве ювенильные и имматурные особи этого вида тяготеют к вывальным буграм, в Нижне-Воловецком лесничестве они чаще встречаются на стволах вывальных деревьев (см. рис. 6).

В разновозрастном темнохвойно-буковом лесу Карпатского национального парка анализ размещения подроста показал, что *Fagus sylvatica*, *Abies alba*, *Acer pseudoplatanus* и *Sorbus aucuparia* растут как на разных элементах ВПК, так и на ненарушенной вывалом поверхности. Подрост *Abies alba* чаще встречается вне вывалов – на ненарушенной поверхности (до 44 %) и стволах погибших деревьев (до 41 %), менее всего (до 6 %) – на стенках вывальных ям (см. рис. 7). Подрост *Fagus sylvatica* на вывальных стволах не отмечен, он чаще всего встречается на ненарушенной вывалом поверхности (до 93 %). Подрост *Acer pseudoplatanus* и *A. platanoides* тяготеет также к ненарушенной вывалом поверхности, подрост рябины – к стволам погибших деревьев. Подрост *Picea abies* обнаружен только на вывальных буграх. Такие пионерные виды деревьев, как *Betula pendula* и *Salix caprea* также поселяются только на нарушенной вывалом поверхности почвы – вывальном бугре. *Sambucus racemosa* чаще всего встречается на стволах вывальных деревьев и на стенках вывальных ям. На ненарушенной вывалом поверхности этот кустарник не обнаружен.

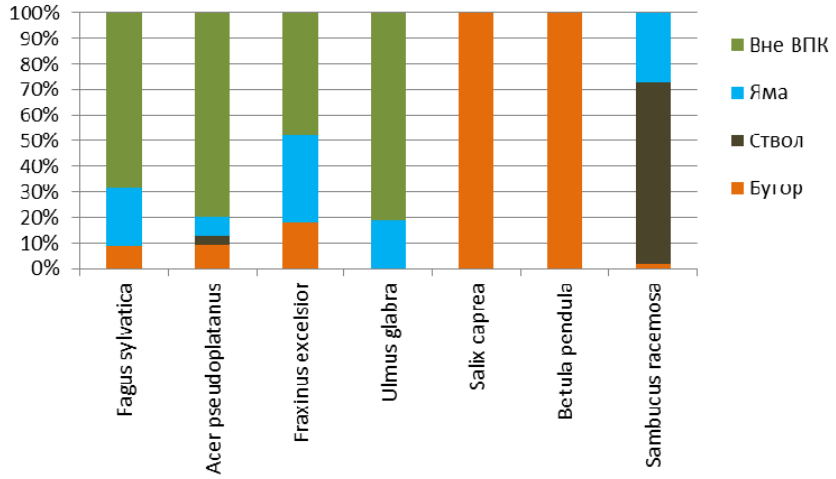
Таким образом, как в буковых, так и в темнохвойно-буковых исследованных лесах в размещении подроста древесных видов и кустарников по элементам ветровально-почвенных комплексов выявлены следующие закономерности:

1) подрост пионерных видов (*Betula pendula* и *Salix caprea*) встречается только на вывальных буграх;

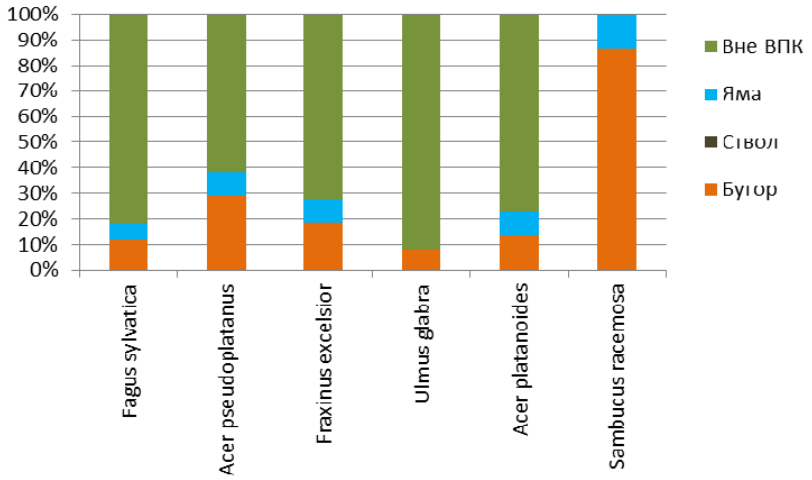
2) подрост *Fagus sylvatica, Fraxinus excelsior, Acer pseudoplatanus, A. platanoides* чаще растет на ненарушенной вывалом поверхности (вне вывалов), чем в разных элементах ВПК – на буграх, стволах и в западинах;

3) особи единственного кустарника *Sambucus racemosa* обнаружены только на ВПК: в буковых лесах – чаще на буграх и стволах погибших деревьев, в темнохвойно-буковых – в западинах и на стволах;

4) в исследованном темнохвойно-буковом лесу подрост *Abies alba* тяготеет к вывальным стволам, *Picea abies* – только к вывальным буграм.



а)



б)

Рис. 6. Количественное участие (%) подроста (*j-v*) древесных видов и кустарников на разных элементах ВПК в буковых лесах Нижне-Воловецкого (*а*) и Угольского (*б*) лесничеств

Fig. 6. Quantitative participation (%) of undergrowth (*j-v*) of tree species and shrubs on different elements of windfall microsites complexes in beech forests of Nizhne-Volovetsk (*a*) and Ugolskoye (*б*) forestries

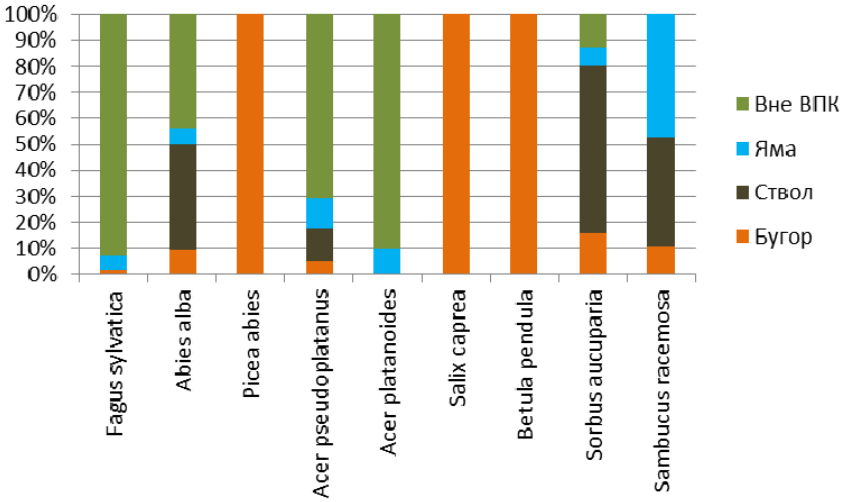


Рис. 7. Количественное участие (%) подроста деревьев и кустарников на разных элементах ВПК в темнохвойно-буковом лесу Карпатского национального парка

Fig. 7. Quantitative participation (%) of undergrowth of tree species and shrubs on different elements of windfall microsites complexes in the dark-beech forest of the Carpathian National Park

Динамика травяного покрова на разных элементах ВПК в буковых лесах

1. *Вывальные бугры.* Число видов трав, встречающихся на вывальных буграх, увеличивается с увеличением возраста вывала, а на буграх четвертого класса возраста оно уменьшается (табл. 6.2). На всех этапах зарастания вывального бугра наиболее часто встречается *Athyrium filix-femina*, на первых трех – *Impatiens noli-tangere* и *Oxalis asetosella* (табл. 7). На начальных этапах зарастания также чаще других видов встречается *Rubus idaeus*, затем ее встречаемость немного уменьшается, но возрастает встречаемость *Rubus hirtus*. На последнем этапе зарастания бугра чаще встречается *Mercurialis perennis*, увеличивается встречаемость *Urtica dioica* и *Galeobdolon luteum*.

2. *Вывальные ямы.* Как и на вывальных буграх, число встречающихся видов трав по мере их зарастания увеличивается, а на последнем этапе – уменьшается (см. табл. 6.2). На всех этапах зарастания вывальных ям, так же как и на вывальных буграх, наиболее часто встречается *Athyrium filix-femina*. Помимо этого вида на первых двух этапах зарастания ям чаще других видов встречаются *Impatiens noli-tangere*, *Oxalis asetosella* и *Galium odoratum*, на средних – кроме кислицы и недотроги часто встречаются *Rubus hirtus* и *Urtica dioica*. Но на последнем этапе зарастания ям встречаемость этих видов немного уменьшается и, как и на вывальных буграх, увеличивается встречаемость *Galeobdolon luteum* и *Mercurialis perennis*.

3. *Стволы вывальных деревьев.* Число видов трав, поселяющихся на стволах вывальных деревьев, значительно меньше, чем на вывальных буграх и западинах (см. табл. 6.2). Их встречаемость также невелика. Как и на буграх и в западинах, на стволах могут поселиться такие виды, как *Impatiens noli-tangere*, *Urtica dioica* и *Galeobdolon luteum* и др. (см. табл. 7). Как уже было сказано выше, видов, которые поселяются только на стволах вывальных деревьев, не обнаружено. Начало заселения стволов приурочено ко второму классу возраста вывала.

4. *Ненарушенная вывалом поверхность.* Вне вывалов на ненарушенной поверхности чаще других видов встречаются *Galium odoratum*, *Mercurialis perennis* и *Impatiens parviflora* (см. табл. 7). Первые два вида наиболее часто встречаются на последних этапах зарастания вывальных ям и бугров. *Impatiens parviflora* обнаружена только вне вывалов.

Таким образом, на первых этапах зарастания окна видовое разнообразие трав увеличивается, на последних этапах – уменьшается и по численности и видовому составу приближается к таковому на ненарушенной вывалом поверхности.

Таблица 6.2

Число видов трав (А) и мохообразных (Б), встречающихся на разных элементах ВПК в буковых лесах Угольского и Нижне-Воловецкого лесничеств

Table 6.2

Number of species of herbs (A) and bryophytes (Б) found in different elements of windfall microsites complexes in beech forests in Ugolskoye and Nizhne-Volovetsk forestries

Класс возраста вывала	Число видов по элементам ВПК					
	Вывальный бугор		Вывальная западина		Валежник	
	А	Б	А	Б	А	Б
1	10	6	11	–	–	–
2	21	10	22	–	2	7
3	24	5	22	1	6	8
4	15	8	15	–	–	–

Таблица 7

Встречаемость видов (баллы) на разных элементах ветровально-почвенных комплексов в буковых лесах Угольского и Нижне-Воловецкого лесничеств

Table 7

Frequency of species (points) found in different elements of windfall microsites complexes in beech forests in Ugolskoye and Nizhne-Volovetsk forestries

Элементы ВПК	Дно западины				Стенка западины				Внешняя сторона бугра				Внутренняя сторона бугра				Вершина бугра				Отсыпка бугра				Валежник				Вне вывалов
Класс возраста	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	–
Число описаний	5	8	7	5	3	8	7	5	5	8	7	5	5	8	7	5	5	8	7	5	5	8	7	5	5	8	7	5	26

Продолжение табл. 7

Continuation of tab. 7

Элементы ВПК	Дно западины				Стенка западины				Внешняя сторона бугра				Внутренняя сторона бугра				Вершина бугра				Отсыпка бугра				Валеж-ник				Вне вывалов
Fagus sylvatica L.	3	3	2	4	2	3	3	3	2	3	4	4	2	4	3	1	2			1		1	1				1		
Acer pseudoplatanus L.	3	4	1	4		3	1	2		3	1	3	1	2	1	1		1				1				1			
Acer platanoides L.			1	1	2	1	1	1		1	1	2		1	1					1									
Sambucus racemosa L.		1	1			1	2		1	2				1								1	1						
Fraxinus excelsior L.			1	2	2	1		1		1		1		1															
Sambucus nigra L.		1	1	1	2			1			1											1							
Betula pendula Roth.											1			1					1										
Ulmus glabra Huds.						1								1															
Salix caprea L.														1															
Athyrium filix-femina (L.) Roth	1	4	2	3	3	4	4	3	2	4	4	4		4	1	3													2
Rubus hirtus Waldst. et Kit.	1	3	4	2		2	4	1		3	4	1		2	4	1							1						2
Oxalis acetosella L.	2	1	1	1		2	4	2	2	2	2	2	1	2	3	2	1					1	1						2
Impatiens noli-tangere L.	2	4	2	1		3	4	1	2	2	4	1		3	4	1	1		1							1			
Galium odoratum (L.) Scop.	2	2	2	1		1	2	1	1	3	2			3	2	2													3
Galeobdolon luteum Huds.		2	2	3		2	2	2		1	1	3		2	1	1						1					1		1
Mercurialis perennis L.		1		2		1	1	3		1		4		1	1	1													3
Dentaria bulbifera L.		1	1	1		2	1	2			1	1		1	1	2						1							2
Urtica dioica L.		3	2	1		1	1			2	1	3		2	1	1										1			1
Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm.		1	1	1		1	2	1		1	1	2		1	1	1			1			1	1				1		1
Rubus idaeus L.	1	1			2	1	2		2	2	1	2	1	1		1	1												
Impatiens parviflora DC.																													3
Mycelis muralis (L.) Dumort.			1			2	1				1	1			1							1					1		1
Epilobium montanum L.						1	1			1	2		1	1	1												1		
Phegopteris connectilis (Michx.) Watt		1	1			1	1	2			1				1														
Stachys sylvatica L.		1				1	1		1	1	1						1					1							
Chamerion angustifolium (L.) Holub		1				1	1			1	1				1														
Circaea lutetiana L.		1	1							1	1			1	1	1						1							1
Aegopodium podagraria L.		1								1	1			1															
Circaea alpina L.		1					1	1			1				1	1													
Dentaria glandulosa Waldst. et Kit.																													1
Luzula luzuloides (Lam.) Dandy et Wilmott					2				1			2	1				1												
Petasites albus (L.) Gaertn.					2					1			1	1	1														
Scrophularia nodosa L.							2																				1		
Actaea spicata L.								1																					1
Geranium robertianum L.		1				1																							1
Glechoma hirsuta Waldst. et Kit.																													1
Lunaria rediviva L.		1	1								1																		
Solanum dulcamara L.				1	2												1												
Carex sylvatica Huds.										1				1															
Chrysosplenium alternifolium L.			1								1																		
Senecio nemorensis L.										1																	1		

Окончание табл. 7

End of tab. 7

Элементы ВПК	Дно западины				Стенка западины				Внешняя сторона бугра				Внутренняя сторона бугра				Вершина бугра				Отсыпка бугра				Валежник				Вне вывалов
Symphytum cordatum Waldst. et Kit. ex Willd.								1							1														
Veronica montana L.			1				1																						
Viola reichenbachiana Jord. ex Boreau		1								1																			
Atropa bella-donna L.					2																								
Cardamine amara L.															1														
Hypericum perforatum L.					2																								
Stellaria media (L.) Vill.									1																				
Dicranella heteromalla (Hedw.) Schimp.			1							1	1		1	1	2							1				1			
Atrichum undulatum (Hedw.) P.Beauv.										1	1			1	2							1				1			
Brachythecium rutabulum (Hedw.) Schimp. in B.S.G.											1	1	1	1	1											1	1		
Pogonatum aloides (Hedw.) Beauv.										1	1			1	1							1							
Plagiothecium cavifolium (Brid.) Iwats.												1	1	1												1	1		
Polytrichum juniperinum Hedw.										1			1	1	1							1							
Plagiomnium cuspidatum (Hedw.) T.Kop.												1		1												1	1		
Rhyzomnium punctatum (Hedw.) T.Kop.												1		1												1	1		
Polytrihastrum alpinum (Hedw.) G.L.Sm.										1				1								1							
Brachythecium salebrosum (Web. et Mohr) Schimp. in B.S.G.												1															1		
Brachythecium velutinum (Hedw.) Shimp. in B.S.G.												1															1		
Bryum capillare Hedw.												1															1		
Hypnum cupressiforme Hedw.														1												1			
Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske												1															1		
Anomodon attenuatus (Hedw.) Hueb.													1																
Pellia sp.													1																

Расчет коэффициентов Жаккара показал, что с увеличением возраста ветровально-почвенного комплекса увеличивается сходство видового состава травяного покрова между вывальными бугром, ямой и ненарушенной поверхностью (табл. 8). Начальные этапы зарастания бугров и западин наиболее сильно отличаются по видовому составу от последующих этапов зарастания и незатронутой вывалами поверхности. Разлагающиеся стволы представляют собой специфические местообитания, и травяной покров на них имеет наименьшее сходство с другими элементами ВПК и ненарушенной вывалами поверхностью. Несколько иные закономерности просматриваются в распределении мохообразных по элементам микрорельефа. В исследованных окнах буковых лесов в зоне вывалов найдено 16 видов мохообразных (см. табл. 6.2). Вне ВПК они не обнаружены. Мохообразные поселяются на вывальных буграх и стволах погибших деревьев, и только один вид – *Dicranella heteromalla* – найден в вывальной яме. На вывальных буграх встречаются все 16 видов мохообразных. На вывалах первого и третьего класса возраста число видов мохообразных несколько меньше, чем на вывалах второго и четвертого класса возраста (см. табл. 7). На первом и средних этапах зарастания бугра

встречаемость мохообразных одинаково мала, на последнем этапе она увеличивается у *Dicranella heteromalla* и *Atrichum undulatum*. На стволах вывальных деревьев поселяются 11 из 16 видов мохообразных, однако они отсутствуют на свежем валежнике (вывал первого класса возраста). Встречаемость мохообразных на стволах вывальных деревьев невелика. Таким образом, в отличие от трав, видовое разнообразие мохообразных и их встречаемость увеличивается на последнем этапе зарастания элементов ВПК.

Таблица 8

Показатели флористического сходства (коэффициент Жаккара) между элементами ветровально-почвенного комплекса разного класса возраста и ненарушенной вывалами поверхностью в монодоминантных буковых лесах

Table 8

Indicators of floral similarity (Jaccard index) between the elements of the windfall microsites complex of different age and the surface undisturbed by windfalls in monodominant beech forests

Элемент ВПК	Класс возраста ВПК	N	Западина			Бугор				Ствол		Вне вывалов
			2	3	4	1	2	3	4	2	3	
			2	3	4	5	6	7	8	10	11	12
Западина	1	1	0,32	0,33	0,44	0,50	0,33	0,32	0,46	0,12	0,05	0,15
	2	2		0,78	0,53	0,30	0,68	0,71	0,60	0,10	0,16	0,33
	3	3			0,55	0,31	0,56	0,73	0,62	0,11	0,21	0,30
	4	4				0,26	0,41	0,53	0,63	0,15	0,13	0,40
Бугор	1	5					0,35	0,30	0,32	0,13	0,11	0,12
	2	6						0,58	0,52	0,11	0,17	0,26
	3	7							0,55	0,10	0,16	0,29
	4	8								0,16	0,18	0,42
Ствол	2	10									0,00	0,06
	3	11										0,16

Динамика травяного покрова на разных элементах ВПК в темнохвойно-буковых лесах

В темнохвойно-буковом лесу (Подлиснивское лесничество Карпатского национального парка) в окнах разного возраста обнаружено 35 видов трав и кустарников, относящихся к роду *Rubus* (табл. 9, 10). Найдены виды, которые встречаются только на элементах ВПК – вывальном бугре, вывальной яме и стволе погибшего дерева – *Petasites albus*, *Stellaria nemorum, Dryopteris carthusiana*, и только на ненарушенной вывалом поверхности – *Ajuga reptans, Sanicula europaea* и *Stellaria holostea*. Шесть видов встречаются как на всех элементах ВПК, так и на ненарушенной вывалом поверхности, и это *Athyrium filix-femina, Dentaria glandulosa, Galeobdolon luteum, Oxalis asetosella, Rubus idaeus* и *Rubus hirtus*. Выделены семь травянистых видов, которые встречаются только на вывальном бугре; это *Calamagrostis arundinacea, Chrysosplenium alternifolium, Dryopteris expansa, Mycelis muralis, Poa annua, Poa nemoralis* и *Veronica chamaedris*. Три травянистых вида встречаются только на стенках вывальных ям: *Myosotis caespitosa, Impatiens noli-tangere* и *Stachys sylvatica*. На дне вывальных ям, которые покрыты толстым слоем подстилки, эти виды встречаются очень редко. Виды трав, поселяющиеся только на валежнике, не обнаружены. Всего на элементах ВПК произрастает 32 вида трав, а на ненарушенной вывалом поверхности – 18 видов. Таким образом, видовое разнообразие трав возрастает при формировании ВПК.

Рассмотрим изменения видового состава травяного покрова, происходящие на различных элементах ВПК разных классов возраста.

1. Вывальные бугры. На вывальных буграх ВПК первого класса возраста выявлено девять видов трав (см. табл. 10), среди которых *Dentaria glandulosa* и *Rubus idaeus* встречаются наиболее часто (см. tab. 9). На втором этапе зарастания бугра число видов увеличивается. Здесь наиболее часто встречаются *Dentaria glandulosa, Rubus idaeus* и *Oxalis asetosella*. На третьем этапе зарастания бугра число травянистых видов немного уменьшается. Здесь наиболее часто встречаются перечисленные выше три вида и к ним добавляются *Athyrium filix-femina* и *Petasites albus*. На последнем этапе зарастания бугра число травянистых видов остается приблизительно прежним. Здесь наиболее часто встречаются те же виды.

Таблица 9

Встречаемость видов (баллы) на разных элементах ветровально-почвенных комплексов в темнохвойно-буковом лесу Подлиснивского лесничества

Table 9

Number of species of herbs (A) and bryophytes (Б) found in different elements of windfall microsites complexes in the dark-beech forest of the Podlisnivsky forestry

Элементы ВПК	Западина				Внешняя сторона бугра				Внутренняя сторона бугра				Вершина бугра				Отсыпка бугра				Валежник				Вне вывалов
Класс возраста	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	–
Число площадок	8	11	10	3	8	10	9	3	8	10	9	3	8	10	9	3	8	10	9	3	8	10	9	3	19
Abies alba Mill.	4	3	5	3	1	2	4	3	4	4	5	3		1	1	2	1	1			2	2	1		5
Acer pseudoplatanus L.	4	2	5	3	1	2	3		3	2	4	3					1	1			1	1	1		4
Fagus sylvatica L.	1	1	2	3	1	1	2		1	2	1	5	1	1		2					1	1	1		4
Sambucus racemosa L.	1	1			1	1	1		1	1							1				1				
Sorbus aucuparia L.			1		1	2		2	1	1								1							1
Picea abies (L.) Karst.						1				1	1	2		1	1	2									
Acer platanoides L.		1																							1
Betula pendula Roth.								2		1															
Salix caprea L.						1																			
Ulmus glabra Huds.												2													
Oxalis acetosella L.	1	3	4	5		4	4	3	1	4	4	5		1				2				2	2		5
Athyrium filix-femina (L.) Roth		3	4	3		2	4	3		2	4	5		1								1	2		5
Rubus idaeus L.		3	3	5	1	4	1	3	1	4	3	5		1				1			1	1	1		3
Dentaria glandulosa Waldst. et Kit.	2	4	4	5	1	1	1	2	1	3	3	3		1								1	1		4
Petasites albus (L.) Gaertn.		3	2	2		2	2	3	1	2	3	5									1				
Galeobdolon luteum Huds.		1	2	3		1	1				1	2										1			3
Senecio nemorensis L.		1	1	2			2			1	2	2						1							1
Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm.			1	2		1	1	2		2	1	2		1											1
Phegopteris connectilis (Michx.) Watt			1	2		1	2	2		2	2	2		1											1
Rubus hirtus Waldst. et Kit.		1	3	3				2			1	2										1			1
Stellaria nemorum L.		1	1			1	1		1	1	1							1				1			
Dentaria bulbifera L.		1	1	5				2																	1
Geranium robertianum L.		1	1						1	1								1							1
Dryopteris filix-mas (L.) Schott								2				2													1
Fragaria vesca L.		1				1		2		1		2													
Ranunculus repens L.			1						1	1		2						1							1
Viola reichenbachiana Jord. ex Boreau		1	1																						1
Dryopteris carthusiana (Vill.) H. P. Fuchs						1				1								1			1				
Urtica dioica L.		1				1												1							1
Chrysosplenium alternifolium L.									1	1								1							
Dryopteris expansa (C.Presl) Fraser-Jenkis et Jermy		1								1	1														
Cardamine amara L.		1							1									1							
Galium odoratum (L.) Scop.							1																		1

Продолжение табл. 9

Continuation of tab. 9

Элементы ВПК	Западина				Внешняя сторона бугра				Внутренняя сторона бугра				Вершина бугра				Отсыпка бугра				Валежник				Вне вывалов
Impatiens noli-tangere L.			1	2																					
Luzula luzuloides (Lam.) Dandy et Wilmott																		1			1				
Mycelis muralis (L.) Dumort.						1				1															
Poa nemoralis L.						1												1							
Veronica chamaedrys L.						1												1							
Calamagrostis arundinacea (L.) Roth										1															
Carex sylvatica Huds.																									1
Myosotis caespitosa K. F. Schultz			1																						
Poa annua L.																		1							
Sanicula europaea L.																									1
Stachys sylvatica L.		1																							
Taraxacum officinale Wigg.																		1							
Ajuga reptans L.																									1
Stellaria holostea L.																									1
Atrichum undulatum (Hedw.) P.Beauv.					2	2		2	1	1	1			1		2					1	2	2		
Herzogiella seligeri (Brid.) Iwats.					1	1	1		1	1	1			1							1	2	2		
Dicranella heteromalla (Hedw.) Schimp.					1	1	1	2	1	1				1		2					1	2	2		
Rhyzomnium punctatum (Hedw.) T.Kop.					1	1	1		1	1	1			1							1	2			
Dicranodontium denudatum (Brid.) Britt. in Williams					1	2			1	1				1			1				2	2			
Plagiothecium cavifolium (Brid.) Iwats.					2	1	1	2	1	1	1	2		1							1	1	2		
Tetraphis pellucida Hedw.					1	2			1	1				1							1	2			
Brachythecium velutinum (Hedw.) Shimp. in B.S.G.					1			2	1	1											1	2	2		
Dicranum scoparium Hedw.						1			1					1							1	2			
Plagiothecium denticulatum (Hedw.) Schimp. in B.S.G.					1				1	1												1			
Polytrihastrum alpinum (Hedw.) G.L.Sm.					1			2	1								1				1				
Hypnum pallescens (Hedw.) P.Beauv.									1	1											1	1			
Orthodicranum montanum (Hedw.) Loeske									1	1											1	1			
Plagiochila porelloides (Torrey ex Nees) Lindenb.						1	1										1				1				

Окончание табл. 9

End of tab. 9

Элементы ВПК	Западина				Внешняя сторона бугра				Внутренняя сторона бугра				Вершина бугра				Отсыпка бугра				Валежник				Вне вывалов
Plagiothecium laetum Schimp. in B.S.G.						1																1	2		
Pogonatum aloides (Hedw.) Beauv.						1	1			1												1			
Blepharostoma trichophyllum (L.) Dum.						1				1												1			
Brachythecium rutabulum (Hedw.) Schimp. in B.S.G.					1					1													2		
Eurhynchium angustirete (Broth.) T.Kop.					1		1														1				
Lophocolea heterophylla (Schrad.) Dum.										1												1	2		
Polytrichum longisetum Sw. ex Brid.					1		1		1																
Bryum capillare Hedw.					1				1																
Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid.					1				1																
Homalothecium sericeum (Hedw.) Shimp. in B.S.G.					1				1																
Amblystegium serpens (Hedw.) Schimp. in B.S.G.													1												
Anomodon viticulosus (Hedw.) Hook. et Tayl.													1												
Isothecium alopecuroides (Dubois) Isov.							1																		
Lepidozia reptans (L.) Dum.						1																			
Plagiomnium cuspidatum (Hedw.) T.Kop.								2																	
Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske																						1			

Таблица 10

Число видов трав (А) и мохообразных (Б), встречающихся на разных элементах ВПК в елово-темнохвойно-буковом лесу Подлиснивского лесничества

Table 10

Number of species of herbs (A) and bryophytes (Б) found in different elements of windfall microsites complexes in the spruce-dark coniferous-beech forest of the Podlisnivsky forestry

Класс возраста вывала	Вывальный бугор		Вывальная западина (стенка)		Ствол вывального дерева	
	А	Б	А	Б	А	Б
1	9	20	2	–	4	14
2	24	19	17	–	7	17
3	13	10	17	–	4	8
4	14	6	12	–	–	–

Мы попытались выделить виды, которые встречаются только на тех или иных этапах и виды, встречающиеся на всех этапах зарастания вывального бугра (см. табл. 9). Виды, встречающиеся на вывальных буграх: 1) только на первых двух этапах зарастания – *Geranium robertianum, Chrysosplenium alternifolium* и *Cardamine amara*; 2) только на средних этапах зарастания – *Calamagrostis arundinacea*, *Dryopteris carthusiana, D. expansa*, *Galium odoratum*, *Mycelis muralis*, *Poa nemoralis*, *Urtica dioica* и *Veronica chamaedrys*; 3) только на последних этапах зарастания – *Dentaria bulbifera, Dryopteris filix-mas* и *Rubus hirtus*; 4) на всех этапах зарастания – *Dentaria glandulosa* и *Rubus idaeus*.

2. Стенки вывальных ям. На стенках вывальных ям на первом этапе зарастания окна встречаются только два вида: *Oxalis asetosella* и *Dentaria glandulosa*, последняя встречается чаще (см. табл. 9). На втором этапе зарастания окна численность травянистых видов здесь увеличивается; среди них, кроме кислицы и зубянки железистой, наиболее часто встречаются *Rubus idaeus* и *Athyrium filix-femina*. На третьем этапе число произрастающих в вывальных западинах видов остается прежним. Здесь и на последнем этапе наиболее часто встречаются все те же виды, но на последнем этапе зарастания окна численность видов несколько снижается.

В вывальных западинах также обнаружены виды, которые встречаются на протяжении всего времени зарастания окна (см. табл. 9) – *Oxalis asetosella* и *Dentaria glandulosa*; виды, встречающиеся только на средних этапах зарастания вывальной западины – *Cardamine amara*, *Dryopteris expansa*, *Geranium robertianum*, *Stellaria nemorum*, *Fragaria vesca, Ranunculus repens*, *Urtica dioica*, *Stachys sylvatica* и *Viola reichenbachiana*; виды, встречающиеся на последних этапах зарастания – *Impatiens noli-tangere*.

3. *Стволы вывальных деревьев.* На стволах погибших деревьев травы и виды рода *Rubus* поселяются достаточно редко и видовое разнообразие их невелико (см. табл. 9, 10). На первом этапе зарастания окна здесь обнаружены виды, которые одинаково редко встречаются – *Rubus idaeus*, *Petasites albus*, *Dryopteris carthusiana* и *Luzula luzuloides*. На втором этапе чаще других встречается *Oxalis acetosella*, на третьем (кроме кислицы) чаще других видов встречается *Athyrium filix-femina*.

4. *Ненарушенная вывалом поверхность*. Вне вывалов на ненарушенной поверхности чаще других видов встречаются *Rubus idaeus*, *Galeobdolon luteum*, *Oxalis acetosella*, *Athyrium filix-femina* и *Dentaria glandulosa*. Последний вид встречается на всех этапах зарастания вывальных бугров. *Oxalis acetosella* и *Dentaria glandulosa* отмечены на всех этапах зарастания вывальных ям. *Athyrium filix-femina* и *Rubus idaeus* также встречаются на последних этапах зарастания вывальных ям и бугров.

Анализ коэффициентов сходства (по Жаккару) между элементами ветровально-почвенных комплексов разного возраста и ненарушенной вывалами поверхностью показал, что в темнохвойно-буковых лесах наблюдаются те же закономерности, что и в монодоминантных буковых лесах: 1) с возрастом ветровально-почвенного комплекса нивелируются различия видового состава травяного покрова между вывальными бугром и ямой и ненарушенной поверхностью (табл. 11); 2) начальные этапы зарастания бугров и западин наиболее сильно отличаются от первичных этапов зарастания других микроместообитаний; 3) на разлагающихся стволах травяной покров имеет наименьшее сходство с другими микроместообитаниями.

На разных элементах ВПК в темнохвойно-буковом лесу обнаружено 30 видов мохообразных. В западинах и на ненарушенной вывалом поверхности они не найдены (см. табл. 9). Выявлено девять видов мохообразных, приуроченных только к вывальным буграм, 20 видов отмечены только на стволах вывальных деревьев и вывальных буграх, и один вид (*Sanionia uncinata*) – только на валежнике.

Число видов мохообразных по мере зарастания ВПК уменьшается (см. табл. 10). Заселение мхами вывальных бугров и стволов вывальных деревьев происходит по-разному. На всех этапах существования ВПК на вывальных буграх обнаружено три вида: *Atrichum undulatum, Dicranella heteromalla* и *Plagiothecium cavifolium*, первый из этих видов встречается наиболее часто. Некоторые виды мохообразных встречаются только на первых этапах зарастания бугра, среди них *Dicranodontium denudatum* и *Tetraphis pellucida* встречаются наиболее часто. Только на средних этапах зарастания встречается три вида: *Plagiochila porelloides, Pogonatum aloides* и *Isothecium alopecuroides*, последний вид встречается только на вывальных буграх. Только на последних этапах зарастания ВПК и только на вывальных буграх встречается *Plagiomnium cuspidatum*.

На стволах вывальных деревьев число видов мохообразных сначала немного увеличивается, затем по мере разложения ствола – уменьшается (см. табл. 9, 10). На первом этапе зарастания ВПК чаще других видов на вывальных стволах встречается *Dicranodontium denudatum*. Только на этом этапе зарастания ВПК здесь обнаружены *Polytrihastrum alpinum, Plagiochila porelloides* и *Eurhynchium angustirete*. Только на третьем этапе зарастания ВПК встречается

Brachithecium rutabulum. На всех этапах зарастания ВПК на вывальных стволах обнаружено пять видов мохообразных, три из них (*Atrichim undulatum, Dicranella heteromalla* и *Plagiothecium cavifolium*) также встречаются на всех этапах зарастания вывального бугра.

Таблица 11

Показатели флористического сходства (коэффициент Жаккара) между элементами ветровально-почвенного комплекса разного класса возраста и ненарушенной вывалами поверхностью в темнохвойно-буковых лесах

Table 11

Indicators of floral similarity (Jaccard index) between the elements of the windfall microsites complex of different age and the surface undisturbed by windfalls in dark-coniferous-beech forests

Элемент ВПК	Класс возраста ВПК	N	Западина			Комель				Ствол			Вне вывалов
			2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	
			2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Западина	1	1	0,27	0,23	0,31	0,63	0,18	0,33	0,23	0,40	0,42	0,63	0,19
	2	2		0,54	0,48	0,26	0,45	0,54	0,43	0,25	0,43	0,32	0,47
	3	3			0,71	0,27	0,42	0,56	0,62	0,21	0,45	0,33	0,59
	4	4				0,29	0,33	0,65	0,64	0,28	0,53	0,47	0,48
Комель	1	5					0,21	0,32	0,27	0,50	0,38	0,56	0,23
	2	6						0,46	0,46	0,24	0,26	0,21	0,35
	3	7							0,56	0,30	0,53	0,39	0,43
	4	8								0,21	0,39	0,33	0,53
Ствол	1	9									0,27	0,36	0,14
	2	10										0,64	0,33
	3	11											0,28

Таким образом, в темнохвойно-буковом лесу на разных элементах ВПК и на ненарушенной вывалом поверхности наиболее часто встречаются такие виды, как *Oxalis acetosella*, *Athyrium filix-femina*, *Rubus idaeus* и *Dentaria glandulosa*. Общей тенденцией для этих и для многих других травянистых видов является увеличение их встречаемости с увеличением возраста вывала. Как и в разновозрастных буковых лесах, в темнохвойно-буковом лесу на первых этапах зарастания ВПК число видов трав сначала увеличивается, на последних этапах – уменьшается и видовой состав травянистых видов приближается к таковому на ненарушенной вывалом поверхности. Число видов мохообразных, в отличие от числа видов трав, на первых этапах зарастания окна велико и уменьшается по мере зарастания окна.

Таким образом, анализ особенностей размещения видов разных синузий по элементам ветровально-почвенных комплексов позволил сделать следующие выводы:

1) размещение древесных видов и травяного покрова в окнах ветровалов монодоминантных буковых и темнохвойно-буковых лесов связано с динамикой ветровально-почвенных комплексов;

2) видовое разнообразие травяного покрова и мохообразных увеличивается в окнах ветровалов и в конечном итоге оно поддерживается за счет постоянно происходящего процесса образования ВПК;

3) распределение трав и подроста деревьев по элементам ВПК, где создаются разные экологические условия, зависит от экологических свойств этих видов и возраста вывала.

Заключение

Изучение мозаично-ярусной структуры разновозрастных монодоминантных и темнохвойно-буковых лесов позволило выявить и количественно охарактеризовать внутрипарцеллярную мозаику, связанную с появлением и развитием внутри окон ветровально-почвенных комплексов. Эти элементы мозаики разновозрастных лесов представляют собой регенерационные ниши для многих видов деревьев, кустарников и трав, которые определяют возможность поддержания высокого уровня видового разнообразия.

На разных элементах ветровально-почвенных комплексов создаются благоприятные условия для возобновления многих древесных, ку-

старниковых и травянистых видов, поддерживается видовое разнообразие сообщества в целом.

Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность профессору О. В. Смирновой, В. Н. Короткову за помощь в подготовке статьи, а также Р. В. Попадюку, В. И. Парпану, И. А. Воропаевой, Н. И. Лысых и всем участникам экспедиций за помощь в сборе полевых материалов. Автор выражает признательность Е. А. Игнатовой за определение мохообразных, а также В. А. Онищенко и О. В. Морозовой за помощь в определении синтаксономического статуса исследованных сообществ.

Библиографический список

1. Smirnova, O. V. Potential ecosystem cover – a new approach to conservation biology / O. V. Smirnova, N. A. Toropova // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – Vol. 1 (1). – DOI: 10.21685/2500-0578-2016-1-1.
2. Коротков, В. Н. Основные концепции и методы восстановления природных лесов Восточной Европы / В. Н. Коротков // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2017. – Vol. 2 (1). – DOI: 10.21685/2500-0578-2017-1-1.
3. Скворцова, Е. Б. Экологическая роль ветровалов / Е. Б. Скворцова, Н. Г. Уланова, В. Ф. Басевич. – М. : Лесн. пром-сть, 1983. – 192 с.
4. Runkle, J. R. Disturbance regimes in temperate forests / J. R. Runkle // The Ecology of natural disturbance and patch dynamics. – Orlando : Acad. Press, 1985. – P. 17–33.
5. Runkle, J. R. Gap formation in some old-growth forests of the eastern United States / J. R. Runkle // Ecology. – 1981. – V. 62. – P. 1041–1051.
6. Runkle, J. R. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of Eastern North America / J. R. Runkle // Ecology. – 1982. – V. 63 (5). – P. 1533–1546.
7. Восточноевропейские широколиственные леса / под ред. О. В. Смирновой. – М. : Наука, 1994. – 364 с.
8. Falinski, J. B. Uprooted trees, their distribution and influence on primeval forest biotope / J. B. Falinski // Vegetatio. – 1978. – V. 38 (3). – P. 175–183.
9. Nakashizuka, T. Role of uprooting in composition and dynamics of an old-growth forest in Japan / T. Nakashizuka // J. Ecol. – 1989. – V. 70 (5). – P. 1273–1278.
10. Smirnova, O. V. Tree ontogeny and its reflection in the structure and dynamics of plant and soil covers / O. V. Smirnova, M. V. Bobrovskii // Russian Journal of Ecology. – 2001. – Vol. 32 (3). – P. 159–163.
11. Current state of coniferous-broad-leaved forest in Russia and Ukraine: historical development, biodiversity, dynamics / O. V. Smirnova, R. V. Popadyuk, O. I. Evstigneev, T. Yu. Minaeva, E. S. Shaposhnikov, A. S. Morozov, T. O. Yanitskaya, T. V. Kuznetsova, S. I. Ripa, T. Yu. Samokhina, A. M. Romanovskii, A. S. Komarov. – Pushchino : PRC RAS, 1995. – 76 p.
12. Watt, A. S. Pattern and process in the plant community / A. S. Watt // Journ. Ecol. – 1947. – V. 35. – P. 1–22.
13. Whitmore, T. C. On pattern and process in forests / T. C. Whitmore // Plant community as a working mechanism. – Oxford e.a. : Blackwell Sci. Publ., 1982. – P. 273–292.
14. The mosaic-cycle concept of ecosystem / Ed. by H. Remmert // Ecol. Stud. – V. 85. – Heidelberg : Springer Verlag., 1991. – 168 p.
15. Brokaw, N. V. L. Treefalls, regrowth and community structure in tropical forest / N. V. L. Brokaw // The ecology of natural disturbance and patch dynamics. – Orlando : Acad. Press., 1985. – P. 53–69.
16. Wissel, Ch. A model for the mosaic-cycle concept / Ch. Wissel // Ecol. Stud. – 1991. – V. 85. – P. 22–45.
17. Карпатский заповедник / А. Е. Луговой, Д. С. Саик, Д. Д. Сухарюк, С. М. Стойко, К. А. Татаринов // Заповедники Украины и Молдавии. – М. : Мысль, 1987. – С. 52–73.
18. Природные национальные парки Украины / П. Т. Ященко, Е. М. Гребенюк, Л. А. Тасенкевич, Н. П. Жижин, Е. И. Прядко. – Львов : Изд-во при ЛГУ ; Вища школа, 1988. – 120 с.
19. Милкина, Л. И. Об экологии и распространении пихтовых лесов в Украинских Карпатах в связи с задачей их картирования и восстановления / Л. И. Милкина // Бот. журн. – 1983. – Т. 68 (4). – С. 503–513.
20. Руднева, Е. Н. Почвенный покров Закарпатской области / Е. Н. Руднева. – М. : Изд-во АН СССР, 1960. – 230 с.
21. Ющенко, О. К. Заповідники УССР / О. К. Ющенко. – Киев : Рад. шк., 1985. – 176 с.
22. Тасенкевич, Л. А. Геоботаническая характеристика растительности Угольского тиссово-букового заповедника в Закарпатье / Л. А. Тасенкевич // Актуальные вопросы современной ботаники. – Киев, 1976. – С. 146–157.
23. Стойко, С. М. Флора і рослинність Карпатського заповідника / С. М. Стойко, Л. О. Тасенкевич, Л. І. Мілкіна. – Київ, 1982. – 219 с.
24. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: методические разработки для студентов биологических специальностей / А. А. Чистякова, Л. Б. Заугольнова, И. В. Полтинкина, И. С. Кутьина, Н. Н. Лащинский ; под ред. О. В. Смирновой. – М. : Прометей, 1989. – Ч. 1. – 102 с.
25. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР) / О. В. Смирнова, А. А. Чистякова, Р. В. Попадюк, О. И. Евстигнеев, В. Н. Коротков, М. В. Митрофанова, Е. В. Пономаренко. – Пущино, 1990. – 92 с.

26. Ontogeny of a tree / O. V. Smirnova, A. A. Chistyakova, L. B. Zaugolnova, O. I. Evstigneev, R. V. Popadiouk, A. M. Romanovsky // Bot. Journ. – 1999. – Vol. 84 (12). – P. 8–20.
27. Evstigneev, O. I. Ontogenetic stages of trees: an overview / O. I. Evstigneev, V. N. Korotkov // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – Vol. 1 (2). – DOI: 10.21685/2500-0578-2016-2-1.
28. Миркин, Б. М. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии / Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг, Л. Г. Наумова. – М. : Наука, 1989. – 223 с.
29. Миркин, Б. М. Современное состояние основных концепций науки о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова. – Уфа : Гилем, 2012. – 488 с.
30. Черепанов, С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) / С. К. Черепанов. – СПб. : Мир и семья, 1995. – 992 с.
31. Игнатов, М. С. Список мхов территории бывшего СССР / М. С. Игнатов, О. М. Афонина // Arctoa. – 1992. – Т. 1 (1). – С. 1–85.
32. Мамаев, Б. М. Беспозвоночные как индикаторы стадий естественного разрушения древесины / Б. М. Мамаев // Вопросы экологической физиологии беспозвоночных. – М., 1974. – С. 198–212.
33. Степанова, Н. Т. Основы экологии дереворазрушающих грибов / Н. Т. Степанова, В. А. Мухин. – М. : Наука, 1979. – 100 с.
34. Стороженко, В. Г. Датировка разложения валежника ели / В. Г. Стороженко // Экология. – 1990. – № 6. – С. 66–69.
35. Особенности гумификации валежа и динамика напочвенного покрова в пихтово-ельниках липовых Нижегородского Заволжья / А. И. Широков, В. А. Спирин, А. А. Шестакова, М. Е. Походяева // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. Биология. – 2001. – № 1. – С. 18–24.
36. Ellenberg, H. Zeigerwerte der Gefasspflansen Mitteleuropas. 2 Aufl. / H. Ellenberg // Scripta geobotanica. – 1979. – V. 9. – S. 1–106.
37. О компьютерной реализации наиболее трудоемких методов обработки геоботанических описаний / А. С. Комаров, Л. Г. Ханина, Е. В. Зубкова, В. С. Губанов, В. Г. Фомин // Биологические науки. – 1991. – № 8. – С. 45–51.
38. Полушина, Н. А. Влияние антропогенных факторов на население млекопитающих Прикарпатья и Украинских Карпат в конце XVIII – первой половине XIX вв. / Н. А. Полушина // Изменения в населении и среде обитания животных СССР в XVI – XIX вв. Европейская часть СССР. – М. : Изд-во МОИП, 1972. – С. 74–79.
39. Генсирук, С. А. Комплексное лесное хозяйство в горных условиях / С. А. Генсирук. – М. : Лесн. пром-ть, 1971. – 248 с.
40. Фаас, В. В. Леса и лесная торговля Австро-Венгрии. Отчет по заграничной командировке / В. В. Фаас, Ю. Н. Рогер. – Петроград, 1915. – 299 с.
41. Генсірук, С. А. Ліси Українських Карпат та їх використання / С. А. Генсірук. – Киев : Урожай, 1964. – 290 с.
42. Генсірук, С. А. Лісові ресурси України, їх охорона і використання / С. А. Генсірук, В. С. Бондар. – Киев : Наукова думка, 1973. – 526 с.
43. Молотков, П. И. Системы рубок леса в Карпатах / П. И. Молотков // Лесное хозяйство. – 1963. – № 12. – С. 20–23.
44. Маркив, П. Д. Возрастная структура древостоев елово-буково-пихтовых лесов Украинских Карпат / П. Д. Маркив, А. И. Питикин // Лесоведение. – 1986. – № 6. – С. 39–45.
45. Маркив, П. Д. Восстановительно-возрастная динамика елово-буково-пихтовых лесов Украинских Карпат / П. Д. Маркив, А. И. Питикин // Лесоведение. – 1985. – № 6. – С. 44–49.
46. Маркив, П. Д. Продуктивность горных пихтовых лесов Карпат / П. Д. Маркив, А. И. Питикин // Лесное хозяйство. – 1990. – № 12. – С. 16–18.
47. Тереля, И. П. Современная структура пихтовых лесов Карпат / И. П. Тереля // География и природные ресурсы. – 1989. – № 4. – С. 140–142.
48. Швиденко, А. И. Пихтовые леса Украины / А. И. Швиденко. – Львов : Вища школа, 1980. – 192 с.
49. Швиденко, А. И. Структура пихтовых лесов и их распределение в Закарпатье / А. И. Швиденко, И. П. Тереля, Р. Г. Зарубенко // География и природные ресурсы. – 1983. – № 3. – С. 147–150.
50. Пихта / Г. В. Крылов, И. И. Марадудин, Н. И. Михеев, Н. Ф. Козакова – М. : Агропромиздат, 1986. – 238 с.
51. Руденко, Л. П. Буковые леса Карпат в системе лесопользования / Л. П. Руденко // Лесная промышленность. – 1989. – № 2. – С. 28–29.
52. Голубец, М. А. Геоботаническое районирование Украинских Карпат / М. А. Голубец, К. А. Малиновский, С. М. Стойко // Материалы совещания по методике картирования почв и типов Карпатских лесов. – Киев, 1965. – С. 75–94.
53. Голубец, М. А. Ельники Украинских Карпат / М. А. Голубец. – Киев, 1978. – 264 с.
54. Onyshchenko, V. A revised classification of Ukrainian forests of the order Fagetalia sylvaticae / V. Onyshchenko // Tuexenia – 2010. – V. 30. – P. 31–45.
55. Onyshschenko, V. A. Forests of order *Fagetalia sylvaticae* in Ukraine / V. A. Onyshschenko. – Kyiv : Alterpress, 2009. – 212 p.
56. Classification of European beech forests: a Gordian Knot? / W. Willner, B. Jiménez-Alfaro, E. Agrillo, I. Biurrun, J. A. Campos, A. Čarni, L. Casella, J. Csiky, R. Ćušterevska, Y. P. Didukh, J. Ewald, U. Jandt, F. Jansen, Z. Kącki, A. Kavgacı, J. Lenoir, A. Marinšek, V Onyshchenko, J. S Rodwell, J. H. J. Schaminée, J. Šibík, Ž. Škvorc,

J.-C. Svenning, I. Tsiripidis, P. D. Turtureanu, R. Tzonev, K. Vassilev, R. Venanzoni, T. Wohlgemuth, M. Chytrý // Applied Vegetation Science. – 2017. – P. 1–19. – DOI: 10.1111/avsc.12299.
57. Nakashizuka, T. Regeneration dynamics of beach forests in Japan / T. Nakashizuka // Vegetatio. – 1987. – V. 65. – P. 169–175.
58. Nakashizuka, T. Gap formation pattern and species diversity of beech forest in Japan / T. Nakashizuka // 3. Iufro-Buchensumposium, zusammengestellt von, vysoka skola lesnicka a drevarska. – Zvolen, 1991. – P. 169–181.
59. Каплуновский, П. С. Некоторые особенности возрастной структуры, строения древостоев и естественного возобновления буковых лесов Закарпатья / П. С. Каплуновский // Научн. труды Укр. НИИ лесн. хоз-ва и агромелиорации. Вып. 19. – Харьков, 1959. – С. 31–50.
60. Молотков, П. И. Буковые леса и хозяйство в них / П. И. Молотков. – М. : Лесная промышленность, 1966. – 224 с.
61. Смаглюк, К. К. Девственные леса Украинских Карпат / К. К. Смаглюк // Лесоведение. – 1969. – № 6. – С. 3–13.
62. Peters, R. *Fagus engleriana* forest in Huangshan nature reserve, China / R. Peters // 3. Iufro-Buchensumposium, zusammengestellt von, vysoka skola lesnicka a drevarska. – Zvolen, 1991. – P. 157–168.
63. Дылис, М. В. Основы биогеоценологии / М. В. Дылис. – М. : Изд-во МГУ, 1978. – 172 с.

References

1. Smirnova O. V., Toropova N. A. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016, vol. 1 (1). DOI: 10.21685/2500-0578-2016-1-1.
2. Korotkov V. N. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2017, vol. 2 (1). DOI: 10.21685/2500-0578-2017-1-1.
3. Skvortsova E. B., Ulanova N. G., Basevich V. F. *Ekologicheskaya rol' vetrovalov* [Ecological role of windfalls]. Moscow: Lesn. prom-st', 1983, 192 p.
4. Runkle J. R. *The Ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Orlando: Acad. Press, 1985, pp. 17–33.
5. Runkle J. R. *Ecology*. 1981, vol. 62, pp. 1041–1051.
6. Runkle J. R. *Ecology*. 1982, vol. 63 (5), pp. 1533–1546.
7. *Vostochnoevropeyskie shirokolistvennye lesa* [Eastern European deciduous forests]. Ed. by O. V. Smirnova. Moscow: Nauka, 1994, 364 p.
8. Falinski J. B. *Vegetatio*. 1978, vol. 38 (3), pp. 175–183.
9. Nakashizuka T. *J. Ecol.* 1989, vol. 70 (5), pp. 1273–1278.
10. Smirnova O. V., Bobrovskii M. V. *Russian Journal of Ecology*. 2001, vol. 32 (3), pp. 159–163.
11. Smirnova O. V., Popadyuk R. V., Evstigneev O. I., Minaeva T. Yu., Shaposhnikov E. S., Morozov A. S., Yanitskaya T. O., Kuznetsova T. V., Ripa S. I., Samokhina T. Yu., Romanovskii A. M., Komarov A. S. *Current state of coniferous-broad-leaved forest in Russia and Ukraine: historical development, biodiversity, dynamics*. Pushchino: PRC RAS, 1995, 76 p.
12. Watt A. S. *Journ. Ecol*. 1947, vol. 35, pp. 1–22.
13. Whitmore T. C. *Plant community as a working mechanism*. Oxford e.a.: Blackwell Sci. Publ., 1982, pp. 273–292.
14. *Ecol. Stud.* V. 85. Heidelberg: Springer Verlag., 1991, 168 p.
15. Brokaw N. V. L. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Orlando: Acad. Press., 1985, pp. 53–69.
16. Wissel Ch. *Ecol. Stud*. 1991, vol. 85, pp. 22–45.
17. Lugovoy A. E., Saik D. S., Sukharyuk D. D., Stoyko S. M., Tatarinov K. A. *Zapovedniki Ukrainy i Moldavii* [Reserves of Ukraine and Moldova]. Moscow: Mysl', 1987, pp. 52–73.
18. Yashchenko P. T., Grebenyuk E. M., Tasenkevich L. A., Zhizhin N. P., Pryadko E. I. *Prirodnye natsional'nye parki Ukrainy* [Natural national parks of Ukraine]. Lvov: Izd-vo pri LGU; Vishcha shkola, 1988, 120 p.
19. Milkina L. I. *Bot. zhurn*. [Botanic journal]. 1983, vol. 68 (4), pp. 503–513.
20. Rudneva E. N. *Pochvennyy pokrov Zakarpatskoy oblasti* [Soil cover of Zakarpattya region]. Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1960, 230 p.
21. Yushchenko O. K. *Zapovidniki USSR* [Reserves in the USSR]. Kiev: Rad. shk., 1985, 176 p.
22. Tasenkevich L. A. *Aktual'nye voprosy sovremennoy botaniki* [Topical issues of modern botany]. Kiev, 1976, pp. 146–157.
23. Stoyko S. M., Tasenkevich L. O., Milkina L. I. *Flora i roslinnist' Karpats'kogo zapovidnika* [Flora and vegetation of the Carpathian reserve]. Kiiv, 1982, 219 p.
24. Chistyakova A. A., Zaugol'nova L. B., Poltinkina I. V., Kut'ina I. S., Lashchinskiy N. N. *Diagnozy i klyuchi vozrastnykh sostoyaniy lesnykh rasteniy. Derev'ya i kustarniki: metodicheskie razrabotki dlya studentov biologicheskikh spetsial'nostey* [Diagnoses and keys of age conditions of forest plants. Trees and shrubs: guidelines for students of biological specialties]. Moscow: Prometey, 1989, part. 1, 102 p.
25. Smirnova O. V., Chistyakova A. A., Popadyuk R. V., Evstigneev O. I., Korotkov V. N., Mitrofanova M. V., Ponomarenko E. V. *Populyatsionnaya organizatsiya rastitel'nogo pokrova lesnykh territoriy (na primere shirokolistvennykh lesov evropeyskoy chasti SSSR)* [Population organization of vegetation cover of forest territories (by the example of deciduous forests of the European part of the USSR)]. Pushchino, 1990, 92 p.

26. Smirnova O. V., Chistyakova A. A., Zaugolnova L. B., Evstigneev O. I., Popadiouk R. V., Romanovsky A. M. *Bot. Journ.* 1999, vol. 84 (12), pp. 8–20.
27. Evstigneev O. I., Korotkov V. N. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016, vol. 1 (2). DOI: 10.21685/2500-0578-2016-2-1.
28. Mirkin B. M., Rozenberg G. S., Naumova L. G. *Slovar' ponyatiy i terminov sovremennoy fitotsenologii* [Dictionary of concepts and terms of modern phytocenology]. Moscow: Nauka, 1989, 223 p.
29. Mirkin B. M., Naumova L. G. *Sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsiy nauki o rastitel'nosti* [Current state of the basic concepts in science of vegetation]. Ufa: Gilem, 2012, 488 p.
30. Cherepanov S. K. *Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR)* [Vascular plants of Russia and neighboring countries (within the former USSR)]. Saint-Petersburg: Mir i sem'ya, 1995, 992 p.
31. Ignatov M. S., Afonina O. M. *Arctoa*. 1992, vol. 1 (1), pp. 1–85.
32. Mamaev B. M. *Voprosy ekologicheskoy fiziologii bespozvonochnykh* [Issues of ecological physiology of invertebrates]. Moscow, 1974, pp. 198–212.
33. Stepanova N. T., Mukhin V. A. *Osnovy ekologii derevorazrushayushchikh gribov* [Fundamentals in ecology of wood-destroying fungi]. Moscow: Nauka, 1979, 100 p.
34. Storozhenko V. G. *Ekologiya* [Ecology]. 1990, no. 6, pp. 66–69.
35. Shirokov A. I., Spirin V. A., Shestakova A. A., Pokhodyaeva M. E. *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N. I. Lobachevskogo. Biologiya* [Bulletin of Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod. Biology]. 2001, no. 1, pp. 18–24.
36. Ellenberg H. *Scripta geobotanica* [Scripta geobotanica]. 1979, vol. 9, pp. 1–106.
37. Komarov A. S., Khanina L. G., Zubkova E. V., Gubanov V. S., Fomin V. G. *Biologicheskie nauki* [Biological sciences]. 1991, no. 8, pp. 45–51.
38. Polushina N. A. *Izmeneniya v naselenii i srede obitaniya zhivotnykh SSSR v XVI – XIX vv. Evropeyskaya chast' SSSR* [Changes in the population and habitat of animals in the USSR in the XVI - XIX centuries. European part of the USSR]. Moscow: Izd-vo MOIP, 1972, pp. 74–79.
39. Gensiruk S. A. *Kompleksnoe lesnoe khozyaystvo v gornykh usloviyakh* [Integrated forestry in mountainous conditions]. Moscow: Lesn. prom-t', 1971, 248 p.
40. Faas V. V., Roger Yu. N. *Lesa i lesnaya torgovlya Avstro-Vengrii. Otchet po zagranichnoy komandirovke* [Forests and timber trade of Austria-Hungary. Report on foreign trip]. Petrograd, 1915, 299 p.
41. Gensiruk S. A. *Lisi Ukrains'kikh Karpat ta ikh vikoristannya* [Forests of the Ukrainian Carpathians and their use]. Kiev: Urozhay, 1964, 290 p.
42. Gensiruk S. A., Bondar V. S. *Lisovi resursi Ukraini, ikh okhorona i vikoristannya* [Forest resources of Ukraine, protection and use]. Kiev: Naukova dumka, 1973, 526 p.
43. Molotkov P. I. *Lesnoe khozyaystvo* [Forestry]. 1963, no. 12, pp. 20–23.
44. Markiv P. D., Pitikin A. I. *Lesovedenie* [Forest studies]. 1986, no. 6, pp. 39–45.
45. Markiv P. D., Pitikin A. I. *Lesovedenie* [Forest studies]. 1985, no. 6, pp. 44–49.
46. Markiv P. D., Pitikin A. I. *Lesnoe khozyaystvo* [Forestry]. 1990, no. 12, pp. 16–18.
47. Terelya I. P. *Geografiya i prirodnye resursy* [Geography and natural resources]. 1989, no. 4, pp. 140–142.
48. Shvidenko A. I. *Pikhtovye lesa Ukrainy* [Fir forests of Ukraine]. Lvov: Vishcha shkola, 1980, 192 p.
49. Shvidenko A. I., Terelya I. P., Zarubenko R. G. *Geografiya i prirodnye resursy* [Geography and natural resources]. 1983, no. 3, pp. 147–150.
50. Krylov G. V., Maradudin I. I., Mikheev N. I., Kozakova N. F. *Pikhta* [Fir tree]. Moscow: Agropromizdat, 1986, 238 p.
51. Rudenko L. P. *Lesnaya promyshlennost'* [Forest industry]. 1989, no. 2, pp. 28–29.
52. Golubets M. A., Malinovskiy K. A., Stoyko S. M. *Materialy soveshchaniya po metodike kartirovaniya pochv i tipov Karpatskikh lesov* [Materials of the meeting on the method of mapping soils and types of the Carpathian forests]. Kiev, 1965, pp. 75–94.
53. Golubets M. A. *El'niki Ukrainskikh Karpat* [Spruce forests in the Ukrainian Carpathians]. Kiev, 1978, 264 p.
54. Onyshchenko V. *Tuexenia*. 2010, vol. 30, pp. 31–45.
55. Onyshschenko V. A. *Forests of order Fagetalia sylvaticae in Ukraine* [Forests of order Fagetalia sylvaticae in Ukraine]. Kyiv: Alterpress, 2009, 212 p.
56. Willner W., Jiménez-Alfaro B., Agrillo E., Biurrun I., Campos J. A., Čarni A., Casella L., Csiky J., Ćušterevska R., Didukh Y. P., Ewald J., Jandt U., Jansen F., Kącki Z., Kavgacı A., Lenoir J., Marinšek A., Onyshchenko V., Rodwell J. S., Schaminée J. H. J., Šibík J., Škvorc Ž., Svenning J.-C., Tsiripidis I., Turtureanu P. D., Tzonev R., Vassilev K., Venanzoni R., Wohlgemuth T., Chytrý M. *Applied Vegetation Science*. 2017, pp. 1–19. DOI: 10.1111/avsc.12299.
57. Nakashizuka T. *Vegetatio*. 1987, vol. 65, pp. 169–175.
58. Nakashizuka T. *3. Iufro-Buchensumposium, zusammengestellt von, vysoka skola lesnicka a drevarska* [Conference, High School of Forestry and Woodworking]. Zvolen, 1991, pp. 169–181.
59. Kaplunovskiy P. S. *Nauchn. trudy Ukr. NII lesn. khoz-va i agromelioratsii. Vyp. 19* [Scientific works of the Ukrainian Research Institute of Forestry and Agro-Melioration]. Khar'kov, 1959, pp. 31–50.
60. Molotkov P. I. *Bukovye lesa i khozyaystvo v nikh* [Beech forests and forestry]. Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1966, 224 p.

61. Smaglyuk K. K. *Lesovedenie* [Forest studies]. 1969, no. 6, pp. 3–13.
62. Peters R. *3. Iufro-Buchensumposium, zusammengestellt von, vysoka skola lesnicka a drevarska* [Conference, High School of Forestry and Woodworking]. Zvolen, 1991, pp. 157–168.
63. Dylis M. V. *Osnovy biogeotsenologii* [Fundamentals of biogeocenology]. Moscow: Izd-vo MGU, 1978, 172 p.