УДК 574.472+58.02

DOI 10.21685/2500-0578-2021-1-3

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ ДВУХ ТИПОВ СООБЩЕСТВ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ НА СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

Ю. А. Семенищенков¹, Е. М. Волкова²

¹Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского, Россия, 241050, г. Брянск, ул. Бежицкая, 14
yuricek@yandex.ru

²Тульский государственный университет, Россия, 300012, г. Тула, пр. Ленина, 92
convallaria@mail.ru

Аннотация. Актуальность и цели. Целью настоящего исследования является демонстрация флористических и экологических различий двух типов лесной растительности лесостепной части Среднерусской возвышенности на примере лесов музея-заповедника «Куликово поле». Экологическое и флористическое разграничение контрастных типов лесных сообществ (мезофитных и ксеромезофитных) необходимо при проведении ботанико-географического районирования, а также при актуализации обобщающих классификационных систем Восточной Европы. **Материалы и методы.** Исследования выполнены на примере лесов, расположенных на территории государственного музея-заповедника «Куликово поле» (Тульская область, Россия). Для демонстрации эколого-флористических различий двух изучаемых типов лесов проанализированы показатели видового богатства. Проведено сравнение гетерогенности флористического состава методом спектров. Разнообразие экологических режимов местообитаний выявлено с использованием шкал Х. Элленберга. Факторы дифференциации синтаксонов определены методом непрямой DCA-ординации. Возможное влияние ведущих экологических факторов на видовое богатство сообществ проанализировано методом регрессионного анализа. **Результаты.** В мезофитных условиях формируются сообщества асс. *Fraxino-Quercetum*, которые приурочены к выровненным участкам водоразделов и характерны для умеренно влажных и обеспеченных азотом нейтральных почв. В ксеромезофитных условиях, в долинах рек и на балках, на карбонатных субстратах, часто – с близким залеганием или обнажением известняков развиваются сообщества асс. *Lathyro-Quercetum*. Экологическая специфика биотопов установленных ассоциаций является причиной их отличий в видовом составе. Основными факторами дифференциации сообществ асс. *Lathyro-Quercetum* являются освещенность и температура, а для асс. *Fraxino-Quercetum* – влажность и богатство почв минеральным азотом. Видовое богатство сообществ возрастает с ростом освещенности под пологом леса, значениями температурного числа и реакции почвы; уменьшается с увеличением влажности почвы и ее богатства минеральным азотом. Наиболее явная значимая на статистическом уровне зависимость выявлена между видовым богатством и почвенным богатством минеральным азотом. **Выводы.** В Среднерусской лесостепи существуют два хорошо дифференцированных по эколого-флористическим характеристикам типа лесных сообществ, которые можно условно отнести к группам мезофитных и ксеромезофитных лесов. Охарактеризованные выше различия во флористическом составе, спектрах экобиоморф, геоэлементов и полизональных групп, фитосоциологических спектрах, а также DCA-ординация позволяют трактовать установленные единицы классификации как разные ассоциации с набором единиц более низкого ранга.

Ключевые слова: лесная растительность, экологические факторы, лесостепная зона, Среднерусская возвышенность

Финансирование. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 19-44-710001 и договора с Правительством Тульской области (№ ДС/201).

Для цитирования: Семенищенков Ю. А., Волкова Е. М. Экологические и флористические различия двух типов сообществ широколиственных лесов на Среднерусской возвышенности // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2021. Vol. 6 (1). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2021-1-3>

ECOLOGICAL AND FLORISTIC DIFFERENCES OF TWO TYPES OF BROAD-LEAVED FOREST COMMUNITIES ON THE MIDDLE-RUSSIAN UPLAND

Yu. A. Semenishchenkov¹, E. M. Volkova²

¹Bryansk State University named after Academician I. G. Petrovsky, 14 Bezhitskaya street, Bryansk, 241050, Russia
yuricek@yandex.ru

²Tula State University, 92 Lenina avenue, Tula, 300012, Russia
convallaria@mail.ru

Abstract. Background. The purpose of this article is to demonstrate the floristic and ecological differences between the two types of forest vegetation in the forest-steppe part of the Central Russian Upland. Ecological and floristic differentiation of the types of forest communities (mesophytic and xeromesophytic) is necessary when carrying out botanical-geographical zoning, as well as when updating the general classification systems of Eastern Europe. **Materials and methods.** The research was carried out on the example of forests located on the territory of the State Museum-Reserve "Kulikovo Pole" (Tula Region, Russia). To demonstrate the ecological and floristic differences between the two studied types of forests, indicators of species richness were analyzed. The comparison of the heterogeneity of the floristic composition by the spectral method is carried out. The diversity of ecological regimes of habitats was revealed using H. Ellenberg's scales. The differentiation factors of syntaxa were determined by the method of DCA. The possible influence of the leading ecological factors on the species richness of communities was analyzed by the method of regression analysis. **Results.** Under mesophytic conditions, communities of the ass. *Fraxino-Quercetum*, which are confined to leveled areas of watersheds and are characteristic of moderately moist and nitrogen-supplied neutral soils. In xeromesophytic conditions, in river valleys and on gullies, on carbonate substrates, often with close bedding or outcropping of limestones, communities of ass. *Lathyro-Quercetum* are formed. The ecological specificity of the biotopes of the established associations is the reason for their differences in species composition. The main factors of differentiation of communities of the ass. *Lathyro-Quercetum* are light and temperature, and for the ass. *Fraxino-Quercetum* – soil moisture and mineral nitrogen richness. The species richness of communities increases with an increase in light under the forest canopy, values of the temperature and soil reaction; decreases with an increase in soil moisture and its richness in mineral nitrogen. The most obvious statistically significant relationship was found between the species richness and the soil richness of mineral nitrogen. **Conclusions.** In the Central Russian forest-steppe, there are two types of forest communities that are well differentiated in terms of ecological and floristic characteristics, which can be conditionally attributed to the groups of mesophytic and xeromesophytic forests. The differences in the floristic composition, the spectra of ecobiomorphs, geoelements and polyzonal groups, phytosociological spectra, as well as the DCA described above, make it possible to interpret the established classification units as different associations with a set of units of a lower rank.

Keywords: forest vegetation, ecological factors, Forest-Steppe zone, Middle-Russian Upland

Funding. The reported study was funded by the Russian Foundation for Basic Research (project number 19-44-710001) and by the Government of the Tula Region (agreement number DS / 201).

For citation: Semenishchenkov Yu.A., Volkova E.M. Ecological and floristic differences of two types of broad-leaved forest communities on the Middle-Russian Upland. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2021;6(1). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2021-1-3>

Введение

Среднерусская возвышенность – крупный природный регион на границе зон широколиственных лесов и лесостепи Восточно-Европейской равнины, характеризующийся высоким своеобразием флоры и растительности [1–4]. Индикатором климатических и локальных экологических особенностей, а также антропогенной трансформации этого региона является флористическое разнообразие сохранившихся лесов и его динамика во времени.

До периода активного преобразования человеком (XII–XIV вв.) на этой территории лесная растительность формировалась не только в балках и речных долинах, но и на водоразделах. Характерный для этого времени тип хозяйствования не приводил к существенным изменениям ландшафта, и потому лесные массивы занимали на то время до 20–25 % территории [5]. Начиная с XV в. отмечается существенное снижение лесистости (доли лесопокрываемой территории) в результате уничтожения лесов человеком. Так, например, в пределах Орловской,

Брянской и Липецкой областей России она уменьшилась с 29,8 % в конце XVIII в. до 17,2 % в 1914 г. [6]. Водораздельные пространства интенсивно распахивались, а леса вырубались. В долинах рек интенсивность антропогенной нагрузки на балочные и нагорные леса была несколько ниже, что связано с неблагоприятным для распашки положением в рельефе [7]. Во второй половине XX в. в некоторых регионах Среднерусской возвышенности с интенсивным антропогенным воздействием лесистость достигла критических значений – менее 1 % [8, 9]. В конце XX – начале XXI в. она локально увеличилась от 2–3 до 12–14 % [9, 10]. Несмотря на сильную фрагментированность и малую площадь, сохранившиеся леса имеют важное значение для поддержания как уникальных природных комплексов и редких видов растений в их составе, так и лесной флоры в целом [11].

Модельной территорией для изучения разнообразия лесной растительности лесостепной зоны Среднерусской возвышенности в данном исследовании являлся музей-заповедник

«Куликово поле», расположенный в пределах юго-восточной части Тульской области, в подзоне северной лесостепи. Лесная растительность этого региона является результатом длительного антропогенного преобразования [12]. В конце XIX – начале XX в. некоторые ранее существовавшие здесь лесные массивы были восстановлены лесными культурами, что позволило вторично сформироваться лесной растительности. Среди таких массивов и известная по Куликовской битве «Зеленая Дубрава» на ее исконном месте, дубравы по коренному склону Дона у д. Татинки, балочные дубравы в долине р. Смолка (Зиновьев лес), р. Средний и Нижний Дубики. В настоящее время площадь, занятая лесными массивами, на территории музея-заповедника «Куликово поле» составляет менее 6 %. Все леса являются вторичными по происхождению и сформированы как на водоразделах, так и в балках или долинах рек.

Фитоценоотические исследования лесной растительности в данном регионе продемонстрировали существование здесь двух контрастных типов лесных сообществ. К первому типу относятся так называемые мезофитные теневые широколиственные леса, широко распространенные восточнее р. Ока на Восточно-Европейской равнине. Этот характерный тип зональной лесной растительности в литературе называют «исчезающим» [13]. Другим типом являются «остепненные», или ксеромезофитные, дубравы, которые указывались для юго-восточной лесостепной части Тульской области [14, 15]. Они насыщены лугово-степными, луговыми и опушечными видами с участием неморальных. В последнее десятилетие такие леса стали предметом специального изучения [16–18].

Однако такое фитоценоотическое разнообразие не представлено на актуальной карте растительности Европы [19], где для данной территории приводится только один тип, обозначенный как Северо-Украинско-южно-Сарматские липово-дубовые (*Quercus robur*, *Tilia cordata*) леса с *Fraxinus excelsior*, *Acer campestre*, *A. tataricum* (категория F71). Любопытно, что присутствие на Среднерусской возвышенности остепненных ксеромезофитных лесов не отражено и в «Иерархической системе...» Европы [20], так как актуальная дефиниция порядка *Quercetalia pubescenti-petraeae* Klika 1933, к которому они относятся, для лесов Восточно-Европейской равнины не предусматривает никакой единицы, а научные работы, посвященные лесам данного типа из района нашего исследования в России, не попали в обзор [21].

Целью настоящей статьи является демонстрация флористических и экологических различий двух типов лесной растительности лесостепной части Среднерусской возвышенности на примере лесов музея-заповедника «Куликово поле».

Материалы и методы

Основой для исследования стали 65 геоботанических описаний, выполненных в 2012–2013 гг. на территории музея-заповедника «Куликово поле». Описания лесных сообществ выполнены на площадках в 400 м². Оценка количественного участия видов в формировании сообществ произведена с использованием комбинированной шкалы обилия-покрытия Ж. Браун-Бланке [22]. Для сравнения при разработке классификации использованы 363 геоботанических описания из базы данных по мезофитным лесам Юго-Запада России [23] и 250 – из нашей базы по ксеромезофитным лесам Центральной России.

Первоначально весь массив геоботанических описаний был разделен на 2 кластера с использованием иерархического кластерного анализа средствами пакета R на основе меры Брея-Кертиса методом Варда. Эти кластеры соответствуют группам мезофитных и ксеромезофитных лесов. Затем в их составе были выделены более мелкие единицы классификации. Их интерпретация дана на основе метода Ж. Браун-Бланке [22] и соответствует последним представлениям о синтаксономии широколиственных лесов Центральной России [3, 24].

В настоящей статье антропогенные и нарушенные леса рассматриваются в пределах единой синтаксономической схемы. Ранее такой подход неоднократно был использован при классификации лесной растительности в Центральной Европе [25–28] и Европейской России [3, 29–31]. Кроме того, большинство искусственных лесов изучаемого региона воссоздавались на месте ранее существовавших и уничтоженных лесных массивов, что обеспечивало преемственность лесорастительных условий и экологическую обусловленность формирования здесь именно мезофитных широколиственных лесов зонального типа. Антропогенное нарушение сообществ по характерным изменениям состава ценофлоры в данном случае отражается на уровне синтаксонов низших рангов. Следуя классическим установкам метода Ж. Браун-Бланке [22, 32], доминирование видов, определяющих облик отдельных сообществ и имеющих в них высокое фитоценоотическое значение, может стать основанием для установления синтаксона ранга *фашии*. Фактически к *фашии*

можно отнести и производные лесные сообщества, в которых временно господствуют характерные для реализующихся в разных экологических условиях стадий сукцессии виды древесных растений. Например, *Acer platanoides* L., *Betula pendula* Roth., *Populus tremula* L., *Tilia cordata* Mill. на месте коренных сообществ, формируемых *Quercus robur* L. и *Fraxinus excelsior* L. Установленные подобным образом фации для лесной растительности ранее отмечались для разных регионов Центральной России [3, 33]. Наличие же выраженного блока дифференциальных видов может быть использовано для установления *варианта*, отражающего особенности экологии местообитания, истории формирования сообщества и даже характер преобразования человеком: при этом среди дифференциальных будут виды-индикаторы антропогенного воздействия.

Для демонстрации эколого-флористических различий двух изучаемых типов лесов проанализированы показатели видового богатства: видовая насыщенность (число видов на площадке в 400 м²); средняя видовая насыщенность, индекс Шеннона – Уивера. Проведено сравнение гетерогенности флористического состава методом спектров:

– *экобиоморф* – экологических типов растений, устанавливаемых на основе комплекса приспособлений к условиям местообитаний [36];

– *географических элементов (геоэлементов)*, объединяющих совокупность видов

растений с одинаковым общим распространением и связанных с определенной зональной растительностью [34, 35]. Отдельно выделены виды *полизонального флористического комплекса*, формирующие преимущественно азональную и интразональную растительность [36];

– *фитосоциологического спектра*, показывающего соотношение диагностических видов высших единиц растительности (классов) в составе флоры; аффинность классам дана по обзорной работе Л. Мусина с соавторами [20].

Разнообразие экологических режимов местообитаний выявлено с использованием шкал Х. Элленберга [37]. Факторы дифференциации синтаксонов определены методом непрямой DCA-ординации в пакете R, интегрированном с программой JUICE [38]. Возможное влияние ведущих экологических факторов на видовое богатство сообществ проанализировано методом регрессионного анализа средствами MS Excel. Для описания данной зависимости выбрана полиномиальная модель.

Названия сосудистых растений даны в соответствии с базой Euro + Med PlantBase [39].

Характеристика района исследования

Район исследования расположен на юго-востоке Тульской области (Центральный Федеральный округ России), в северной части Среднерусской возвышенности (рис. 1, табл. 1).

Рис. 1. Локализация изучаемых лесов на территории музея-заповедника «Куликово поле» (обозначения лесов – в табл. 1)

Fig. 1. Localization of the studied forests on the territory of the Kulikovo Pole Museum-Reserve (designations of forests – in Table. 1)

Таблица 1

Table 1

Основные характеристики изучаемых лесов
Main characteristics of the forests under study

Название	Площадь, га	Старейшие указания на картах
Водораздельные леса		
1. Исаковский лес	197	1780–1797
2. Бучальский лес	1338	1780–1797
3. Грязновский лес	43	1780–1797
4. Стрельцы	137	Конец XVI – начало XVII в.
5. Дубрава	106	Конец XVI – начало XVII в.
6. Водяное поле	111	1928
7. Остепненная дубрава	5	1898
8. Афоничев лес	39	1865
Балочные леса		
9. Разуваев лес	7	1895
10. Скупое	43	1865
11. Репное I	13	1895
12. Репное II	27	1780–1795, 1895
Нагорные леса		
13. Рыхотка	23	1928
14. Татинки	3	1928
15. Полугарь	7	1865

В морфоструктурном плане эта территория относится к Тульскому возвышенному карбонному плато, в течение неотектонического этапа испытывавшему устойчивое поднятие. Дочетвертичные коренные отложения, вскрытые в бортах долин Дона и Непрядвы, их притоков и в ряде балок, состоят из чередующихся известняковых и песчано-глинистых отложений нижнего карбона и песчаниковых отложений мела с прослоями глин.

Осадочный чехол местами представлен днепровскими флювиогляциальными отложениями (пески и алевриты с прослоями гравия, галечник, грубозернистый песок), а сверху повсеместно перекрыт покровными лессовидными суглинками, мощность которых колеблется от 1.5 до 5–6 м. Днища балок, надпойменные террасы и речные поймы и составляют верхнечетвертичные отложения аллювиально-делювиального и озерно-болотного генезиса. Широко развиты делювиальные отложения, связанные с хозяйственной деятельностью человека, начавшейся здесь с конца XVI – начала XVII в., перекрывающие практически всю пойму рек Дона, Непрядвы и их притоков, а также днища балок и ложбин. Их мощности на пойме – 0.3–1.0 м, а в отдельных балках – до 2 м.

Рельеф территории достаточно сложный и представлен доледниковой эрозионно-денудационной равниной, переработанной последующими геоморфологическими процессами [40].

Водоразделы выражены системой узких протяженных вершинных поверхностей с высотами 180–220 м. Водораздельные склоны с высотами от 170 до 200 м имеют сложную форму: преобладают участки длинных и протяженных склонов, как правило, прямые или слабо вогнутые формы с уклонами поверхности от 1.5 до 6°.

Речные долины глубоко врезаются – до 40–60 м, что обусловлено устойчивым поднятием территории в течение всего неотектонического этапа, и характеризуются попеременно-асимметричным поперечным профилем. В крупнейших речных системах района исследования надпойменно-террасовые комплексы Дона и Непрядвы слабо представлены. Наиболее четко прослеживаются первая и вторая надпойменные террасы верхнечетвертичного возраста. Высокие надпойменные террасы среднечетвертичного возраста – третья и четвертая – установлены только геологической съемкой. Днища речных долин занято поймой.

Водоразделы и водораздельные склоны расчленены долинно-балочной сетью. Для нижних и средних звеньев балок типичны прибалочные и балочные склоны с уклонами поверхности более 8°, осложненные оползнями, эрозионными

ми промоинами. Верхние звенья балок представлены в основном плоскодонными ложинами и ложбинами стока [40].

В соответствии с классификацией Корпен-Geiger [41], регион характеризуется *Dfb*-типом климата (континентальный влажный с теплым летом). Среднегодовое количество осадков – 450–540 мм. Среднегодовая температура воздуха 8 °С. Средняя температура июля составляет 19 °С, января – 11 °С.

Почвенный покров представлен зональными типами почв северной лесостепи – черноземами (выщелоченные, оподзоленные и типичные) и серыми лесными, а также группой интразональных почв – аллювиальных пойменных, лугово-черноземных, болотных низинных.

По ботанико-географическому районированию юго-восток Тульской области лежит в пределах Среднерусской (Верхнедонской) подпровинции Восточноевропейской лесостепной провинции Евразийской степной области, у северо-восточной ее границы [1]. Актуальный анализ биогеоценотического разнообразия позволил включить эту территорию в регион В (Восточная Европа) – один из 9 регионов, выделенных в евразийской лесостепи [42]. Зональной растительностью этой территории являются широколиственные леса без участия ели и луговые степи [1].

Объектами нашего исследования стали лесные массивы, расположенные на разных геоморфологических уровнях (см. рис. 1, табл. 1). Все исследуемые лесные массивы либо вторично возникли на месте уничтоженных человеком лесов, либо имеют искусственное происхождение.

Результаты и их обсуждение

Классификация лесных сообществ. Сообщества широколиственных лесов юго-восточной лесостепи Тульской области относятся к двум ассоциациям. Первой является асс. *Fraxino excelsioris-Quercetum roboris* Bulokhov et Solomeshch 2003. Ее характерные виды (х. в.): *Quercus robur* (доминант), *Fraxinus excelsior* (доминант), *Acer campestre* L., *Euonymus europaeus* L. Ассоциация представляет Среднерусско-Приволжские мезофитные леса широколиственно-лесной и лесостепной зон за пределами плакорного распространения ели,

широко распространенные на юго-западе России. Наиболее хорошо они сохранились в мемориальных лесных массивах Калужских и Тульских заповедников; на большей же части своего обширного ареала эти леса представлены лишь небольшими фрагментами на фоне сельскохозяйственных земель. Эти леса относятся к установленному в Южном Нечерноземье России союзу *Aceri campestris-Quercion roboris* Bulokhov et Solomeshch in Bulokhov et Semenishchenkov 2015. Союз объединяет мезофитные широколиственные (*Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*) леса Среднерусской возвышенности без участия *Picea abies* (L.) Н. Karst. В составе данной ассоциации установлены 3 варианта и 3 фации.

Вторая ассоциация – асс. *Lathyro pisiformis-Quercetum roboris* Semenishchenkov et Poluyanov 2014 – объединяет ксеромезофитные дубовые леса Среднерусской возвышенности. Ее х. в.: *Quercus robur* (доминант), *Campanula bononiensis* L., *Laserpitium latifolium* L., *Lathyrus pisiformis* L., *Prunus fruticosa* Pall., *Prunus spinosa* L., *Rubus saxatilis* L., *Thalictrum minus* L., *Veratrum nigrum* L. Ассоциация входит в состав союза *Betonico officinalis-Quercion roboris* Goncharenko et Semenishchenkov 2020, который объединяет ксеромезофитные флористически богатые дубовые леса Сарматского региона [24]. Первоначально, обращая внимание на географические отличия флоры северо-восточных сообществ ксеромезофитных лесов Среднерусской возвышенности, эти сообщества отнесли к новому подсоюзу *Crataego curvisepalae-Quercenion roboris* Semenishchenkov et Poluyanov 2014 в составе союза *Aceri tatarici-Quercion Zólyomi* 1957. Этот подсоюз объединил Восточноевропейские мезоксерофитные широколиственные (с *Quercus robur*) леса, распространенные в пределах лесостепной зоны Среднерусской подпровинции Восточноевропейской лесостепной провинции. В настоящее время после специального сравнения [24] ассоциация отнесена к союзу *Betonico officinalis-Quercion roboris*. В составе ассоциации установлено 2 варианта. Кластерный анализ (рис. 2, табл. 2) подтвердил предварительное разделение изучаемых лесных сообществ на уровне кластеров мезофитных (I) и ксеромезофитных (II) лесов, основанное на различиях в составе флоры, о которых пойдет речь ниже.

Рис. 2. Диаграмма кластерного анализа синтаксонов широколиственных лесов музея-заповедника «Куликово поле» (мера Брея-Кертиса, метода Варда). Синтаксоны: асс. *Fraxino excelsioris-Quercetum roboris*: 1 – *typica* var.; 2 – *inops* var.; 3 – *typica* var. *Tilia cordata* fac.; 4 – *typica* var. *Populus tremula* fac.; 5 – *Lysimachia nummularia* var. *Betula pendula* fac.; асс. *Lathyro pisiformis-Quercetum roboris*: 6 – *Prunus spinosa* var.; 7 – *typica* var. I – кластер мезофитных лесов; II – кластер ксеромезофитных лесов

Fig. 2. Diagram of cluster analysis of broad-leaved forests syntaxa of the «Kulikovo Pole» Museum-Reserve (measure of Brey-Curtis, Ward's method). Syntaxa: асс. *Fraxino excelsioris-Quercetum roboris*: 1 – *typica* var.; 2 – *inops* var.; 3 – *typica* var. *Tilia cordata* fac.; 4 – *typica* var. *Populus tremula* fac.; 5 – *Lysimachia nummularia* var. *Betula pendula* fac.; асс. *Lathyro pisiformis-Quercetum roboris*: 6 – *Prunus spinosa* var.; 7 – *typica* var. I – mesophytic forests cluster; II – xeromesophytic forests cluster

Таблица 2

Результаты DCA-ординации

Table 2

DCA ordination results

Ось	DCA1	DCA2	DCA3	DCA4
Нагрузка на ось	0.6256	0.3111	0.2148	0.2415
Длина оси	3.9968	2.9177	2.5740	2.5725

Различия экологических режимов местообитаний. Анализ флористического состава сообществ демонстрирует определенные различия в типах местообитаний и их экологических режимах по ведущим эдафическим факторам.

Сообщества асс. *Fraxino-Quercetum* занимают выровненные пространства водоразделов с темно-серыми суглинистыми почвами, иногда на смытом черноземе, и склоны балок небольшой крутизны разной экспозиции со смытыми суглинками. Эти эдафические условия соответствуют свежим (средней влажности) и хорошо обеспеченным минеральным азотом нейтральным почвам (рис. 3).

Сообщества асс. *Lathyro-Quercetum* занимают крутые склоны балок различной экспозиции и надбалочные плато со смытыми суглинками, подстилаемыми известняками, иногда с выходом известняка на поверхность. Реже встречаются на серых лесных или черноземных

почвах, подстилаемых известняками. По сравнению с асс. *Fraxino-Quercetum* местообитания характеризуются существенно более сухими, бедными и основными почвами (см. рис. 3).

По результатам DCA-ординации (рис. 4) факторами экологической дифференциации сообществ ксеромезофитных лесов являются освещенность и связанное с ней значение температурного числа. Присутствие большого блока свето- и теплолюбивых континентальных лугово-степных, луговых и опушечных видов объясняет высокие значения баллов континентальности для асс. *Lathyro-Quercetum*. Отдельные сообщества, формирующиеся на карбонатных субстратах, особенно с близким залеганием или выходом на поверхность известняка, отличаются высокими значениями реакции почвы. Главными факторами дифференциации асс. *Fraxino-Quercetum* являются высокая влажность и богатство почвы минеральным азотом.

Рис. 3. Экологические режимы местообитаний синтаксонов широколиственных лесов музея-заповедника «Куликово поле» по ведущим эдафическим факторам (определены по шкалам Элленберга):
а – влажность почвы (MOIST); б – реакция почвы (REACT); в – богатство почвы минеральным азотом (NUTR).
Синтаксоны: асс. *Fraxino excelsioris-Quercetum roboris*: 1 – *typica* var.; 2 – *typica* var. *Tilia cordata* fac.;
3 – *typica* var. *Populus tremula* fac.; 4 – *Lysimachia nummularia* var. *Betula pendula* fac.; 5 – *inops* var.;
асс. *Lathyro pisiformis-Quercetum roboris*: 6 – *Prunus spinosa* var.; 7 – *typica* var

Fig. 3. Ecological regimes of habitats of broad-leaved forest syntaxa of the Kulikovo Pole Museum-Reserve according to the leading edaphic factors (determined by Ellenberg scales):
а – soil moisture (MOIST); б – soil reaction (REACT); в – soil richness in mineral nitrogen (NUTR).
Syntaxa: ass. *Fraxino excelsioris-Quercetum roboris*: 1 – *typica* var.; 2 – *typica* var. *Tilia cordata* fac.;
3 – *typica* var. *Populus tremula* fac.; 4 – *Lysimachia nummularia* var. *Betula pendula* fac.; 5 – *inops* var.;
асс. *Lathyro pisiformis-Quercetum roboris*: 6 – *Prunus spinosa* var.; 7 – *typica* var

Рис. 4. DCA-ординация синтаксонов широколиственных лесов музея-заповедника «Куликово поле». Векторы экологических факторов: CONT – континентальность, LIGHT – освещенность, MOIST – влажность почвы, NUTR – богатство почвы минеральным азотом, REACT – реакция почвы, TEMP – температура (определены по шкалам Элленберга). Синтаксоны: асс. *Fraxino excelsioris-Quercetum roboris*: 1 – *typica* var.; 2 – *typica* var. *Tilia cordata* fac.; 3 – *typica* var. *Populus tremula* fac.; 4 – *Lysimachia nummularia* var. *Betula pendula* fac.; 5 – *inops* var.; асс. *Lathyro pisiformis-Quercetum roboris*: 6 – *Prunus spinosa* var.; 7 – *typica* var.

Fig. 4. DCA-ordination of broad-leaved forests syntaxa of the Kulikovo Pole Museum-Reserve. Vectors of environmental factors: CONT – continentality, LIGHT – illumination, MOIST – soil moisture, NUTR – richness of soil in mineral nitrogen, REACT – soil reaction, TEMP – temperature (determined on Ellenberg scales). Syntaxa: ass. *Fraxino excelsioris-Quercetum roboris*: 1 – *typica* var.; 2 – *typica* var. *Tilia cordata* fac.; 3 – *typica* var. *Populus tremula* fac.; 4 – *Lysimachia nummularia* var. *Betula pendula* fac.; 5 – *inops* var.; ass. *Lathyro pisiformis-Quercetum roboris*: 6 – *Prunus spinosa* var.; 7 – *typica* var.

Фактически ось DCA1 можно интерпретировать как комплексный градиент освещенности, континентальности, влажности и богатства почвы; ось DCA2 – как комплексный градиент реакции почвы и температурного числа.

Таким образом, местообитания сообществ двух изучаемых типов лесов существенно различаются по экологическим режимам.

Флористическое разнообразие и гетерогенность флоры. Показатели видового богатства синтаксонов приведены в табл. 4.

Таблица 4

Показатели флористического разнообразия синтаксонов

Table 4

Indicators of syntaxa floristic diversity

Синтаксоны	Число описаний	Флористическая насыщенность		Средняя флористическая насыщенность	Индекс Шеннона – Уивера
		Минимум	Максимум		
Acc. <i>Fraxino excelsioris-Quercetum roboris</i>					
typica var.	6	24	29	25.8±0.87	2.36±0.05
<i>Tilia cordata</i> fac.	4	13	28	22.0±3.19	1.89±0.22
<i>Populus tremula</i> fac.	6	17	29	23.7±2.01	2.36±0.12
<i>Lysimachia nummularia</i> var. <i>Betula pendula</i> fac.	9	16	38	23.9±2.34	2.23±0.08
inops var.	5	9	25	19.0±2.77	2.23±0.20
Acc. <i>Lathyro pisiformis-Quercetum roboris</i>					
typica var.	9	31	49	41.1±1.94	2.67±0.11
<i>Prunus spinosa</i> var.	26	29	69	44.9±2.51	2.83±0.10

Очевидно превышение флористической насыщенности в сообществах ксеромезофитных лесов над мезофитными. Феномен высокого флористического разнообразия ксеромезофитных лесов ранее неоднократно отмечался в литературе и объясняется несколькими причинами. На первый взгляд можно предположить, что их ценофлору формируют более разнообразные по экологическим предпочтениям виды. Однако спектры экобиоморф, которые отражают комплексные приспособления видов к условиям местообитаний [36], не демонстрируют значительно более высокого разнообразия типов в сообществах ксеромезофитных лесов по сравнению с мезофитными. Их отличие скорее в качественном составе.

В спектрах лесов обоих типов преобладают мезоморфные виды, связанные с мезофитными в первую очередь по увлажнению и почвенному богатству почвами (рис. 5). Мезофитный характер спектра экобиоморф – отличительная черта широколиственных лесов Восточно-Европейской равнины [35]. Тем не менее ксеромезофитные леса отличаются возрастанием участия ксеромезофитных, мезоксерофитных и появлением ксерофитных, в основном луговых и опушечных, видов. Их местообитания неблагоприятны для гигроморфных и гигро-мезоморфных видов, которые встречаются в большем числе в мезофитных широколиственных лесах.

Рис. 5. Спектры экобиоморф мезофитных (синие столбцы) и ксеромезофитных (розовые столбцы) лесов. Экобиоморфы: he – геломорфные; hg/he – гигро-геломорфные; hg – гигроморфные; he/m – гело-мезоморфные; hg/m – гигро-мезоморфные; m/he – мезо-геломорфные; m/hg – мезо-гигроморфные; m – мезоморфные; k/m – ксеро-мезоморфные; m/k – мезо-ксероморфные; k – ксероморфные

Fig. 5. Spectra of ecobiomorphs of mesophytic (blue columns) and xeromesophytic (pink columns) forests. Ecobiomorphs: he – gelomorphic; hg/he – hygro-gelomorphic; hg – hygromorphic; he/m – helo-mesomorphic; hg/m – hygro-mesomorphic; m/he – meso-gelomorphic; m/hg – meso-hygromorphic; m – mesomorphic; k/m – xero-mesomorphic; m/k – meso-xeromorphic; k – xeromorphic

Другая возможная причина – хорологические различия флор лесов, которые отражены в ботанико-географических спектрах (рис. 6). В ценофлоре мезофитных лесов преобладают неморальные виды, связанные в своем происхождении с мезофитными широколиственными лесами Европы. В ксеромезофитных лесах возрастают позиции южных субпонтических видов, появляются понтические. Данная особенность связывает эти леса экологически с более южными регионами Европы, где представлено основное разнообразие сообществ класса *Quer-*

cetea pubescentis и порядка *Quercetalia pubescenti-petraeae*. Тем не менее «термофильность» и «ксерофитность» данных сообществ в изучаемом регионе достигается в основном за счет полизональных, преимущественно луговых и опушечных, видов. Субсредиземноморские виды, характерные для типичных сообществ класса *Quercetea pubescentis*, здесь отсутствуют. Это можно считать важной особенностью ксеромезофитных лесов на Восточно-Европейской равнине [43, 44].

Рис. 6. Спектр геоэлементов и полизональных групп мезофитных (синие столбцы) и ксеромезофитных (розовые столбцы) лесов. Геоэлементы [44]: B – бореальный; Bs – суббореальный; Js – южносибирский; N – неморальный; Po – понтический; Sp – субпонтический; P – плурирегиональный; полизональные группы [36]: Pca – субсредиземноморско-арктическая; Pcb – субсредиземноморско-бореальная; Pct – субсредиземноморско-умеренная; Pza – средиземноморско-арктическая; Pzb – средиземноморско-бореальная; Pzt – средиземноморско-умеренная

Fig. 6. Spectrum of geoelements and polyzonal groups of mesophytic (blue columns) and xeromesophytic (pink columns) forests. Geoelements [44]: B – boreal; Bs – subboreal; Js – South Siberian; N – nemoral; Po – pontic; Sp – subpontic; P – plur-regional; polyzonal groups [36]: Pca – sub-Mediterranean-Arctic; Pcb – sub-Mediterranean-boreal; Pct – Sub-Mediterranean-Moderate; Pza – Mediterranean-Arctic; Pzb – Mediterranean-Boreal; Pzt – Mediterranean-Moderate

Возможность существования в ксеромезофитных лесах многочисленных свето- и теплолюбивых «южных» по происхождению видов обусловлена в первую очередь различиями в структуре насаждений. Эти леса обычно имеют моnodоминантные и разреженные древостои, в которых дуб имеет узкую метловидную крону с косо направленными вверх ветвями, затеняющую небольшое пространство. Второй подъярус древостоя чаще всего отсутствует. Развитие древостоев лимитируется недостатком влаги в условиях склоновых местностей, что особенно усиливается в сухие жаркие годы. В древостоях имеются «окна», образовавшиеся после усыхания отдельных деревьев.

Низкая сомкнутость насаждений связана также с ритмом сезонного развития *Q. robur*, отзывчивого на флуктуации среды в условиях общего угнетения, и биологические взаимодействия (массовое уничтожение листвы при вспышках насекомых-вредителей – майский жук, дубовая листовертка; поражение грибными заболеваниями и др.). В разреженных лесах стремительно распространяются пожары, которые приводят к упрощению структуры сообществ.

Невысокое богатство минеральным азотом и периодическое пересыхание верхних горизонтов почвы в целом неблагоприятны для обита-

ния широколиственных древесных (*Acer campestre*, *A. platanoides*, *Tilia cordata*, *Ulmus glabra* Huds.) и кустарниковых (*Corylus avellana* L., *Lonicera xylosteum* L., *Prunus padus* Mill.) видов, обычно создающих сильное затенение в мезофитных местообитаниях. В ксеромезофитных дубравах затенение приземного яруса как правило связано с развитием мелколиственных ксеротермных кустарников (*Prunus fruticosa*, *Prunus spinosa*, *Rhamnus cathartica* L.) с участием *Euonymus verrucosus* Scop.

Можно связать появление многочисленных луговых, опушечных и степных свето- и теплолюбивых видов с так называемым *эффектом олуговения*, который проявляется после умеренного выпаса, уничтожения подлеска и осветления при браконьерских рубках. Этот эффект был ранее продемонстрирован на примере городских нарушенных лесов в Южном Нечерноземье России [45].

Большое разнообразие в ксеромезофитных лесах флоры свето- и теплолюбивых видов растений демонстрирует фитосоциологический спектр. В нем возрастает число диагностических видов классов *Trifolio-Geranietea*, *Molinio-Arrhenatheretea*, *Festuco-Brometea* на фоне сокращения участия неморальных мезофитов класса *Carpino-Fagetetea sylvaticae* (рис. 7).

Рис. 7. Фитосоциологический спектр мезофитных (синие столбцы) и ксеромезофитных (розовые столбцы) лесов. Класс [20]: CF – *Carpino-Fagetetea sylvaticae* Jakucs ex Passarge 1968; TG – *Trifolio-Geranietea sanguinei* T. Müller 1962; MA – *Molinio-Arrhenatheretea* Tx. 1937; FB – *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947; CP – *Crataego-Prunetea* Tx. 1962 nom. conserv. propos.; Qp – *Quercetea pubescentis* Doing-Kraft ex Scamoni et Passarge 1959; ? – виды с невыясненной аффинностью классам

Fig. 7. Phytosociological spectrum of mesophytic (blue columns) and xeromesophytic (pink columns) forests. Class [20]: CF – *Carpino-Fagetetea sylvaticae* Jakucs ex Passarge 1968; TG – *Trifolio-Geranietea sanguinei* T. Müller 1962; MA – *Molinio-Arrhenatheretea* Tx. 1937; FB – *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947; CP – *Crataego-Prunetea* Tx. 1962 nom. conserv. propos.; Qp – *Quercetea pubescentis* Doing-Kraft ex Scamoni et Passarge 1959; ? – species with unknown affinity to classes

Следует обратить внимание на особенность местообитаний ксеромезофитных лесов, важную для формирования их флоры. В отличие от водораздельных массивов, где на выровненных относительно однородных по мезорельефу участках преобладают мезофитные леса, ксеромезофитные сообщества занимают небольшие участки, расположенные у контакта контрастных по рельефу местообитаний: склоны балок (балочные леса) и плато над балками и речными долинами (нагорные леса). Как правило открытые крутые и пологие склоны, прилегающие к лесным массивам, занимают остепненные луга или луговые степи, а также ксерофитные лесные опушки с остепненными лугами или зарослями кустарников (*Crataegus rhipidophylla* Gand., *Lonicera tatarica* L., *Prunus fruticosa*, *Prunus spinosa*, *Rhamnus cathartica*, *Rosa* sp.). Это допускает возможность *экотонного эффекта*, при котором на границе контрастных сообществ или ландшафтов биоразнообразие повышено. Данный эффект ранее был продемонстрирован на примере лесной растительности в Центральной России [46–48 и др.]. Типичными видами, характерными для лесостепных экотонов, являются виды опушек широколиственных лесов (класс *Trifolio-Geranietea sanguinei*) и ксеротермных кустарников (класс *Crataego-Prunetea*).

Наиболее бедна видами сообщества асс. *Fraxino-Quercetum inops* var., которая пред-

ставляет так называемые «мертвопокровные» дубравы. В этих сообществах проявляется описанное Л. Г. Раменским [49] явление неполночленности флоры; сообщества, в состав которых входят не все виды растений, способные потенциально в них существовать в конкретных условиях, он относил к *флористически неполночленным*. Нередко такие сообщества имеют низкое видовое богатство. Вывод о неполночленности сообществ делается на основе сравнения с наиболее типичными сообществами-аналогами. Конкретные причины возникновения дубрав с «обедненным» по сравнению с типичными (субасс. *Fraxino-Quercetum typicum*, *typica* var.) флористическим составом могут быть различны – сильное затенение в результате развития подлеска после выборочных рубок, выпас, антропогенные и естественные пожары, деятельность роющих животных (кабанов) и др.

Регрессионный анализ показывает, что видовое богатство сообществ возрастает с ростом освещенности под пологом леса, значениями температурного числа и реакции почвы; уменьшается с увеличением влажности почвы и ее богатства минеральным азотом. Наиболее явная значимая на статистическом уровне зависимость выявлена между видовым богатством и почвенным богатством минеральным азотом (рис. 8).

Рис. 8. Зависимость видового богатства от значений экологических факторов (определены по шкалам Элленберга): а – освещенность (LIGHT); б – влажность почвы (MOIST); в – богатство почвы минеральным азотом (NUTR); г – реакция почвы (REACT); д – температура (TEMP). Сообщества мезофитных лесов обозначены синими точками, ксеромезофитных – розовыми

Fig. 8. Dependence of species richness on the values of environmental factors (determined by Ellenberg scales): а – illumination (LIGHT); б – soil moisture (MOIST); в – soil richness in mineral nitrogen (NUTR); г – soil reaction (REACT); д – temperature (TEMP). Communities of mesophytic forests are indicated by blue dots, xeromesophytic – pink

Высокие значения флористической насыщенности коррелируют и с возрастанием гетерогенности обилия видов (значения индекса Шеннона-Уивера) в сообществах ксеромезофитных лесов (см. табл. 4). Это связано с более редким распространением доминантов. Напротив, локальное доминирование весьма характерно для мезофитных сообществ. Здесь отмечены на большой площади сообщества с монодоминантным травостоем из длиннокорневищных видов *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Galium odoratum*, *Mercurialis perennis*, есть участки с доминированием наземноползу-

чего вида *Lysimachia nummularia* и короткокорневищного *Viola mirabilis*. При низовых пожарах, прогоне скота и выпасе, а в некоторых случаях при активной роющей деятельности кабанов травостой лесов сильно повреждается, а в условиях пониженной конкуренции вегетативно подвижные неморальные виды или виды с высокой энергией семенного размножения получают массовое развитие. Следует отметить, что доминирование перечисленных видов нередко длительно и может проявляться в течение многих лет. В ксеромезофитных лесах иногда, в основном после нарушений, ло-

кально доминируют длиннокорневищные *Aegopodium podagraria* L., *Brachypodium pinnatum* (L.) P. Beauv., *Convallaria majalis* L., *Melica nutans* Lam., дерновинный *Carex montana* L., столонообразующие *Fragaria vesca* L., *Rubus saxatilis* L.

Быстрый захват пространства вегетативно подвижными эксплорентами нередко связан только со случайным наличием их диаспор, а вовсе не обусловлен экологическими условиями местообитания. Он часто имеет место в естественных и полуестественных сообществах разных типов. При этом быстрый захват пространства эксплорентными видами при антропогенных нарушениях – широко распространенное явление в растительных сообществах [50].

Разреженные ксеромезофитные дубовые леса, а также простые по структуре культуры дуба благоприятны для внедрения некоторых инвазионных видов, в частности *Populus alba* L., распространяющегося из искусственных насаждений. Напротив, для мезофитных лесов характерно редкое присутствие *Picea abies*, которая также изредка расселяется из лесных культур, хорошо выносит затенение на ранних этапах своего развития, однако совершенно не заходит в ксеромезофитные леса. В сообществах обоих типов отмечены преимущественно зоохорный заносной вид *Amelanchier spicata* (Lam.) K. Koch, а также *Hieracium sylvularum* s.l. – центральноевропейский вид, реликт интродукции в усадебные парки, иногда формирующий аспект в травостое как мезофитных, так и ксеромезофитных лесов. В целом вклад заносных видов в обогащение флористического состава изучаемых лесов незначителен.

Сукцессионные тренды лесов изучаемых типов. Есть противоречивые мнения о сукцессионном статусе лесных сообществ перечисленных выше типов в изучаемом регионе. Мезофитные широколиственные леса считаются зональным типом растительности в Среднерусской лесостепи [1, 13, 35], что предполагает их длительную устойчивость во времени и соответствует представлениям о климаксе (квазиклимаксе) в данных климатических условиях.

Ксеромезофитным лесам редко придают зональный статус, так как типичные местообитания не связаны с водоразделами, в пределах которых в наибольшей степени проявляются климатические потенциалы региона. Однако ксеромезофитные леса следует считать зонально обусловленным типом, характерным именно для лесостепи по ряду причин. Во-первых, их ареал сосредоточен практически полностью в лесостепной зоне с небольшими вкраплениями в степной и зоне широколиственных лесов

[24]. Во-вторых, типичные местообитания с описанными выше эдафическими и климатическими условиями встречаются также именно в лесостепи; это подтверждает климатическое моделирование потенциального распространения ксеромезофитных лесов на территории России [51]. Кроме того, характерные виды ассы. *Lathyro pisiformis-Quercetum roboris* – по происхождению южные лесостепные виды, становящиеся редкими к северу или к югу лесостепи [3].

Ряд исследователей считают ксеромезофитные дубравы вторичными по сравнению с мезофитными, демонстрируя это возможностью мезофитизации сообществ при прогрессирующем затенении [52]. Это соотносится с позицией J. Jakubowska-Gabara [53], связывающей исчезновение термофильных ксеромезофитных дубрав в Польше в результате смыкания древостоя, кустарникового яруса и последующей мезофитизации травяного покрова. Однако наблюдения за сообществами ксеромезофитных лесов в разных регионах Среднерусской возвышенности указывают на длительность существования этих сообществ. Фактически описанные нами выше местообитания ксеромезофитных лесов малоблагоприятны для типичной мезофитной лесной флоры. Ксеромезофитные (остепненные) леса фигурируют в литературных источниках для изучаемой территории с первой половины XX в. [14, 15]. Небольшое количество указаний в литературе можно объяснить небольшой площадью этих лесов и в связи с этим низким хозяйственным значением.

Кроме того, изучаемые типы сообществ демонстрируют разные модели изменения структуры и состава насаждений по мере увеличения возраста насаждений. В типичных мезофитных условиях, уже начиная с ранних этапов формирования насаждений, формируется именно мезофитный состав ценофлоры. Наблюдения показывают, что с возрастом ксеромезофитных лесов возможна мезофитизация флористического состава только в местообитаниях, где есть эдафические возможности для существования мезоморфных многолетников, предпочитающих хорошее увлажнение и относительно богатые почвы. В более ксерофитных местообитаниях, на часто и сильно пересыхающих склонах, на бровках балок и плато над речными долинами со смытыми, нередко каменистыми (близкое залегание или выход на поверхность известняка) почвами мезофитизация травостоя существенно осложнена. При прогрессирующем затенении здесь происходит выпадение свето- и теплолюбивых видов из травостоя, что ведет к

обеднению ценофлоры без обогащения мезофильными видами. Примером этому являются длительно существующие, обедненные видами по сравнению с типичными сообществами ксеромезофитные леса с густым подлеском из кустарника *Prunus spinosa*. Такие леса формируются чаще всего после нарушений древостоя.

Как указывает И. С. Шереметьева с соавторами [52], сообщества ксеромезофитных дубрав нередко несут следы антропогенного воздействия (наличие пней, свидетельствующее о распространении в прошлом коренных пород, упрощенная структура насаждений); эти дубравы имеют порослевое происхождение или выращены на землях-«неудобьях». Однако эти факты можно отнести и к мезофитным лесам, так как на изучаемой территории не сохранились ненарушенные человеком сообщества. Тем не менее мы видим отчетливо выраженные разные типы сообществ, сформировавшиеся в одно историческое время в пределах климатически однородного региона.

Выводы

Таким образом, в Среднерусской лесостепи существуют два хорошо дифференцированных по эколого-флористическим характеристикам типа лесных сообществ, которые можно условно отнести к группам мезофитных и ксеромезофитных лесов. Охарактеризованные выше различия во флористическом составе, спектрах экобиоморф, геоэлементов и полизональных групп, фитосоциологических спектрах, а также ДСА-ординация позволяют трактовать установленные единицы классификации как разные ассоциации с набором единиц более низкого ранга. Существование столь контрастных типов лесных сообществ на Среднерусской возвышенности необходимо учитывать в будущем при ботанико-географическом районировании, а также при создании обобщающих классификационных систем в Восточной Европе.

Список литературы

1. Растительность европейской части СССР. Л. : Наука, 1980. 429 с.
2. Полуянов А. В. Синтаксономия растительности и состав флоры юго-запада Центрального Черноземья как основа ботанико-географического районирования : дис. ... докт. биол. наук. Брянск, 2013. 646 с.
3. Семенищенков Ю. А. Эколого-флористическая классификация как основа ботанико-географического районирования и охраны лесной растительности бассейна Верхнего Днепра (в пределах Российской Федерации) : дис. ... докт. биол. наук. Уфа, 2016. 558 с.
4. Волкова Е. М. Болота Среднерусской возвышенности: генезис, структурно-функциональные особенности и природоохранное значение : дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2018. 453 с.
5. Гоняный М. И., Александровский А. А., Гласко М. Р. Северная лесостепь бассейна Верхнего Дона во время Куликовской битвы. М., 2007. 208 с.
6. Цветков М. А. Изменение лесистости Европейской России с конца XVII столетия по 1914 год. М. : Изд-во АН СССР, 1957. 214 с.
7. Бурова О. В. Этапы развития и антропогенная трансформация лесостепных ландшафтов в бассейне Верхнего Дона // Проблемы изучения и восстановления ландшафтов лесостепной зоны: историко-культурные и природные территории : сб. науч. ст. Тула, 2018. Вып. 4. С. 7–11.
8. Курнаев С. Ф. Тульские засеки, их природа и научно-хозяйственное значение // Живая природа. 1980. № 3. С. 86–99.
9. Федотов В. И., Васильев В. М. Земля Тульская: (Природа, ландшафты и их охрана). Тула : Приокское кн. изд-во, 1979. 222 с.
10. Игнатенко О. С. Растительность // Посеймье. Воронеж, 1983. С. 45–53.
11. Красная книга: особо охраняемые природные территории Тульской области. Тула, 2007. 316 с.
12. Volkova E., Burova O. Natural conditions of the Kulikovo Field (Tula region) // Steppes and Semi-Natural Dry Grasslands: Ecology, Transformation and Restoration : Book of Abstracts and Excursion Guides of the 11th European Dry Grassland Meeting (5–15th June 2014). Tula, 2014. P. 80–88.
13. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / отв. ред. О. В. Смирнова. М., 2004. Кн. 2. 575 с.
14. Алехин В. В. Растительность и геоботанические районы Московской и сопредельных областей. М., 1947. 71 с.
15. Левицкий С. С. Геоботанические исследования в юго-восточной части Тульской губернии // Материалы к изучению флоры и фауны Центрально-Промышленной области. М., 1927. С. 7–10.
16. Семенищенков Ю. А., Волкова Е. М., Бурова О. В. О новой ассоциации союза *Aceri tatarici-Quercion Zólyomi* 1957 на территории заповедника «Куликово поле» (Тульская область) // Изв. СамНЦ РАН. 2013. № 15 (3). С. 405–414.
17. Семенищенков Ю. А., Волкова Е. М., Бурова О. В. Широколиственные леса юго-востока Тульской области // Ботанический журнал. 2019. Т. 104, № 5. С. 73–97.

18. Семенищенков Ю. А., Полуянов А. В. Остепненные широколиственные леса союза *Aceri tatarici-Quercion Zólyomi* 1957 на Среднерусской возвышенности // Растительность России. 2014. № 24. С. 101–123.
19. Bohn U., Neuhausl R., Gollub G. [et al.]. Karte der natürlichen Vegetation Europas. Maßstab 1 : 2 500 000. Münster, Germany, 2000/2003.
20. Mucina L., Bültmann H., Dierßen K. [et al.]. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Appl. Veg. Sci. 2016. Vol. 19 (1). P. 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
21. Семенищенков Ю. А. Широколиственные леса Европейской России в опубликованной иерархической флористической классификационной системе (Mucina et al., 2016): дискуссионные вопросы и нерешенные проблемы // Ботаника в современном мире : тр. XIV Съезда Русского ботанического общества и конф. (г. Махачкала, 18–23 июня 2018 г.). Махачкала, 2018. Т. 2. С. 131–134.
22. Braun-Blanquet J. Pflanzensoziozoologie. Wien ; New-York, 1964. 865 s. <https://doi.org/10.1007/978-3-7091-8110-2>
23. Семенищенков Ю. А., Булохов А. Д., Волкова Е. М., Полуянов А. В. База данных по мезофитным широколиственным лесам Юго-Запада России // Растительность Восточной Европы и Северной Азии : материалы II Междунар. науч. конф. (г. Брянск, 12–14 октября 2020 г.). Брянск, 2020. С. 51.
24. Goncharenko I. V., Semenishchenkov Yu. A., Tsakalos J. L., Mucina L. Thermophilous oak forests of the steppe and forest-steppe zones of Ukraine and Western Russia // Biologia. 2020. Vol. 75. P. 337–353. doi: 10.2478/s11756-019-00413-w.
25. Hadač E., Sofron J. Notes on syntaxonomy of cultural forest communities // Folia Geobotanica & Phytotaxonomica. 1980. Vol. 15 (3). P. 245–258.
26. Zerbe S. The differentiation of anthropogenous forest communities: a synsystematical approach // Mitt. Naturwiss. Ver. Steiermark. 2003. Vol. 133. P. 109–117.
27. Ellenberg H. Vegetation Ecology of Central Europe. Cambridge : Cambridge University Press, 2009. 756 p.
28. Vegetace České republiky. 4. Lesní a křovinná vegetace. Vyd. 1. Praha : Academia, 2013. 551 s.
29. Тихонова Е. В., Пестерова О. А., Семенищенков Ю. А. Синтаксономический анализ искусственных лесов Юго-Западного Подмосковья // Изв. СамНЦ РАН. 2012. № 1–4. С. 1135–1138.
30. Морозова О. В., Семенищенков Ю. А., Тихонова Е. В. [и др.]. Неморальнотравные ельники Европейской России // Растительность России. 2017. № 31. С. 33–58.
31. Мартыненко В. Б., Широких П. С., Султангареева Л. А., Миркин Б. М. Динамика растительности на вырубках Южно-Уральского региона: основные итоги исследований Уфимской геоботанической школы // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2018. № XII (3). С. 17–30.
32. Westhoff V., Maarel E. van der. The Braun-Blanquet approach // Classification of plant communities. Hague, 1978. P. 287–399. https://doi.org/10.1007/978-94-009-9183-5_9
33. Булохов А. Д., Соломещ А. И. Эколого-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья России. Брянск, 2003. 359 с.
34. Walter H. Vegetationszonen und Klima: der ökologischer Gliederung der Biogeosphäre. Stuttgart : Ulmar, 1977. 309 s.
35. Клеопов Ю. Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев : Наукова думка, 1990. 359 с.
36. Булохов А. Д. Фитоиндикация и ее практическое применение. Брянск : РИО БГУ, 2004. 245 с.
37. Ellenberg H., Weber H. E., Düll R. [et al.]. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta Geobotanica. 1992. Vol. 18. S. 1–258. <https://doi.org/10.1002/fedr.19931040323>
38. Tichý L. JUICE, software for vegetation classification // Journ. Veg. Sci. 2002. Vol. 13. P. 451–453. [https://doi.org/10.1658/1100-9233\(2002\)013\[0451:JSFVC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2002)013[0451:JSFVC]2.0.CO;2)
39. The Euro+Med PlantBase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. URL: <http://www.emplantbase.org/home.html> (дата обращения: 08.08.2020).
40. Гласко М. П., Гольева С. А., Сычева С. А., Бурова О. В. Ландшафты Донского побоища: возвращение утраченного // Тр. ГИМ. 2005. Vol. 150. С. 227–256.
41. Kottek M., Grieser J., Beck Ch. [et al.]. World Map of the Köppen-Geiger Climate Classification Updated // Meteorologische Zeitschrift. 2006. Vol. 15 (3). P. 259–263. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2006/0130>
42. Erdős L., Ambarli D., Anenkhonov O. A. [et al.]. The edge of two worlds: A new review and synthesis on Eurasian forest-steppes // Appl. Veg. Sci. 2018. Vol. 21 (3). P. 1–18. <https://doi.org/10.1111/avsc.12382>
43. Семенищенков Ю. А. Дискуссионные вопросы синтаксономии ксеромезофитных широколиственных лесов Юго-Западного Нечерноземья России // Изв. СамНЦ РАН. 2012. Т. 14, № 1 (4). С. 1117–1120.
44. Булохов А. Д., Семенищенков Ю. А. Ботанико-географические особенности ксеромезофитных широколиственных лесов союза *Quercion petraeae* Zólyomi et Jakucs ex Jakucs 1960 Южного Нечерноземья России // Бюллетень Брянского отделения Русского ботанического общества. 2013. № 1 (1). С. 10–24.
45. Булохов А. Д., Харин А. В. Растительный покров Брянска и его пригородной зоны: (синтаксономия и мониторинг) / под ред. Л. М. Ахромеева. Брянск : РИО БГУ, 2008. 311 с.
46. Коломыц Э. Г. Бореальный экотон и географическая зональность : атлас-монография. М., 2003. 390 с.
47. Мартыненко В. Б., Широких П. С., Султангареева Л. А., Миркин Б. М. Вклад экотонного эффекта в фиторазнообразие широколиственных лесов Южного Урала // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2007. Т. 112, вып. 4. С. 37–41.
48. Мартыненко В. Б. Синтаксономия лесов Южного Урала как теоретическая основа развития системы их охраны : дис ... докт. биол. наук. Уфа, 2009. 605 с.

49. Раменский Л. Г. Основные закономерности растительного покрова и методы их изучения // Вестник опытного дела Средне-Черноземной области. Воронеж, 1924. Январь–февраль. С. 37–73.
50. Grime J. P. Declining plant diversity: empty niches or functional shifts? // Journ. Veg. Sci. 2009. Vol. 13 (4). P. 457–460. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02072.x>
51. Kozhevnikova M. V., Prokhorov V. E., Savel'ev A. A. Predictive modeling of the distribution of plant communities of the order *Quercetalia pubescenti-petraeae* Klika 1933 // Tomsk State University Journ. of Biology. 2019. № 4. P. 59–73.
52. Шереметьева И. С., Хорун Л. В., Щербаков А. В. Конспект флоры сосудистых растений Тульской области. Тула, 2008. 274 с.
53. Jakubowska-Gabara J. Decline of *Potentillo albae-Quercetum* Libb. 1933 phytocoenoses in Poland // Vegetatio. 1996. Vol. 124 (1). P. 45–59. <https://doi.org/10.1007/BF00045143>

References

1. *Rastitel'nost' evropeyskoy chasti SSSR* = Vegetation of the European part of the USSR. Leningrad: Nauka, 1980:429. (In Russ.)
2. Poluyanov A.V. *Sintaksonomiya rastitel'nosti i sostav flory yugo-zapada Tsentral'nogo Chernozem'ya kak osnova botaniko-geograficheskogo rayonirovaniya: dis. dokt. biol. Nauk* = The syntaxonomy of vegetation and the composition of the flora of the south-west of the Central Chernozem region as the basis for botanical-geographical zoning: thesis of Doctor of Biological Sciences. Bryansk, 2013:646. (In Russ.)
3. Semenishchenkov Yu.A. *Ekologo-floristicheskaya klassifikatsiya kak osnova botaniko-geograficheskogo rayonirovaniya i okhrany lesnoy rastitel'nosti basseyna Verkhnego Dnepra (v predelakh Rossiyskoy Federatsii): dis. dokt. biol. Nauk* = Ecological-floristic classification as the basis for botanical-geographical zoning and protecting forest vegetation in the Upper Dnieper basin (within the Russian Federation): thesis of Doctor of Biological Sciences. Ufa, 2016:558. (In Russ.)
4. Volkova E.M. *Bolota Srednerusskoy vozvyshennosti: genezis, strukturno-funktsional'nye osobennosti i prirodookhrannoe znachenie: dis. dokt. biol. nauk* = Swamps of the Central Russian Upland: genesis, structural and functional features and nature conservation value: thesis of Doctor of Biological Sciences. Saint-Petersburg, 2018:453. (In Russ.)
5. Gonyanyy M.I., Aleksandrovskiy A.A., Glasko M.R. *Severnaya lesostep' basseyna Verkhnego Dona vo vremya Kulikovskoy bitvy* = Northern forest-steppe of the Upper Don basin during the Battle of Kulikovo. Moscow, 2007:208. (In Russ.)
6. Tsvetkov M.A. *Izmenenie lesistosti Evropeyskoy Rossii s kontsa XVII stoletiya po 1914 god* = Change in the forest cover of European Russia from the end of the XVII century to 1914. Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1957:214. (In Russ.)
7. Burova O.V. Stages of development and anthropogenic transformation of forest-steppe landscapes in the Upper Don basin. *Problemy izucheniya i vosstanovleniya landshaftov lesostepnoy zony: istoriko-kul'turnye i prirodnye territorii: sb. nauch. st.* = Problems of studying and restoring landscapes of the forest-steppe zone: historical, cultural and natural territories: collection of articles. Tula, 2018;4:7–11. (In Russ.)
8. KurnaeV S.F. Tula tree entanglements, their nature and scientific and economic significance. *Zhivaya priroda* = Wild life. 1980;3:86–99. (In Russ.)
9. Fedotov V.I., Vasil'ev V.M. *Zemlya Tul'skaya: (Priroda, landshafty i ikh okhrana)* = Tula land (Nature, landscapes and their preservation). Tula: Priokskoe kn. izd-vo, 1979:222. (In Russ.)
10. Ignatenko O.S. Vegetation. *Poseym'e* = Poseymye. Voronezh, 1983:45–53. (In Russ.)
11. *Krasnaya kniga: osobo okhranyaemye prirodnye territorii Tul'skoy oblasti* = Red book: specially protected natural areas of the Tula region. Tula, 2007:316. (In Russ.)
12. Volkova E., Burova O. Natural conditions of the Kulikovo Field (Tula region). *Steppes and Semi-Natural Dry Grasslands: Ecology, Transformation and Restoration: Book of Abstracts and Excursion Guides of the 11th European Dry Grassland Meeting (5–15th June 2014)*. Tula, 2014:80–88.
13. Smirnova O.V. ed. *Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* = East European forests: history in the Holocene and modern times. Moscow, 2004;2:575. (In Russ.)
14. Alekhin V.V. *Rastitel'nost' i geobotanicheskie rayony Moskovskoy i sopredel'nykh oblastey* = Vegetation and geobotanical zones of the Moscow region and adjacent areas. Moscow, 1947:71. (In Russ.)
15. Levitskiy S.S. Geobotanical studies in the south-eastern part of the Tula province. *Materialy k izucheniyu flory i fauny Tsentral'no-Promyshlennoy oblasti* = Materials for the study of flora and fauna of the Central Industrial Region. Moscow, 1927:7–10. (In Russ.)
16. Semenishchenkov Yu.A., Volkova E.M., Burova O.V. About the new association of the *Aceri tatarici-Quercion* Zólyomi Union 1957 on the territory of the Kulikovo Pole nature reserve (Tula region). *Izv. SamNTs RAN* = Izvestia of Samara Scientific Center of RAS. 2013;15(3):405–414. (In Russ.)
17. Semenishchenkov Yu.A., Volkova E.M., Burova O.V. Broad-leaved forests of the south-east of the Tula region. *Botanicheskiy zhurnal* = Botanical journal. 2019;104(5):73–97. (In Russ.)
18. Semenishchenkov Yu.A., Poluyanov A.V. Steppe broad-leaved forests of the *Aceri tatarici-Quercion* Zólyomi Union 1957 on the Central Russian Upland. *Rastitel'nost' Rossii* = Vegetation of Russia. 2014;24:101–123. (In Russ.)
19. Bohn U., Neuhausl R., Gollub G. [et al.]. *Karte der natürlichen Vegetation Europas. Maßstab 1 : 2 500 000*. Münster, Germany, 2000/2003.

20. Mucina L., Bültmann H., Dierßen K. [et al.]. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Appl. Veg. Sci.* 2016;19(1):3–264. Available at: <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
21. Semenishchenkov Yu.A. Broad-leaved forests of European Russia in published hierarchical floristic classification system (Mucina et al., 2016): questions under discussion and unsolved problems. *Botanika v sovremennom mire: tr. XIV S"ezda Russkogo botanicheskogo obshchestva i konf. (g. Makhachkala, 18–23 iyunya 2018 g.)* = Botany in the modern world: proceedings of XIV Conference of Russian Botanical Society (Makhachkala, 18–23 June, 2018). Makhachkala, 2018;2:131–134. (In Russ.)
22. Braun-Blanquet J. *Pflanzensoziologie*. Wien; New-York, 1964:865. Available at: <https://doi.org/10.1007/978-3-7091-8110-2>
23. Semenishchenkov Yu.A., Bulokhov A.D., Volkova E.M., Poluyanov A.V. Database on Mesophytic Broad-Leaved Forests of South-West Russia. *Rastitel'nost' Vostochnoy Evropy i Severnoy Azii: materialy II Mezhdunar. nauch. konf. (g. Bryansk, 12–14 oktyabrya 2020 g.)* = Vegetation of Eastern Europe and Northern Asia: proceedings of II International Scientific Conference (Bryansk, 12–14 October, 2020). Bryansk, 2020:51. (In Russ.)
24. Goncharenko I.V., Semenishchenkov Yu.A., Tsakalos J.L., Mucina L. Thermophilous oak forests of the steppe and forest-steppe zones of Ukraine and Western Russia. *Biologia*. 2020;75:337–353. doi: 10.2478/s11756-019-00413-w.
25. Hadač E., Sofron J. Notes on syntaxonomy of cultural forest communities. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*. 1980;15(3):245–258.
26. Zerbe S. The differentiation of anthropogenous forest communities: a synsystematical approach. *Mitt. Naturwiss. Ver. Steiermark*. 2003;133:109–117.
27. Ellenberg H. *Vegetation Ecology of Central Europe*. Cambridge: Cambridge University Press, 2009:756.
28. *Vegetace České republiky. 4. Lesní a křovinná vegetace. Vyd. 1* = Forest and shrub vegetation. Vol.1. Praha: Academia, 2013:551.
29. Tikhonova E.V., Pesterova O.A., Semenishchenkov Yu.A. Syntaxonomic analysis of man-made forests of South-West Moscow Region. *Izv. SamNTs RAN* = Izvestia of Samara Scientific Center of RAS. 2012;1–4:1135–1138. (In Russ.)
30. Morozova O.V., Semenishchenkov Yu.A., Tikhonova E.V. [et al.]. Nemoral-grassy spruce forests of European Russia. *Rastitel'nost' Rossii* = Vegetation of Russia. 2017;31:33–58. (In Russ.)
31. Martynenko V.B., Shirokikh P.S., Sultangareeva L.A., Mirkin B.M. Vegetation dynamics on forest openings of the South Urals region: main research results of Ufa geobotanical school. *Fitoraznoobrazie Vostochnoy Evropy* = Phytodiversity of Eastern Europe. 2018;XII(3):17–30. (In Russ.)
32. Westhoff V., Maarel E. van der. The Braun-Blanquet approach. *Classification of plant communities*. Hague, 1978:287–399. Available at: https://doi.org/10.1007/978-94-009-9183-5_9
33. Bulokhov A.D., Solomeshch A.I. *Ekologo-floristicheskaya klassifikatsiya lesov Yuzhnogo Nechernozem'ya Rossii* = Ecological-floristic classification of forests of the Southern non-black earth area of Russia. Bryansk, 2003:359. (In Russ.)
34. Walter H. *Vegetationzonen und Klima: der ökologischer Gliederung der Biogeosphäre*. Stuttgart: Ulmar, 1977:309.
35. Kleopov Yu.D. *Analiz flory shirokolistvennykh lesov evropeyskoy chasti SSSR* = Analysis of the flora of the USSR European part. Kiev: Naukova dumka, 1990:359. (In Russ.)
36. Bulokhov A.D. *Fitoindikatsiya i ee prakticheskoe primeneniye* = Phytoindication and its practical application. Bryansk: RIO BGU, 2004:245. (In Russ.)
37. Ellenberg H., Weber H.E., Düll R. [et al.]. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*. 1992;18:1–258. Available at: <https://doi.org/10.1002/fedr.19931040323>
38. Tichý L. JUICE, software for vegetation classification. *Journ. Veg. Sci.* 2002;13:451–453. Available at: [https://doi.org/10.1658/1100-9233\(2002\)013\[0451:JSFVC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2002)013[0451:JSFVC]2.0.CO;2)
39. *The Euro+Med PlantBase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity*. Available at: <http://www.emplantbase.org/home.html> (accessed 08.08.2020).
40. Glasko M.P., Gol'eva S.A., Sycheva S.A., Burova O.V. Landscapes of the Don battle: restitution. *Tr. GIM* = Proceedings of the State Historical Museum. 2005;150:227–256. (In Russ.)
41. Kottek M., Grieser J., Beck Ch. [et al.]. World Map of the Köppen-Geiger Climate Classification Updated. *Meteorologische Zeitschrift*. 2006;15(3):259–263. Available at: <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2006/0130>
42. Erdős L., Ambarli D., Anenkhonov O.A. [et al.]. The edge of two worlds: A new review and synthesis on Eurasian forest-steppes. *Appl. Veg. Sci.* 2018;21(3):1–18. Available at: <https://doi.org/10.1111/avsc.12382>
43. Semenishchenkov Yu.A. Discussion issues of syntaxonomy of xeromesophytic broad-leaved forests of the South-Western Non-Black Earth Area of Russia. *Izv. SamNTs RAN* = Izvestia of Samara Scientific Center of RAS. 2012;14(1):1117–1120. (In Russ.)
44. Bulokhov A.D., Semenishchenkov Yu.A. Botanical and geographical features of xeromesophytic broad-leaved forests of Quercion petraeae Zólyomi et Jakucs ex Jakucs Union 1960 in the Southern Non-Black Earth Area of Russia. *Byulleten' Bryanskogo otdeleniya Russkogo botanicheskogo obshchestva* = Bulletin of Bryansk branch of Russian Botanical Society. 2013;1(1):10–24. (In Russ.)
45. Bulokhov A.D., Kharin A.V. *Rastitel'nyy pokrov Bryanska i ego prigorodnoy zony: (sintaksonomiya i monitoring)* = Vegetation cover of Bryansk and its natural zone (syntaxonomy and monitoring). Bryansk: RIO BGU, 2008:311. (In Russ.)
46. Kolomyts E.G. *Boreal'nyy ekoton i geograficheskaya zonal'nost': atlas-monografiya* = Boreal ecotone and geographical zoning: atlas-monograph. Moscow, 2003:390. (In Russ.)

47. Martynenko V.B., Shirokikh P.S., Sultangareeva L.A., Mirkin B.M. Contribution of the ecotonic effect to the phytodiversity of broad-leaved forests in the Southern Urals. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskii* = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series. 2007;112(4):37–41. (In Russ.)
48. Martynenko V.B. *Sintaksonomiya lesov Yuzhnogo Urala kak teoreticheskaya osnova razvitiya sistemy ikh okhrany: dis dokt. biol. nauk* = Syntaxonomy of Southern Urals forests as a theoretical basis for developing the system of their protection: thesis of Doctor of Biological Sciences. Ufa, 2009:605. (In Russ.)
49. Ramenskiy L.G. Basic patterns of vegetation cover and methods of their study. *Vestnik opytnogo dela Sredne-Chernozemnoy oblasti* = Bulletin of Experimenting of the Middle Black-Earth Region. Voronezh, 1924:37–73. (In Russ.)
50. Grime J.P. Declining plant diversity: empty niches or functional shifts? *Journ. Veg. Sci.* 2009;13(4):457–460. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02072.x>
51. Kozhevnikova M.V., Prokhorov V.E., Savel'ev A.A. Predictive modeling of the distribution of plant communities of the order Quercetalia pubescenti-petraeae Klika 1933. *Tomsk State University Journ. of Biology.* 2019;4:59–73.
52. Sheremet'eva I.S., Khorun L.V., Shcherbakov A.V. *Konspekt flory sosudistykh rasteniy Tul'skoy oblasti* = Floristic notes on vascular plants of the Tula region. Tula, 2008:274. (In Russ.)
53. Jakubowska-Gabara J. Decline of Potentillo albae-Quercetum Libb. 1933 phytocoenoses in Poland. *Vegetatio.* 1996;124(1):45–59. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF00045143>