

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов
Российской академии наук

На правах рукописи

**Луговая
Дарья Леонидовна**

**Роль экотопических и антропогенных факторов в
формировании видового и структурного разнообразия
южнотаежных лесов (восток Костромской области)**

(03.00.16 – экология)

Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
профессор О.В. Смирнова

Москва - 2008

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ГЛАВА 1. Физико-географическая характеристика востока Костромской области.....	6
1.1. Природные условия района исследования.....	6
1.2. Ключевые участки и охрана лесов.....	14
ГЛАВА 2. Методология, методы и материалы исследования.....	20
2.1. Методология исследования.....	20
2.2. Методика и материалы исследований растительности и почв.....	29
2.3. Методика и материалы исследования динамики лесного покрова за последние столетия по письменным источникам.....	39
ГЛАВА 3. Антропогенные преобразования лесного покрова территории исследования.....	41
3.1. История природопользования и динамика лесного покрова.....	42
3.2. Изменение территории распространения некоторых древесных видов за последние столетия.....	61
ГЛАВА 4. Основные варианты восстановительных сукцессий.....	69
4.1. Характеристика основных вариантов сукцессионных рядов на различных поверхностных отложениях.....	69
4.2. Факторы формирования сукцессионных сообществ и их разнообразия.....	88
ГЛАВА 5. Вклад экотопических и антропогенных факторов в формирование растительности и почв поздне-сукцессионных лесных сообществ Кологривского ключевого участка.....	94
5.1. Типология и характеристика лесных сообществ.....	94
5.2. Пространственная структура лесного покрова.....	113
5.3. Различия в видовом составе сообществ в зависимости от экотопических и антропогенных факторов.....	117
5.4. Прогноз динамики лесного покрова Кологривского ключевого участка при естественном развитии.....	127
ВЫВОДЫ.....	140
Список использованных источников.....	142

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Длительные антропогенные преобразования изменили состав, структуру и продуктивность лесных экосистем, практически превратив весь лесной покров в огромную сукцессионную систему. В то же время необходимость решения проблемы реализации лесными экосистемами их основных экологических функций, в том числе функции сохранения биоразнообразия, требует от исследователей теоретически обоснованных региональных разработок по оценке сукцессионного статуса лесных массивов и предложений по организации экологически ориентированного лесопользования. Для этого необходимо на локальном и региональном уровнях проводить комплексные исследования растительности, почв, экотопов и собирать сведения об особенностях природопользования. Это позволит оценить причины, направления и темпы сукцессионных процессов, выявить рефугиумы природных экосистем и дать оценку возможностей восстановления природных лесов.

Цель работы – определить роль экотопических факторов и особенностей природопользования в формировании структуры и в динамике лесной растительности востока Костромской области.

Задачи работы:

1. обобщить данные по истории природопользования, определившего современный состав и структуру лесов региона;
2. определить сукцессионное состояние лесных сообществ региона и дать характеристику основных вариантов сукцессий, обусловленных особенностями природопользования;
3. провести анализ растительности, почв и особенностей экотопов поздне-сукцессионных сообществ Кологривского ключевого участка;
4. составить долгосрочный прогноз естественного развития сообществ Кологривского ключевого участка.

Научная новизна и практическая значимость работы. Впервые обобщены историко-архивные и литературные данные по истории хозяйственного освоения

лесов региона и выявлены антропогенно обусловленные изменения ареалов некоторых видов деревьев-эдификаторов. На основе анализа проведенных автором геоботанических, почвенных и геоморфологических исследований и обобщения сведений об истории природопользования впервые для востока Костромской области выделены основные варианты сукцессионных рядов лесных сообществ и определены параметры их биологического разнообразия. Впервые проведен сопряженный анализ сукцессионного статуса сообществ, характеристик экотопов и особенностей антропогенного использования лесов Кологривского ключевого участка. На этой основе составлена обобщенная сукцессионная схема сообществ исследованного региона и выявлена роль экотопических и антропогенных факторов в формировании видового разнообразия лесных сообществ.

На основе таксационных и геоботанических данных о лесах Кологривского ключевого участка составлен модельный прогноз естественной динамики древесной синусии, для которого была применена имитационная модель FORRUS-S (Chumachenko et al., 1996; Чумаченко и др., 1997; Chumachenko et al., 2003; Восточноевропейские..., 2004).

Результаты исследования были использованы при обосновании природоохранных режимов в создаваемой сети охраняемых территорий регионального уровня Костромской и Архангельской областей. Полученные данные могут быть использованы для мониторинга состояния охраняемых лесов, в частности ГПЗ «Кологривский лес», и для успешного планирования лесохозяйственных мероприятий в подзоне южной тайги. Геоботанические и почвенные данные вошли в базу данных ЦЭПЛ РАН по лесным растительным сообществам и используются его специалистами.

Апробация работы. Основные положения и результаты работы были представлены и обсуждены на XI Молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2004), VIII Молодежной конференции ботаников в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 2004), I (IX) Международной Конференции молодых ботаников в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 2006), Международной научной конференции «Лесное почвоведение: Итоги, проблемы, перспективы» (Сыктывкар, 2007), III Всероссийской школе-конференции

«Актуальные проблемы геоботаники» (Петрозаводск, 2007), III Всероссийской научной конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Пушино, 2008), XV Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2008).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 9 работ, 2 из них в изданиях, рекомендованных ВАК Российской Федерации.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы. Работа изложена на 163 страницах и содержит 10 таблиц, 20 рисунков. Список литературы включает 264 наименования, в том числе 27 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает искреннюю признательность научному руководителю д.б.н. проф. О.В. Смирновой за поддержку, полезные советы и критику, д.б.н. Л.Б. Заугольной, д.б.н. С.И. Чумаченко и к.б.н. Л.Г. Ханиной за консультации. Автор благодарен М.Ю. Вдовитченко, к.б.н. Т.Ю. Браславской, А.П. Столповскому и С.Б. Лукацкому за помощь в сборе полевых данных и всем сотрудникам Лаборатории структурно-функциональной организации лесных экосистем ЦЭПЛ РАН, участие и советы которых способствовали завершению работы.

ГЛАВА 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОСТОКА КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТИ

1.1. Природные условия района исследования

Объектами исследования выбраны девять ключевых участков на востоке Костромской области. Изучение репрезентативных для территории участков является традиционным подходом при биологических, географических и экологических исследованиях на разных пространственных уровнях. Такие участки используются, как правило, и в целях мониторинга, в том числе природоохранного (Olson, Dinerstein, 1998; Атлас..., 2003). Участки расположены в лесных массивах Кологривского, Чухломского, Парфеньевского, Межевского, Павинского, Вохомского, Мантуровского, Поназыревского и Шарьинского районов Костромской области, один участок в Даровском районе Кировской области на границе с Костромской областью (рис. 1_1). Территория исследования находится в центре Европейской части России, в пределах Восточно-Европейской равнины и относится к бассейну Верхней Волги и ее левых притоков – рек Унжа и Ветлуга (Атлас Костромской области, 1975).

Климат

Климат умеренно-континентальный, с умеренно теплым летом и умеренно суровой и снежной зимой (Масалев, 1973). Средние температуры: января – минус 12°C, июля – плюс 18°C. Осадков около 600 мм в год, максимум приходится на летний период. Вегетационный период длится 110-140 дней. Абсолютный минимум температуры воздуха составляет минус 46-50°C. Максимальная плюсовая температура – 34-37°C. Зима на севере области значительно длиннее, чем в южных ее районах, а лето – короче. Абсолютный максимум при оттепелях - плюс 3-4°C. В июле абсолютный минимум при резких похолоданиях в некоторые годы может быть плюс 2-3°C на юго-западе и 0-1°C на севере.

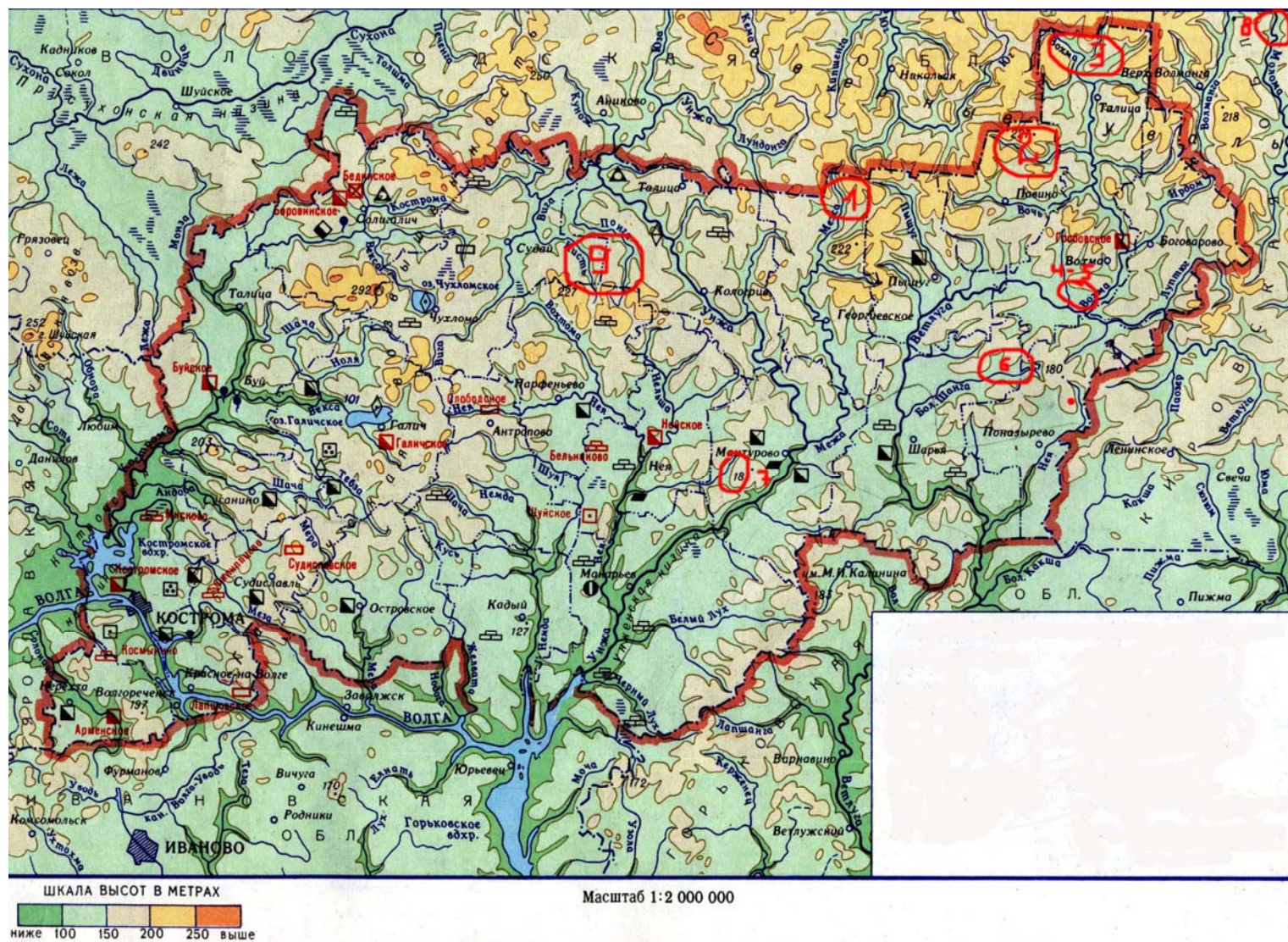


Рис. 1_1. Расположение ключевых участков (показано красной линией) на физической карте Костромской области (Атлас Костромской области, 1975)

Изменчивость месячных сумм осадков по годам довольно велика, особенно в теплый период, когда месячные суммы могут значительно отклоняться от многолетних средних значений. Преобладающим направлением ветра зимой является юго-западное и южное; весной – юго-западное и северо-западное; летом – западное, а на востоке области – западное и северное; осенью всюду преобладает юго-западное направление ветра. На территории района исследования часто происходят ветровалы и ветроломы.

Геологическое строение

Территория востока Костромской области относится к Верхнему Поволжью и представляет собой холмистую равнину, расчлененную многочисленными речными долинами (Мильков, 1953; Масалев, 1973; Костромская..., 1997). В геологическом строении территории принимают участие отложения двух систем: юрской и меловой. Отложения нижнего триаса представлены континентальной толщей пестроцветных песков, песчаников, глин, алевролитов общей мощностью до 200 м и более. На их размытой поверхности залегают морские пески и глины верхней юры общей мощностью 20-30 м. Юрские отложения залегают в понижениях поверхности нижнетриасовых слоев. В долинах они частично или полностью размыты и лучше всего сохранились на водоразделах. Четвертичный покров представлен прерывистым маломощным горизонтом валунных суглинков и супесей с гальками и валунами (днепровская морена). Мощность морены от 1-2 до 8-10 м. В понижениях доледникового рельефа морена нередко подстилается древнеаллювиальными и флювиогляциальными песками с прослоями суглинков, гравия, галек и валунов. Мощность их резко колеблется, достигая местами 10-15 м. На водоразделах и склонах поверх морены или непосредственно на коренных породах залегают покровные суглинки мощностью 2-3 м (Москвитин, 1958; Геоморфолого-неотектоническое..., 1984).

Ландшафты и рельеф

Физико-географическая дифференциация на уровне провинций и районов определяется различным наследием ледниковых эпох в виде сочетания

разновозрастных моренных и водно-ледниковых форм рельефа и почвообразующих отложений. Локальное значение имеют выходы дочетвертичных пород, с которыми связаны районы повышенного минерального питания.

Согласно монографии «Физико-географическое районирование нечерноземного центра» (1963) и районированию А.Г. Исаченко (1991), участки в Межевском, Павинском и Вохомском районах на северо-востоке Костромской области относятся к южнотаежной провинции *Северных Увалов* (Ветлужско-Северодвинский район), по которым проходит водораздел рек Волги и Северной Двины. Северная, приводораздельная часть, представляет собой слабоволнистую равнину. Южная часть – сильно расчлененная эрозионная равнина. Высоты возвышенности в пределах 150-220 м. Абсолютная высота до 293 м. Поверхность расчленена текущими на юг правыми притоками р. Ветлуга — рр. Вохма и Пыщуг, а также рр. Унжа и Межа (Москвитин, 1958; Костромская..., 1997). Около этих рек и их основных притоков глубина расчленения достигает 40-50 м. Особенно глубоко (до 60-80 м) и густо расчленена территория между реками Межей и Вохмой. Интенсивность эрозионного расчленения местами здесь весьма значительна и проявляется в образовании и росте свежих оврагов (окрестности городов Вохма, Боговарово). Водораздельные формы около крупных рек представлены холмами и увалами с округлыми или плоскими вершинами. Центральные части междуречий отличаются сравнительно редкой сетью неглубоких эрозионных понижений с длинными пологими склонами. Здесь располагаются плоские и плосковолнистые водораздельные плато, слабо расчлененные эрозионной сетью. Четвертичный покров представлен маломощным (от 1-2 до 8-10 м) горизонтом валунных суглинков и супесей с гальками и валунами (днепровская и московская морена) (Геологическая карта СССР, 1973). В понижениях доледникового рельефа морена нередко подстилается древнеаллювиальными и флювиогляциальными песками с прослоями суглинков, гравия, галек и валунов. На водоразделах и склонах поверх морены или непосредственно на коренных породах залегают покровные суглинки мощностью 2—3 м.

Основной тип ландшафтов – аккумулятивно-денудационный. Отличительные черты провинции Северных Увалов – возвышенный холмистый рельеф,

относительно близкое залегание коренных карбонатных пород при малой мощности четвертичных отложений, высокая эрозионная расчлененность. В местах выхода коренных пород в бассейне Вохмы сформировались редкие для Верхнего Поволжья ландшафты с наиболее плодородными в регионе дерново-карбонатными почвами, которые издавна подвергаются активной распашке.

Участки в Кологривском, Чухломском, Парфеньевском, Мантуровском, Поназыревском и Шарьинском районах относятся к *Ветлужско-Унженской провинции* (Физико-географическое районирование нечерноземного центра, 1963; Исаченко, 1991), расположенной вдоль рр. Ветлуга и Унжа. Ее обособление связано с преобладанием плоских водно-ледниковых песчаных равнин с высокой степенью заболоченности. Основная часть территории провинции находится между высотами 100-150 м, а северная – между 150-180 м. На междуречьях преобладают плоские и плосковолнистые славодреннированные поверхности. Эрозионный рельеф представлен плоскими холмистыми пологосклонными и увалистыми водоразделами и широкими долинами и лощинами. На поверхности практически повсеместно залегают разнотернистые флювиогляциальные пески с редкими гальками и валунами и древнеаллювиальные песчаные и супесчаные отложения мощностью 5-7 м (до 10-15 м). Под песками залегает маломощный прерывистый чехол валунного песчаного суглинка (днепровской морены), нередко замещенного слоем валунного материала (Спиридонов, 1978). Дреннированные водораздельные позиции заняты подзолистыми или дерново-подзолистыми почвами; славодреннированные позиции – торфянисто-подзолистыми глееватыми и глеевыми и перегнойно-дерновыми глеевыми почвами; замкнутые замедленно дренируемые участки – торфяно-перегнойными, перегнойными и болотными торфяными почвами (Государственная..., 1953; География почв..., 1972; Геоморфолого-неотектоническое..., 1984).

Ландшафтное разнообразие Костромской области в значительной степени обусловлено разновозрастностью плейстоценовых оледенений, что создает существенные контрасты в степени сохранности моренных холмов, особенно камов. Для ландшафтов Ветлужско-Унженской провинции и провинции Северные Увалы характерна меньшая контрастность рельефа и большая заболоченность, чем для

западной части области. Тип и состав четвертичных отложений оказывает решающее влияние на привлекательность ландшафтов для сельскохозяйственного освоения и расселения. Наиболее сильному антропогенному преобразованию подверглись ландшафты холмистых моренных и моренно-структурных равнин с чехлом лессовидных суглинков, наименьшему – ландшафты песчаных водно-ледниковых равнин (Мильков, 1953; Масалев, 1973).

Почвы

В качестве почвообразующих пород наиболее часто выступают ледниковые и водно-ледниковые отложения и продукты их переработки в переотложения флювиогляциальными потоками: моренные глины и суглинки, покровные пылеватые глины и суглинки, водно-ледниковые пески и супеси, двучленные отложения – пески и супеси на глинах и суглинках.

Около 80% территории области занято бедными почвами подзолистого типа (Максимович, 1973). Дерново-подзолистые почвы – наиболее распространенные почвы области, на которых ведется сельское хозяйство. Дерновые почвы имеют незначительное распространение на обизвесткованных почвообразующих породах и в поймах некоторых рек (Государственная..., 1953). Доля подзолистых почв значительна лишь в северных районах области. При сочетании болотного процесса с подзолистым в условиях временного избыточного увлажнения образуются торфянисто-подзолистые почвы, у которых под подзолистым горизонтом залегает немогущий слой очень грубого и кислого мохового торфа. При сочетании всех трех процессов, из которых ведущим является подзолистый, формируются дерново-подзолистые оглеенные почвы. Болотные почвы формируются в наиболее глубоких понижениях, часто это бывшие озера. Значительные площади в области переувлажнены, заболочены, засорены камнями (География почв..., 1972; Васильевская, 1989).

В провинции Северные Увалы описаны следующие виды подзолистых почв: глинистые и тяжелосуглинистые, среднесуглинистые, легкосуглинистые, супесчаные (Максимович, 1973). Все почвы в разной степени опесчанены и подстилаются мореной. Водораздельные дренированные пространства заняты сильно-

подзолистыми и дерново-сильноподзолистыми почвами; слабодренированные – торфянисто-подзолистыми глееватыми и глеевыми почвами; замедленно дренированные – торфяно-перегнойно-глеевыми и перегнойно-глеевыми лесными почвами. Сильно расчлененные склоны долин заняты дерновыми почвами. Преобладают темнохвойные леса, мелколиственные и смешанные мелколиственно-темнохвойные послерубочные лесные сообщества.

В Ветлужско-Унженской провинции описаны подзолистые типы почв: песчаные на древне-аллювиальных песках, песчаные и супесчаные, подстилаемые мореной, торфяно-подзолисто-глеевые, песчаные, подстилаемые пермскими глинами (Васильевская, 1989). Низкое плодородие почв – иллювиально-железистых подзолов – препятствует сельскохозяйственному освоению, поэтому в провинции много лесов, преимущественно сосновых. Локальная дифференциация лесной растительности связана с деятельностью частых лесных пожаров, а также с формированием верховых и низинных болот на террасах Унжи и Ветлуги (Структура и динамика..., 1989).

Ботанико-географическое положение

Территория относится к южной тайге – неморально-бореальной полосе восточноевропейских лесов (Заугольнова, Морозова, 2004). Эту зону называют также гемибореальной (Ahti et al., 1968).

Своеобразие растительного покрова территории исследования определяется особенностями его ботанико-географического положения (Иваненко, 1973; Письмеров, Асанова, 1977; Курнаев, 1982). Она непосредственно примыкает к той части Русской равнины, природа которой издавна привлекала внимание ученых как форпост сибирской тайги в пределах Восточной Европы. В системе ботанико-географического районирования (Лавренко, 1976; Растительность..., 1980) эта территория находится на севере подзоны южной тайги, в наиболее восточной части Валдайско-Онежской подпровинции Североевропейской таежной провинции, на границе с Камско-Печорско-Западноуральской подпровинцией Урало-Западносибирской таежной провинции Евразийской таежной (хвойно-лесной) области. Особенностью флоры Валдайско-Онежской подпровинции, имеющей

большую протяженность с запада на восток, является ее переходный характер – постепенное выпадение с юга на север и с запада на восток восточноевропейских видов и увеличение в тех же направлениях числа некоторых сибирских элементов (Прилепский, Карпухина, 1994).

Согласно геоботаническому районированию (Александрова, 1989) район расположен на севере подзоны южной тайги, на границе Северогаличского округа Северодвинско-Верхнеднепровской подпровинции Североевропейской таежной провинции и Среднеунженско-Верхневетлужского округа Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции Урало-Западносибирской таежной провинции Евразийской таежной (хвойно-лесной) области.

Территория востока Костромской области характеризуется господством лесов из ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) и переходных форм от ели европейской к ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), часто объединяемых в *Picea x fennica* (Растительность..., 1980), с участием пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.). Распространены также леса из сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), иногда с участием лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), мелколиственные леса из березы пушистой и повислой (*Betula pubescens* Ehrh., *B. pendula* Roth.) и осины (*Populus tremula* L.).

По территории исследования проходит северная граница ареала некоторых широколиственных видов: дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), клена остролистного (*Acer platanoides* L.), ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) и западная граница ареалов лиственницы сибирской и пихты сибирской. По мнению Н.В. Дылиса (1981) ареал сибирской лиственницы не заходит в пределы Русской равнины, и в Европейской части России распространена лиственница Сукачева (*Larix Sukaczewii* Dylis), которую он выделил в особый вид. Территория исследования граничит с широколиственно-пихтово-еловыми лесами Заволжья, в которых в качестве содоминантов выступают *Picea obovata*, *Abies sibirica* и *Tilia cordata* (Жилкин, 1928), и на некоторых участках проявляет с ними значительное сходство по видовому составу. Высказано мнение, что через восточную часть Костромской области проходит граница между подзонами южной и средней тайги (Прилепский, 1993).

Современное состояние лесов и лесопользование в Костромской области

Лесистость области сильно варьирует, в основном, в зависимости от интенсивности использования лесов в прошлом и на современном этапе. Исторически леса в юго-западной части области осваивались интенсивнее, чем в восточной и северо-восточной частях за счет большей плотности населения и лучших условий для сельского хозяйства. По данным начала XX в. (Дюбюк, 1912), в восточных уездах Костромской губернии, в бассейнах Унжи и Немды, леса занимали 78-81% общей площади, сохранялись обширные массивы старовозрастных лесов. В 1960-е гг. леса покрывали до 70% восточной части области, из них 45% были хвойные насаждения (Белозеров, 1966). Значительная часть хвойных лесов подверглась лесозаготовкам уже в последние десятилетия XX в. (Разумовский, 1980; Прилепский, 1993; Дудин, 2000; Леса Костромской области..., 2006).

В настоящее время леса области по лесохозяйственной терминологии представлены молодняками – 27,5%, средневозрастными – 34,4%, припевающими – 19,3%, спелыми и перестойными – 18,8% (Леса Костромской области..., 2006). В связи с интенсивной хозяйственной эксплуатацией лесонасаждений в области преобладают вторичные мелколиственные и смешанные леса с активным возобновлением хвойных видов: лиственные леса составляют 52,8%, хвойные – 47,2% от лесопокрытой площади (еловые леса – 23,9%) (Рысин, Савельева, 2002; Состав..., 2003). Более половины лесных площадей области (54%) расположены в сырых и влажных местах произрастания, на сухих почвах – 1% (Леса Костромской области..., 2006).

1.2. Ключевые участки и охрана лесов

Данное исследование основано на материалах, собранных в 2003-2006 гг. в экспедициях Центра по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН в рамках проекта «Разработка методологических основ мониторинга биоразнообразия лесов России в условиях глобальных изменений и возрастающих антропогенных нагрузок» и проекта Международного института леса «Создание сети особо охраняемых природных территорий Костромской области».

Перед началом полевых работ для выбора ключевых участков наземного обследования был проведен предварительный анализ данных дистанционного зондирования, лесотаксационных и литературных материалов. Для исследований были выбраны участки, которые по предварительным данным лучше других характеризуют природные особенности лесов. Часть участков рассматривалась как основа проектируемой региональной сети особо охраняемых территорий.

Местонахождения ключевых участков

(1) Леса северной части Родинского лесничества (Межевской лесхоз, 59°03'34''-59°11'34'' с.ш. и 45°03'01''-45°10'51'' в.д.) обследованы в 15-20 км к северу от пос. Центральный в водосборах верховьев притоков р. Межи – Мичуга, Конюга, Боровой Шохры.

(2) Леса Малопызмасского лесничества (Павинский лесхоз, 59°17'09''-59°17'54'' с.ш. и 46°07'43''-46°11'32'' в.д.) обследованы в 24 км от пос. Павино, в области слияния ручьев Шубот 1-й и Шубот 2-й и вдоль некоторых их притоков.

(3) Леса на севере Пеномского и Чабрского лесничеств (Вохомский лесхоз, 59°34'50''-59°36'03'' и 46°32'28''-46°35'41'' в.д.) находятся в 20 км к северо-западу от д. Талица, где занимают долину р. Вохмы и водосборы ее малых притоков – Полуденки, Карюга, Большого Петрюга, Молевницы.

Обследованные в северной части территории леса примыкают к границе между Костромской и Вологодской областями, и до недавнего времени считались лучше всего сохранившимися (Прилепский, 1993).

(4) На юге Вохомского района были обследованы леса в пойме и на первой надпойменной террасе р. Ветлуги, которые расчленены долинами малых притоков (Лекома, Вохмы и др.).

(5) Леса Крутогорского и Красноборского лесничеств Вохомского лесхоза и прилегающих колхозных лесничеств образуют массив на правом берегу р. Ветлуги напротив д. Малое Раменье и Марково, в 5 км к северу (58°44'54''-58°50'17'' с.ш. и 46°28'14''-46°38'21'' в.д.).

В конце XIX – начале XX в. леса в южной части Вохомского р-на подвергались массовым рубкам в связи с их близостью к сплавным рекам Ветлуге и

Вохме, а плодородные лессовидные суглинки массово распахивались. В связи с этим лесистость территории была незначительной (Жадовский, 1915). В течение XX в. лесная растительность восстанавливалась после этих нарушений.

(6) Леса участка в Васеневском и Шангском лесничествах Шарьинского лесхоза, в 20 км к северо-востоку от д. Зебляки, расположены в пределах срединной части пойменно-террасной лесоболотной местности Паозерского ландшафта, охватывающего бассейны притоков р. Ветлуга: долину р. Б. Шанга в верхнем и среднем течении, долину Б. Паозера целиком и их междуречье. Лесной покров представлен восстанавливающимися по гарям березняками и сосняками различного возраста на междуречьях и старовозрастными темнохвойными лесами вдоль малых рек и ручьев.

(7) Леса обширного массива сосняков на правом берегу р. Унжа к юго-западу от г. Мантурово в составе Карьковского, Мантуровского и Октябрьского лесничеств Мантуровского лесхоза ($58^{\circ}09'35''$ - $58^{\circ}16'48''$ с.ш. и $44^{\circ}16'47''$ - $44^{\circ}52'34''$ в.д.).

(8) В Кировской области исследования проведены в пограничном Костромской области Даровском районе ($59^{\circ}10'55''$ - $59^{\circ}12'48''$ с.ш. и $47^{\circ}18'57''$ - $47^{\circ}32'38''$ в.д.). Леса расположены в бассейне р. Молома и относятся к Лукинскому лесничеству Моломского лесхоза.

Ключевой участок «Кологривский» (9)

Детальные геоботанические, демографические, ландшафтные и почвенные исследования проведены в 2004-2006 гг. на территории бассейнов малых рек Понга, Лондушка, Сеха, Кисть (притоков первого и второго порядков р. Унжа) и Вохтома – притока р. Нея. Изученный участок относится к Варзенгскому и Октябрьскому лесничествам Кологривского лесхоза, Кистереченскому лесничеству Чухломского лесхоза и Вохтомскому лесничеству Парфеньевского лесхоза. Он частично входит в состав организованного в 2006 г. государственного природного заповедника «Кологривский лес» (рис. 1_2, 1_3).

С изученной территорией соседствует единственный, как считается (Кологривский лес, 1986; Коренные..., 1988), сохранившийся от антропогенной трансформации участок южнотаежных лесов на площади четырех кварталов

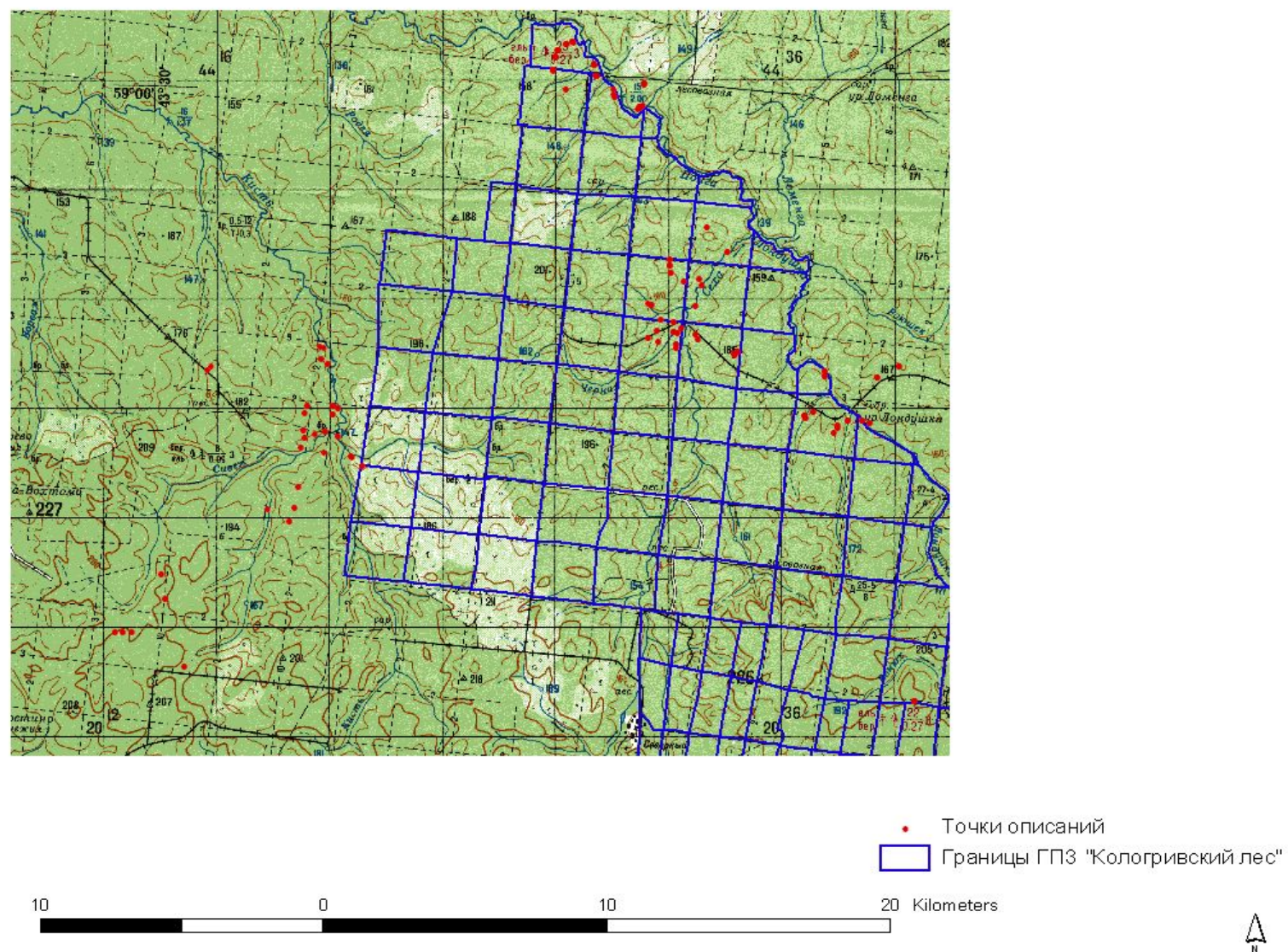


Рис. 1_2. Точки геоботанических и почвенных описаний на топографической карте Кологривского ключевого участка

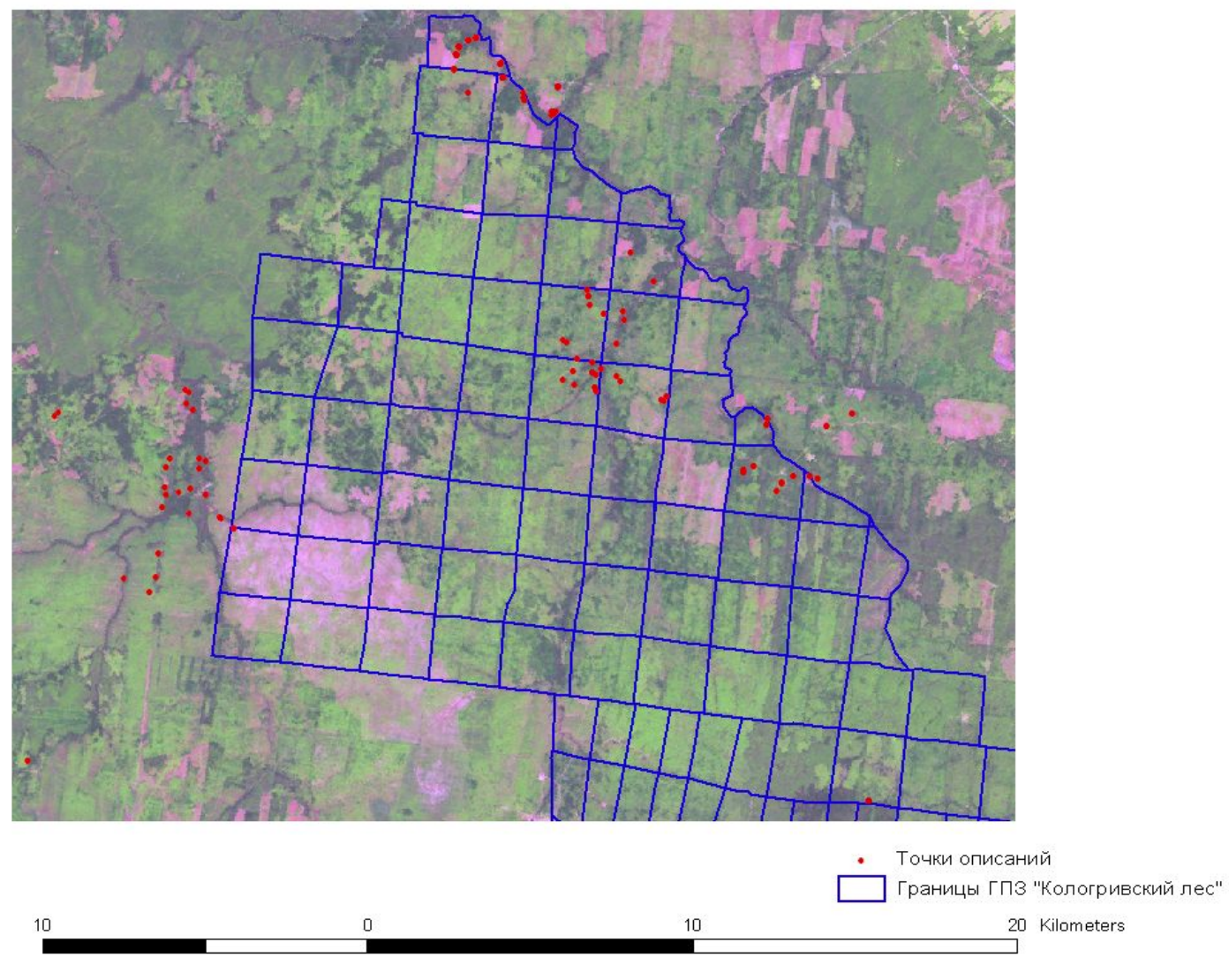


Рис. 1_3. Точки геоботанических и почвенных описаний на космическом снимке Landsat 7 ETM+ (2001, 2002) Кологривского ключевого участка

Варзенгского лесничества (918 га), расположенный в бассейне р. Вонюх и составляющий ядро заповедника. При изучении этого массива с 70-х годов XX в. накоплен большой объем данных по растительному и почвенному покрову (Орлов, Абатуров, Письмеров, 1980; Кологривский лес..., 1986; Особенности..., 1987; Письмеров, 1987; Яковлев, 1983а, 1983б). Недавние исследования соседних участков проведены в ходе проектирования заповедника после 2000 г. (Немчинова, 2005).

В настоящее время на территории заповедника в целом сохранились лишь отдельные небольшие (до 100 га) массивы старовозрастных темнохвойных и широколиственно-темнохвойных лесов, уцелевших от рубок и пожаров (рис. 1_3). Они приурочены к поймам и долинам рр. Нельша, Понга, Лондушка, Кисть, Юрманга, Сеха, Вонюх, Черная, Родля, Метенька, а также безымянных речек и ручьев. Именно они представляют наибольший интерес в данной работе, так как, видимо, в них представлены сообщества наиболее поздних сукцессионных стадий. В связи с этим Кологривский ключевой участок был исследован наиболее детально.

Основные площади ключевого участка «Кологривский» и заповедника в целом заняты производными сообществами на месте вырубок различной давности и гарями, реже – посадками лесных культур. Установление заповедного режима на этом ключевом участке означает начало беспрепятственного развития сукцессионных процессов (восстановительных смен, или демутаций), которые ранее постоянно прерывались антропогенными воздействиями. На территории также представлены участки, где хозяйственное воздействие прекратилось в разное время. Это позволит использовать пространственные ряды и группы сообществ с датированной историей природопользования для изучения направлений и механизмов восстановительных смен лесной растительности и их мониторинга.

ГЛАВА 2. МЕТОДОЛОГИЯ, МЕТОДЫ И МАТЕРИАЛЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Методология исследования

В соответствии с современными представлениями биологии и экологии растительный покров представляет собой пространственное сочетание различных сукцессионных стадий растительности, существенно преобразованной длительными антропогенными воздействиями, приведшими к изменениям состава, структуры и продуктивности природных сообществ (Восточноевропейские..., 1994; Сукцессионные, 1999; Оценка и сохранение..., 2000; Vera, 2000; Морозова, Кожаринов, 2001; Восточноевропейские..., 2004; Смирнова, 2004).

Учение о сукцессиях и климаксе возникло около ста лет назад, и было разработано применительно к растительным сообществам (Tansley, 1935; Clements, 1936). На начальном этапе развития фитоценологии и лесоведения господствовали представления о дискретности фито- и биогеоценозов, о совпадении границ биотических и абиотических единиц, а также о жестко детерминированных связях в сообществах, обусловленных средопреобразующей деятельностью эдификаторов (Clements, 1936; Сукачев, 1947). Процесс формирования климаксового сообщества описывали ограниченным числом последовательных стадий (этапов) развития сообществ, четко отличающихся одна от другой по доминирующим видам (Александрова, 1964).

На современном этапе изучения биогеоценологического покрова ведущими являются представление об иерархической организации природных комплексов разного пространственно-временного масштаба и концепция мозаично-циклической организации экосистем (Watt, 1947; Connell, Slatyer, 1977; Noble, Slatyer, 1980; Реймерс, 1990; The mosaic cycle..., 1991; Коротков, 1991; Биогеоценологический..., 1999; Восточноевропейские..., 2004).

В то же время, до сих пор существует неоднозначная трактовка взаимообусловленности сообществ на разных этапах сукцессии и типов экотопов

(Мильков, 1953; Морозов, 1970; Сукачев, 1975; Опп, 1985; Черных, 2002). Это связано с недостаточной изученностью изменения роли абиотических факторов в организации растительного сообщества по мере его сукцессионного развития. Господствовавшие ранее представления постулировали, что именно экотоп определяет видовой состав сообщества (Сочава, 1961; Сукачев, 1964; Солнцев, 1967). При этом практически не учитывались трансформирующая роль биоты и экзогенные воздействия на сообщества.

Современные данные свидетельствуют о том, что на поздних стадиях сукцессий сообщества менее жестко связаны с экотопом, чем на начальных стадиях, и в различных экотопических условиях возможно формирование сообществ одного и того же типа (Заугольнова, Есипова, 2000; Восточноевропейские..., 2004). Так в южнотаежных лесах, независимо от состава поверхностных отложений, на автоморфных позициях при спонтанном развитии в течение жизни нескольких поколений эдификаторов формируются широколиственно-темнохвойные неморально-бореальные травяные леса (Заугольнова, 2004).

Существенные продвижения в исследовании взаимоотношений растительности и экотопов возможны в том случае, если их изучение будет сопровождаться тщательными исследованиями истории природопользования. Так, полученные в последние десятилетия сведения об истории освоения и использования территории Восточной Европы показали существенное влияние на состав, структуру лесов и ареалы основных видов деревьев-эдификаторов основных типов природопользования, начиная с бронзового века (Восточноевропейские..., 1994; 2004; Vera, 2000; Смирнова и др., 2001).

Типология лесных сообществ

Выбор классификации диктуется целями исследования и особенностями объектов. В данной работе для адекватного отображения состава и структуры растительных сообществ на разных этапах сукцессий использована оригинальная методика классификации лесных сообществ, разработанная Л.Б. Заугольновой и О.В. Морозовой (2004, 2006; Мониторинг..., 2008). Данная методика объединяет традиции отечественной геоботаники и лесоведения (принцип доминирования по

В.Н. Сукачеву (1947, 1975), В.В. Алехину (1951) и др.) и принципы выделения единиц (синтаксонов), принятые в эколого-флористической классификации, основы которой разработаны Ж. Браун-Бланке (Миркин, Наумова, 1998). Результаты использования этой методики для характеристики лесов Европейской части России помещены в Базе «Ценофонд лесов Европейской России» (<http://mfd.cepl.rssi.ru/flora>) (2006).

Основной единицей в разработанной Л.Б. Заугольной и О.В. Морозовой классификации считается группа типов леса, выделяемая по комбинации двух признаков: составу древесного полога (вид или сочетание видов-доминантов) и структуре наземной растительности по доминирующей эколого-ценотической группе видов в травяно-кустарничковом и мохово-лишайниковом ярусах (Оценка и сохранение..., 2000). Подход, основанный на выделении типов сообществ по соотношению доминантов древесного яруса и экологически сходных групп видов (эколого-ценотических комплексов) (Смирнова, Ханина, Смирнов, 2004), хорошо использовать для оценки их сукцессионного статуса. Он позволяет установить связь между составом современного растительного покрова, значительно измененного вследствие хозяйственной деятельности человека, и свойствами экотопов.

Использование эколого-флористической классификации Ж. Браун-Бланке (Миркин, Наумова, 1998), официально признанной международным сообществом, позволяет устанавливать однозначное соответствие между вновь описанными сообществами и существующими в литературе данными. Кроме того, ее использование позволяет по наличию видов-детерминантов составить представление о характере восстановленной лесной растительности в том случае, если антропогенные воздействия не сильно изменили видовой состав травяного яруса. Такая ситуация часто возникает при рубках разного типа, которые в настоящее время являются (наряду с пожарами) основным типом антропогенных нарушений в лесном поясе.

Экологическая оценка лесной растительности

Накопление сведений о составе, структуре, границах растительных сообществ и крупные успехи экологии растений привели к представлению о том, что основное

свойство растительности – континуальность, а ее дискретное состояние (наличие четких границ между сообществами) есть в первую очередь следствие антропогенного расчленения непрерывного растительного покрова (Заугольнова, 1999, Смирнова, 2004). Представление о непрерывности растительного покрова (парадигма континуализма) основывалось на данных об экологической индивидуальности видов (Миркин, Розенберг, Наумова, 1989). Эти представления инициировали прямой и косвенный анализ экологических свойств множества совместно существующих видов и создание региональных экологических шкал (Ellenberg, 1974; Landolt, 1977; Цыганов, 1983). Широкое применение методов ординации видов по градиентам факторов среды (Whittaker, 1967) показало возможность членения непрерывного растительного покрова на экологически сопряженные группы видов – условно выделяемые растительные сообщества (McCune, Mefford, 1997), что облегчило задачи классификации.

Под экологическим пространством понимают диапазоны всех измеренных параметров среды, характеризующие те или иные единицы земной поверхности или растительности (Ханина, Глухова, Шовкун, 1999). Вся система фитоиндикации среды основана на сопоставлении экологических свойств (потребностей) растений с экологически значимыми качествами среды, в первую очередь, с режимами прямодействующих факторов. Индикация параметров местообитания с помощью балльных экологических шкал основана на возможности делать заключение о преобладающих экологических режимах местообитания по присутствию и обилию видов растений (Информационно-аналитическая..., 1995).

Оценка биоразнообразия лесной растительности

При анализе состояния растительного покрова часто требуется давать оценку его биоразнообразия: экосистемного, видового и структурного.

Экосистемное разнообразие, как правило, оценивается через число, набор и расположение выделенных типов растительных сообществ. Показатели видового разнообразия разделены на две группы: инвентаризационное разнообразие, которое оценивает разнообразие объектов любого масштаба как целого, и дифференцирующее разнообразие, отражающее варьирование разнообразия и

внутреннюю неоднородность соответствующих единиц растительного покрова (Whittaker, 1972; Уиттекер, 1980). Структурное разнообразие оценивается через представленность структурных элементов сообществ и экосистем (Harper, 1977).

При изучении параметров биоразнообразия растительных сообществ необходимы сравнительные исследования на участках в разной степени затронутых хозяйственной трансформацией. Особенную важность в таких изысканиях приобретают описания малонарушенных лесов; в настоящее время для таежной зоны таковыми принято считать старовозрастные леса (с древостоем 100 и более лет) (Ярошенко, Потапов, Турубанова, 2001).

Характеристика почвенного покрова

Для более полного понимания истории развития биогеоценозов и оценки их сукцессионного состояния разработаны подходы к исследованию почвенного покрова, представленные в ряде статей и монографий (Организация..., 1974; Караваева, Жариков, Кончин, 1985; Турсина, 1988; Герасимова, Гумин, Шоба, 1992). Методы морфологического анализа почвенного покрова позволяют реконструировать историю сообществ (Пономаренко, 1999; Бобровский, 2004), поскольку морфологическая структура почвы более долго сохраняет информацию как об антропогенных (распашки, рубки, выпас), так и о естественных воздействиях (деятельность педофауны, вывалы деревьев и др.) на биогеоценоз, чем растительность. Знание особенностей формирования специфических морфологических структур позволяет восстановить последовательность и интенсивность различных воздействий, в то же время разные воздействия в разной степени диагностируются на разных структурных уровнях. Только в результате сопоставления представлений о строении и происхождении элементов разных уровней возникает сравнительно целостная картина реконструкции.

Поскольку объектом сукцессии выступает экосистема в целом, почвообразовательный процесс не является самостоятельным, а имеет место лишь как часть саморазвития биогеоценоза (Роде, 1984), оценка сукцессионного статуса сообществ происходила с использованием почвенных данных. Если на ранних стадиях сукцессии о нарушениях можно с большой степенью уверенности судить по

составу и структуре сообщества и непосредственным следам воздействий, то при изучении старовозрастных лесов, находящихся в квазиклимаксовых и субквазиклимаксовых состояниях, анализ почв приобретает особое значение. При совместном анализе растительных сообществ и почв из всего объема полевой почвенной информации особое внимание уделялось составу и мощности гумусового горизонта, составу почвообразующей породы, следам антропогенных и биогенных воздействий (Васильевская, Иванов, Тимошенко, 2000; Бобровский, 2004; Экологические..., 2005; Теории и методы..., 2007).

Оценка сукцессионного состояния сообществ

Представления популяционной биологии позволяют охарактеризовать климаксовую лесную экосистему как экосистему, состав и структура которой создается и поддерживается в процессе спонтанного развития популяций всех ключевых видов, потенциально способных обитать в условиях данного экотопа и климата и создающих необходимые условия для существования полного набора подчиненных видов. Поскольку в результате длительной истории природопользования в лесном поясе Европы полностью уничтожены ключевые виды животных (Смирнова, 1998; Vera, 2000), то сукцессии завершаются переходом сообщества в квазиклимаксовое состояние, которое характеризуется наличием лишь части из существовавших в доантропогенный период ключевых видов.

В настоящее время для оценки сукцессионного статуса конкретных лесных экосистем разработаны методы, основанные на расчетах количественных показателей диагностических признаков по геоботаническим, популяционно-демографическим и почвенным данным (Информационно-аналитическая..., 1995; Оценка..., 1997; Сукцессионные..., 1999; Популяционные..., 2002). Необходимость оценки сукцессионного состояния лесных экосистем по многим признакам вызвана тем, что использование одного или немногих признаков не дает возможности различить экосистемы, находящиеся на разных стадиях демутаций или дигрессий (Смирнова, 2004).

Представление о том, что сукцессивные сообщества можно расположить в сукцессионные ряды на основе одного признака – возраста древостоя – в настоящее

время сменилось представлением об ординации сообществ в многомерном пространстве факторов среды (Миркин, Наумова, 1998). Разновозрастность древостоя, полночленная онтогенетическая структура популяций всех видов деревьев, – это один из необходимых, но недостаточный признак квазиклимаксовых лесов; вторым существенным признаком является полнота представленности флоры и фауны, третьим – структура почвенного профиля (Оценка и сохранение..., 2000; Смирнова, Бобровский, 2001; Смирнова, 2004). Устойчивое существование экологически разнообразной флоры и фауны связано с основными элементами гар-мозаики лесных сообществ: возрастных парцелл и ветровально-почвенных комплексов (Восточноевропейские..., 2004).

Ниже приводится краткий перечень выявленных к настоящему времени признаков-индикаторов сукцессивных и квазиклимаксовых экосистем бореальных лесов Европейской России, которые включают характеристики растительности и почв (The mosaic-cycle..., 1991; Смирнова, 2004).

Признаки-индикаторы сукцессионного и квазиклимаксового состояния растительности объединены в две группы: 1 – структурное разнообразие, 2 – таксономическое разнообразие.

Структурное разнообразие синузии деревьев оценивается по набору признаков, характеризующих особенности их популяционной жизни как ключевых видов. Это:

- 1) полнота онтогенетических спектров популяций;
- 2) присутствие в составе древесного яруса видов разных популяционных стратегий;
- 3) этапы формирования возрастных парцелл;
- 4) этапы развития ветровально-почвенных комплексов.

Структурное разнообразие синузий кустарников, кустарничков и трав оценивается по структуре доминирования, а также по наличию и доминированию видов разных эколого-ценотических групп. Для темнохвойных лесов Европейской России выявлена последовательность смены доминирующих эколого-ценотических групп в ходе сукцессий. Показано, что на завершающих стадиях сукцессий и в квазиклимаксе по числу видов и по покрытию господствуют высокотравные виды из

бореальной, неморальной и нитрофильной групп. Структура доминирования меняется от моно- и олигодоминантных синузий на ранней стадии сукцессий к полидоминантным синузиям в квазиклимаксе.

Таксономическое разнообразие оценивается:

- 1) для всех синузий растений одновременно;
- 2) для каждой синузии (деревьев, кустарников, кустарничков и трав среди сосудистых растений, а также синузий моховидных и лишайников) отдельно. Для этого используется два показателя *альфа-разнообразия*: видовая насыщенность – число видов на единицу площади и видовое богатство – общее число видов в синузии или в растительном сообществе. От начальной к конечной стадии сукцессии в лесных экосистемах видовая насыщенность и видовое богатство возрастают. На поздних стадиях и в квазиклимаксе (после формирования полноценной парцеллярной структуры и ВПК) эти показатели максимальные.

Признаки-индикаторы сукцессионного и квазиклимаксового состояния почв:

- 1) Структура почвенного профиля: на начальных стадиях сукцессий – формирование протяженного гумусового горизонта как результата жизнедеятельности биоты экосистемы, и наличие контрастных горизонтов; на средних стадиях – формирование мозаичной структуры профиля за счет оборачивания почвы вывалами раннесукцессионных, а затем первым поколением поздне-сукцессионных видов деревьев; на поздних стадиях и в квазиклимаксе – формирование недифференцированного почвенного профиля, представленного гумусовым горизонтом в результате многократного оборачивания почвы вывалами поздне-сукцессионных видов; расположение гумусового горизонта непосредственно на почвообразующей породе. По мере формирования недифференцированного профиля в ходе сукцессий меняются и типы почв.

- 2) Мощность гумусового горизонта: на начальных стадиях – минимальная, соответствующая глубине проникновения поверхностных всасывающих корней деревьев и трав; на средних стадиях – соответствующая глубине проникновения в почву поверхностных и частично якорных корней; на поздних стадиях и в квазиклимаксе – максимальная, соответствующая глубине проникновения в почву основной массы якорных корней деревьев.

3) Признаки давности антропогенных воздействий, такие как пожары, распашки, выпас скота в лесу.

На начальных стадиях сукцессий после пожаров в почве есть осветленный горизонт со слоями углей; на средних – угли можно найти в отсыпке вывалов раннесукцессионных видов; на поздних и в квазиклимаксе – углей нет или отдельные угли встречаются в нижней части отсыпки вывалов поздне-сукцессионных видов.

На начальных стадиях сукцессий после распашек есть поверхностный осветленный почвенный горизонт с четкой и ровной границей между пахотным и нижележащим горизонтом; на средних – поверхностный горизонт представлен мозаикой осветленных и гумусированных фрагментов, на поздних – отдельные морфоны гумусового горизонта имеют белесую присыпку – следы преобразованного поверхностного осветленного горизонта (Бобровский, 2004).

Пространственный анализ растительности

При изучении организации биогеоценотического покрова неизбежно встает вопрос об оптимальном пространственном уровне исследований. В данной работе исследования проводились на уровне водосборных бассейнов малых рек (Заугольнова, 1997; Малые реки..., 1998). Водосборный бассейн как морфосистема представляет собой пространственную, четко очерченную (ограниченную) топографическую единицу, которая может быть подразделена на основе характеристик потока. Это позволяет установить иерархию как бассейнов – элементарных и более сложных по структуре, так и элементарных морфологических и динамических поверхностей в бассейне (Борсук, Симонов, 1977). Речной бассейн – узловый гидрологический объект, обладающий определенной внутренней иерархичностью природных компонентов и геосистем (Мильков, 1960; Антипов, Федоров, 2000).

При развитии исследования абиотических и биотических компонентов ландшафта (Milne, 1935; Ласточкин, 1991; Рельеф..., 2002; Селиверстов, 2004) был предложен термин «фитокатена» (Катенин, 1988; Холод, 1991) для исследования последовательности сообществ по гидрохимическому стоку.

Местоположение растительного сообщества в катене характеризовали через экотоп – единицу земной поверхности определенного пространственного масштаба. Этот термин широко используется для обозначения совокупности элементов абиотической среды: положения в рельефе, гидрологического режима и литологической основы. Немаловажным свойством экотопа является его относительно более высокая стабильность по сравнению с биотическим компонентом ландшафта (Солнцев, 2001). В отечественной геоботанике принят подход к выделению территориальных единиц земной поверхности – экотопов и биотопов – по принципу трансформации абиотической среды живыми организмами (Ипатов, Кирикова, 1999).

Сопряженный анализ растительности (этапов сукцессии), особенностей экотопа (строения почв, состава поверхностных отложений, положения в рельефе и проч.) наряду со сведениями по истории природопользования позволяет оценить вклад экотопической и антропогенной составляющей в состояние лесного покрова исследованной территории.

2.2. Методика и материалы исследований растительности и почв

На дифференциацию растительного покрова в разной степени влияют абиогенные, биогенные и антропогенные факторы, сочетание которых и определяет структуру растительного покрова территории. Для возможности сравнения результатов исследования разных объектов, полученных разными авторами, необходимо использование доступных, четко определенных и, желательно, достаточно апробированных методов. Для геоботанических объектов разного пространственного уровня специалистами разработана методическая схема исследований (Биогеоценотический..., 1999; Оценка и сохранение..., 2000; Заугольнова, Платонова, 2001; Популяционные..., 2002, Восточноевропейские..., 2004), которая была взята за основу в настоящей работе.

Полевые исследования

На всех исследованных участках проводились геоботанические описания, делались почвенные прикопки и отмечались признаки экзогенных воздействий. На Кологривском ключевом участке были проведены более детальные геоботанические, демографические и ландшафтно-почвенные исследования.

Изучение растительного покрова

На предварительном этапе были проанализированы тематические карты, архивные и литературные источники по району исследования с целью определения ландшафтной структуры территории, типологического разнообразия растительного покрова и антропогенных изменений за последние столетия.

Выбор мест для исследования проводился на основе анализа космических снимков Landsat 7 ETM+ (2001, 2002) с помощью программных продуктов ESRI ArcView 3.2, материалов лесной таксации, планов лесонасаждений и тематических карт: топографической, геоморфологической, ландшафтной, почвенной и четвертичных отложений (Государственная..., 1953; Геологическая карта СССР, 1973; Атлас Костромской области, 1975; Костромская..., 1997). Получены сведения о хозяйственном освоении лесных массивов, о пожарах и хозяйственных мероприятиях, проводившихся за последние 70 и более лет.

Во время полевых работ в 2003-2006 гг. автором в составе экспедиций ЦЭПЛ РАН и самостоятельно было выполнено 590 геоботанических описаний. Описания проводились на временных учетных площадках размером 100 м² с выявлением полного флористического списка сосудистых растений и указанием обилия видов по шкале Браун-Бланке (Оценка и сохранение..., 2000). На бланке геоботанического описания указывалась информация по географической привязке с фиксацией точки на GPS, указанием землепользователя (лесхоз, лесничество), квартала, выдела, положения относительно ближайших ориентиров (дорог, просек и др.).

Характеристика местоположения включала: сведения о приуроченности к междуречному или долинному комплексам, оценку расстояния и расположения от ближайшего водотока, определение формы рельефа с оценкой крутизны и экспозиции склонов. Для определения положения геоботанического описания на катене выделены экотопы: 1) поверхность междуречья, в том числе подчиненные

формы рельефа; 2) борт долины малой реки, в том числе эрозионный склон и надпойменные террасы; 3) днище долины малой реки, в том числе пойма с градацией по уровням и аллювиальные формы рельефа (овраги, рытвины, борозды, валы, старицы, гряды и пр.).

Местоположения описаний фиксировались на топографической карте.

В геоботанических описаниях дана подробная характеристика микрорельефа:

1. фитогенного (ветровально-почвенные комплексы: бугры, ямы и валеж с указанием размеров, вида деревьев, этапа разложения и проективного покрытия; ветроломные комплексы; пристволовые повышения и др. (Стороженко, 2001);
2. зоогенного (постройки животных, порои, ямы с указанием размеров);
3. антропогенного (борозды, ямы, канавы, бугры, пни, порубочные остатки, кострища и др.).

Также отмечались условия увлажнения, при наличии переувлажнения давалось указание, проточное оно или застойное.

При характеристике растительности сообществу давали полевое название по доминантной системе, характеризовали сомкнутость, парцеллярную структуру, определяли возраст древостоя по данным лесной таксации и абсолютный возраст нескольких деревьев-эдификаторов в ярусах древостоя и подлеска при помощи возрастного бура на каждой пробной площади.

В вертикальной структуре сообществ выделяли следующие ярусы: А (древостоя), включающий генеративные и сенильные деревья высотой 15 – 25-30 м; В (подлеска), включающий виргинильные деревья и виргинильные и генеративные кустарники высотой 1.5 – 14 м; С (травяно-кустарничковый), включающий имматурные особи деревьев, кустарников высотой 0.15 – 1.5 м, кустарнички и травы; D (мохово-лишайниковый), представленный мхами и/или лишайниками на почве, корнях деревьев и в основаниях стволов. Названия сосудистых растений приводятся по сводке С.К. Черепанова (1995). На площадках были собраны мхи, определение которых выполнила Е.А. Игнатова (биологический факультет, МГУ). Отмечался процент сухостойных деревьев, следы лесохозяйственной деятельности и огня на стволах деревьев (Сукцессионные..., 1999; Оценка..., 2000).

На каждой пробной площади геоботанического описания учитывались особи ели, начиная с виргинильного онтогенетического состояния, и определялась их жизненность (Романовский, 2001). Для диагностики биологического возраста деревьев использовали шкалу, разработанную Т.А. Работновым и дополненную последователями А.А. Уранова (Диагнозы..., 1989). Выделяли 4 уровня жизненности: нормальный, пониженный, низкий и сублетальный, также учитывали отмершие растения. Определение численности и жизненности особей ели в разных онтогенетических состояниях позволяет оценить жизнеспособность подроста основного эдификатора и сукцессионный статус сообществ темнохвойных и широколиственно-темнохвойных лесов района исследований (Смирнова, Бобровский, 2001; Смирнова и др., 2006).

Изучение почвенного покрова

Описание растительности на Кологривском ключевом участке дополнено 75 описаниями полных почвенных разрезов, помимо которых были выполнены также полуразрезы (полуямы) и прикопки (выполнены А.П. Столповским и автором).

Разрезом вскрывались верхние горизонты почвы, где материнская порода сильно изменена почвообразовательными процессами, а облик горизонтов сильно меняется от разреза к разрезу. Для корректного описания ландшафтов проводилось также описание материнской породы, показывающей, на каких поверхностных отложениях закладывалась почва. Для лесного пояса глубина залегания материнской породы составляет обычно 1,5 – 2,5 м. Почвенные горизонты и слои поверхностных отложений описывались независимо. При описании почвенных горизонтов основное внимание уделялось признакам, созданным непосредственно в процессе почвообразования, и, в меньшей степени, механическому составу и включениям. Так же при описании отложений игнорировались характеристики, имеющие отношение к почве (указывалась только мощность органогенного горизонта). Это позволило рассматривать почвы и поверхностные отложения как отдельные компоненты ландшафта.

В ходе описания профиля указывались следующие характеристики: характер и толщина подстилки, окраска (на изломе и на шлифе) по шкале цветов почв

Манселла, структура, плотность, влажность, новообразования, характер перехода горизонтов и форма границы, глубина и мощность горизонтов, степень оглеения и другие особенности. Описание сопровождалось схемой строения разреза, на которой обозначались горизонты и основные морфоны с отражением формы границ горизонтов и взаиморасположения морфонов. Давалось полевое название почвы.

В профиле автоморфной лесной почвы выделяли следующие горизонты (Глазовская, Геннадиев, 1995):

Ао – подстилка, состоящая из разлагающихся растительных остатков. Горизонты накопления органики – лесная подстилка (Ао), торфяной (Ат), перегнойный (Ап) и горизонт мощного очеса долгомошных или сфагновых мхов (О). При описании подстилки особое внимание обращалось на степень ее разложения (слабая – когда видны почти целыми растительные остатки, сильная – когда образуется однородная темная масса); наличие углей в нижней части (через 70-100 лет после пожара они различаются еще хорошо, через 200 – различимы темные углеподобные комки).

А1 – перегнойно-аккумулятивный (гумусовый) горизонт. В зависимости от характера разложения подстилку и гумусовый горизонт разделяли на три типа: муль (переработка опада червями в органо-минеральные копролиты), модер (переработка сапротрофами в органические копролиты), мор (микробная проработка). По мощности гумусового горизонта и типу гумусообразования можно косвенно судить о хозяйственном использовании территории. Считается, что в южнотаежной подзоне мощность гумусового горизонта, превышающая 10 см, свидетельствует о том, что участок никогда не входил в севооборот (Состав..., 2003). Поскольку формирование гумусового горизонта очень медленный процесс, и 1 см гумуса формируется 50-100 лет, его достаточная мощность индицирует длительную лесную историю участка.

А2 – элювиальный (подзолистый) горизонт (горизонт вымывания). Широко распространенное представление об оподзоливающем, ухудшающем свойства почв действии леса (Зонн, 1957) постепенно сменяется мнением, основанным на экспериментальных исследованиях, показывающих антропогенную деградацию почв, в частности, объясняющим формирование подзолистого почвенного профиля в

ходе распашки и пожаров (Проблемы..., 1997; Караваева и др., 1985; Пономаренко, 1999).

В – иллювиальный горизонт (горизонт вымывания). В этой части почвенного профиля уже может проявляться оглеение, когда из-за обводнения к содержащемуся в почве железу и алюминию нет доступа воздуха, и они переходят в закисную двухвалентную форму.

С – материнская порода. Информация о поверхностных отложениях имеет двойное значение. Во-первых, разные отложения имеют разное потенциальное плодородие, обуславливают разный водный режим и потому определяют облик ландшафта не меньше, чем рельеф. Во-вторых, именно по ним во многом делались выводы об истории ландшафта, выделялись их генетические типы. В качестве главных характеристик отложений указывались: основной механический состав, соотношение крупных (песчаных), средних (пылевых) и мелких (глинистых) частиц, дополнительный механический состав, наличие включений, характерных для территорий, подвергавшихся оледенениям. По реакции породы с соляной кислотой судили о ее карбонатности, которая указывает и на генезис территории (карбонатные отложения характерны для валдайской морены), и влияет на почвенное плодородие.

Обработка геоботанических описаний

Обработка геоботанических описаний включала экологический анализ растительности, типологию лесных сообществ с помощью программных пакетов Microsoft Office 2003 for Windows, PCOrd for Windows v.3.1 и SpeDiv v.1.3.0 (Информационно-аналитическая..., 1995; Оценка и сохранение..., 2000) и оценку их биологического разнообразия (экосистемного, видового и структурного).

Оценка экологического пространства местообитаний

Экологический анализ описаний проводился методами непрямой ординации в абстрактных осях варьирования с помощью метода главных координат (Principal Coordinates Analysis, PCoA) и метода соответствий с удаленным трендом (Detrended Correspondence Analysis, DCA) – по флористическому сходству (Jongman, et. all, 1995; Джонгман, Тер Брак, Ван Тонгерен, 1999). Для индикации параметров

местообитания применялись традиционно используемые в фитоценологии балльные экологические шкалы. В данной работе использовались диапазонные экологические шкалы Д.Н. Цыганова (1983) и точечные шкалы Г. Элленберга (Ellenberg, 1974), наиболее широко применяемые при геоботанических исследованиях Европейской части России. Таблицы Цыганова содержат большое число лесных видов растений и экологических шкал, в них более полно представлена региональная флора и учтены географические изменения экологических амплитуд видов. Таблицам Элленберга свойственна высокая точность благодаря частому обновлению; они хорошо адаптированы для фитоиндикации сообществ лесной зоны (Legendre, Legendre, 1998; Ханина, Смирнов, Бобровский, 2002; Смирнов, Ханина, 2004).

Оценка описаний по экологическим шкалам проводилась по балловым оценкам полного видового списка растений методом средневзвешенной середины интервала с учетом обилия видов (Оценка и сохранение..., 2000); вычисления проводились в программе SpeDiv (автор В.Э. Смирнов). Ординация по флористическому сходству (далее – флористическая ординация) проводилась на основе попарно вычисленных значений меры сходства (Евклидова расстояния), по алгоритму непараметрического многомерного шкалирования (Nonmetrical Multivariate Scaling в пакете программ PCOrd for Windows v.3.1), в пространстве трех осей. При ординации по экологическим шкалам для каждого описания были рассчитаны его балловые оценки в шкалах (средние и диапазоны экологических факторов) Элленберга: кислотность почвы (R), увлажнение почвы (F), обеспеченность почвы азотом (N), температурный режим почвы (T), освещенность (L), континентальность (K) и Цыганова: увлажнение (Hd), переменность увлажнения (fH), обеспеченность почвы азотом (Nt), кислотность почвы (Rc), температурный режим почвы (Tr), освещенность (Lc).

Для экологической интерпретации осей проведен корреляционный анализ между координатами описаний на ординационных осях флористического сходства и балловыми оценками описаний в экологических шкалах (Persson, 1981). Для наглядного представления и с целью сравнения экологического пространства разных сообществ были построены ординационные диаграммы – положения описаний в осях флористического варьирования и экологическом пространстве наиболее

важных для дифференциации растительного покрова факторов, приведены диапазоны значений факторов. Корреляция ординационных осей с экологическими характеристиками описаний отображена векторами экологических факторов, длина и направление которых отражают скоррелированность факторов с осями.

Структурное разнообразие сосудистых растений проанализировано через оценку эколого-ценотической структуры сообществ. Эколого-ценотические спектры определяются присутствием и участием крупных групп экологически близких, сопряженных видов, сходных по отношению к совокупности экологических факторов. Такие группы присущи сообществам разных типов, а в своем генезисе связаны с определенными типами микроместообитаний (Ханина и др., 2001; Смирнова, Ханина, Смирнов, 2004; Смирнова и др., 2006). В работе использовалось распределение видов сосудистых растений по эколого-ценотическим группам (ЭЦГ), составленное сотрудниками ЦЭПЛ О.В. Смирновой и Л.Б. Заугольной (Оценка и сохранение..., 2000; Смирнов, Ханина, Бобровский, 2006) на основе экологических групп А.А. Ниценко (1969) и исторических свит Г.М. Зозулина (1973). Рассматривались ЭЦГ: бореальная (Br), неморальная (Nm), боровая (Pn), суходольно-луговая (Md), группа растений верховых (олиготрофных) болот (Olg), группа прибрежно-водных растений (Wt) и сборная группа высокотравья (TH).

Типология лесных сообществ

На основе сочетания методов непрямой ординации, доминантного и эколого-ценотического классификационных подходов, а также определения этапа развития древостоя были подобраны сукцессионные ряды лесных сообществ. Анализировались сообщества, в разной степени преобразованные в результате антропогенных воздействий, описанные на автоморфных местоположениях, дифференцированных по подстилающим породам. Использован общепринятый в лесоведении и лесной геоботанике метод трактовки пространственных рядов растительности как временных (Сукачев, 1975; Миркин, Наумова, 1998). Выделены три сукцессионных ряда сообществ, приуроченных к вершинным поверхностям междуречий и пологим эрозионным склонам: сосняки с елью бореальные на песчаных и супесчаных отложениях пирогенные, мелколиственно-еловые леса

неморально-бореальные на суглинистых отложениях послерубочные и мелколиственно-еловые леса с пихтой и широколиственными видами деревьев неморально-бореальные на суглинистых отложениях послерубочные. Каждый сукцессионный ряд содержит пять стадий, выделенных на основе оценки этапов развития древостоя и его возрастности и изменений эколого-ценотической структуры травяно-кустарничкового яруса.

Восстановленный лесной покров исследованной территории отображен через поздние и завершающие сукцессионные стадии выделенных рядов. Ввиду их редкости, в исследование включены не только леса, описанные на междуречьях, но также и на экотопах долинных комплексов. Совокупности сообществ, объединенных в группы типов леса (с определением их соответствия синтаксонам эколого-флористической системы Ж. Браун-Бланке) по описанной методике (Заугольнова, Морозова, 2004, 2006), подробно исследованы и охарактеризованы на Кологривском ключевом участке. Для этого участка составлен продромус, или перечень синтаксонов согласно принятому кодексу (Veber et al., 2000). Для характеристики лесного покрова исследованной территории составлена общая сукцессионная схема.

Типологические единицы лесной растительности охарактеризованы по основным факторам среды, показателям видового и структурного разнообразия, свойствам местообитаний и антропогенным воздействиям.

Оценка видового и структурного разнообразия лесной растительности

Для оценки видового разнообразия на ценотическом уровне в качестве показателей инвентаризационного α -разнообразия определялись видовая насыщенность α (число видов на 100 м²) (Hurlbert, 1971) и видовое богатство (общее число видов сосудистых растений в описаниях) для каждого сообщества и их совокупностей.

Для оценки структурного разнообразия сообществ описывались и анализировались вертикальная и горизонтальная структура фитоценоза (наличие возрастных парцелл, ярусов, элементов ветровально-почвенных комплексов, сухостоя), разнообразие синузий, присутствие видов разных экологических, эколого-ценотических групп и жизненных форм (Популяционные..., 2002).

Определены и охарактеризованы местообитания сообществ, отнесенных к разным типологическим единицам, особенности почв и почвообразовательных процессов; проведена комплексная оценка дифференциации лесных сообществ разных типов с учетом положения в рельефе (Селиверстов, 1990; Рычагов, 2006), состава почвообразующей породы и антропогенных воздействий. Выявление экотопических и антропогенных факторов, определяющих различия в видовом и структурном разнообразии лесов, как внутри, так и между сообществами разных типов, проведено посредством сравнения видовых списков и встречаемости видов в разных выборках, сделанных по отдельным параметрам и их сочетаниям.

Пространственный анализ растительности

При изучении структуры лесного покрова в качестве элементарной единицы земной поверхности выбран бассейн малой реки, описываемый через набор экотопов (Заугольнова, 2004). Исследование распределения лесных сообществ в таких пределах позволяет выявить взаимосвязь растительности с геоморфологическими, литологическими и гидрологическими характеристиками.

Для понимания закономерностей пространственной организации лесного покрова проведена ординация сообществ разных экотопов в экологическом пространстве основных факторов среды, оценка эколого-ценотической структуры сообществ, характерных для исследуемых экотопов.

Дифференциация сообществ в зависимости от экотопа

При изучении лесных сообществ на Кологривском ключевом участке особый интерес представляли сообщества, довольно близкие по экологическим характеристикам и описанные в сходных типах местообитаний. Именно поэтому сообщества с крайними значениям экологических параметров были исключены из рассмотрения. Это дало возможность проследить процессы развития и тренды изменений видового и структурного состава близких сообществ в зависимости от экотопических и антропогенных факторов. Для оценки различий в видовом составе сообществ, отнесенных к определенной типологической единице, по ряду факторов и их совокупностей разделение поэтапно проводилось по стабильным параметрам

местоположения – форме или морфологическому типу рельефа, составу подстилающих (почвообразующих) пород в верхнем метровом слое (Исаченко, Резников, 1996). Далее анализировались признаки состояний – динамические параметры, относящиеся в основном к растительности и почвам (Зональные типы биомов России..., 2003). Этот метод анализа неоднозначен, поскольку сведений о восстановлении исходных свойств экотопов, где под влиянием хозяйственной деятельности могут резко изменяться режим увлажнения, структура верхнего слоя почвообразующих пород, механический состав почв в ходе восстановительных сукцессий, недостаточно. Через сравнение видовых списков и встречаемости видов в разных выборках по отдельным параметрам и их сочетаниям была сделана попытка выявить степень, в которой экотопические и антропогенные факторы определяют различия в видовом и структурном разнообразии лесов, как внутри, так между сукцессионно связанными сообществами разных групп типов леса.

2.3. Методика и материалы исследования динамики лесного покрова за последние столетия по письменным источникам

Исследование динамики растительности основано на реконструкции облика растительного покрова на разных временных этапах для характеристики его потенциального, существовавшего до начала активных антропогенных преобразований, или климаксового состояния (Смирнова, 2004). Относительно достоверное восстановление облика растительного покрова конкретной территории возможно лишь на несколько столетий назад, поскольку ограничено источниками информации – архивными, картографическими, лесоустроительными и литературными материалами (Коротков, 2000а, 2000б).

На основе имевшихся данных в работе представлено описание основных этапов хозяйственного освоения лесов: начальный, период генерального межевания (XVIII век), XIX в. – начало XX в. и XX век. Внимание уделено не только составу и структуре лесов, но и характеру землевладения, хозяйственным мероприятиям, использованию лесных ресурсов. Подробно охарактеризовано лесное хозяйство казенных лесных дач, в частности для территории Кологривского ключевого

участка. Были использованы крупномасштабные планы дач Генерального межевания, уездные планы-атласы и материалы «Экономических примечаний» (РГАДА, фонды 1354, 1355, 1356). По материалам Костромского научного общества по изучению местного края и другим литературным источникам по флоре и растительности был определен видовой и возрастной состав лесов восточной части Костромской области на конец XIX – начало XX в., охарактеризовано изменение пространственного распространения некоторых древесных видов.

Для визуализации и анализа разнородных пространственных данных использована геоинформационная система, созданная в среде ArcView 3.2, позволяющая отображать результаты своих исследований, совмещая их с любыми материалами, переведенными в цифровую форму, сопоставлять разновременные и разнокачественные данные для выявления их взаимосвязей.

Для характеристики изменения видового и возрастного состава лесов на Кологривском ключевом участке в XX веке были использованы материалы лесной таксации по Варзенгскому лесничеству Кологривского лесхоза 1954, 1965, 1977, 1987 и 1997 гг. и литературные источники. На основе модели FORRUS-S был составлен прогноз динамики лесного покрова Кологривского ключевого участка при естественном развитии на 1000 лет.

ГЛАВА 3. АНТРОПОГЕННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ЛЕСНОГО ПОКРОВА ТЕРРИТОРИИ ИССЛЕДОВАНИЯ

При изучении динамики лесного покрова и слагающих его растительных сообществ для объяснения многих процессов необходимыми становятся ретроспективные исследования состояния растительного покрова, основанные на всем объеме доступных материалов. Подобные изыскания проводили для разных территорий (Хмелев, 1979; Абатуров, 2000; Оценка и сохранение..., 2000; Смирнов, Литвинова, 2001; Смирнова и др., 2001; Бобровский, 2002; Тихонова, 2006), тем не менее, их необходимость признана далеко не всеми, и в большинстве исследований этот аспект игнорируется.

Для анализа истории использования лесов востока Костромской области и оценки их современного состояния были обобщены литературные данные по истории природопользования. В настоящей работе приводятся сведения об истории и характере антропогенного воздействия на территорию исследования с особым акцентом на период с конца XVIII в. до настоящего времени. Для этого исторического периода предпринята попытка рассмотрения долгосрочных изменений лесной растительности, обусловленных особенностями природопользования. Для решения поставленной задачи были проведены: выявление и анализ структуры лесной растительности в разные временные периоды, отраженные в источниках; характеристика форм хозяйственной деятельности и использования лесных ресурсов; описание динамики видового и возрастного состава лесов; изменения в распространении основных видов деревьев.

При анализе антропогенной динамики лесов на начальном этапе обычно ставится задача реконструкции облика неизменного человеком (доагрикультурного) растительного покрова (Восточноевропейские леса..., 2004). Подход к ней основан на современных представлениях об экологических требованиях видов и экотопической структуре территории, что делает возможным охарактеризовать потенциальную растительность. В качестве основных абиотических факторов дифференциации растительного покрова на локальном

уровне выступают условия дренажа, определяемые степенью расчлененности рельефа, и литологический состав почвообразующих пород, определяющий питательный режим почвы.

По оценке С.Ф. Курнаева (1982) в доагрикультурный период леса южнотаежной подзоны в моренно-водноледниковых ландшафтах были представлены смешанными древостоями из ели европейской, пихты сибирской и липы сердцевидной. Поймы рек были практически полностью облесены и трудно проходимы.

3.1. История природопользования и динамика лесного покрова

Слабая изученность растительности Костромской области (Белозеров, 1965; Прилепский, 1992а, 1992б) по сравнению с соседними регионами во многом определена многократным изменением ее границ, с этим же связаны и трудности в поиске материалов. Ниже приводятся некоторые сведения о состоянии и изменениях лесного покрова восточной части области, которая всегда эксплуатировалась менее интенсивно, чем юго-западная, поскольку именно там располагались основные площади казенных лесных дач (Крживоблоцкий, 1861; Дюбюк, 1912; Дудин, 2000), остатки которых, по всей видимости, и представляют ключевые участки нашего исследования. Более подробно описана история лесопользования на территории бывшего Кологривского уезда (рис. 3_1).

Динамика лесного покрова с этапа первого освоения до XVIII в.

Первое значительное антропогенное воздействие леса территории современной Костромской области испытали при появлении племен Фатьяновской культуры (конец 3-го, начало 2-го тысячелетия до н.э.), которые занимались мотыжным земледелием и скотоводством. Земледелие их было примитивным подсечно-огневым, подсечные участки использовались лишь в течение 2-3 лет, а затем опять зарастали лесом (Мейерович, 1984; Булдаков, 1992). Хотя площадь обрабатываемых участков была сравнительно невелика, а длительность цикла – большой, за длительный период подсекой были преобразованы огромные

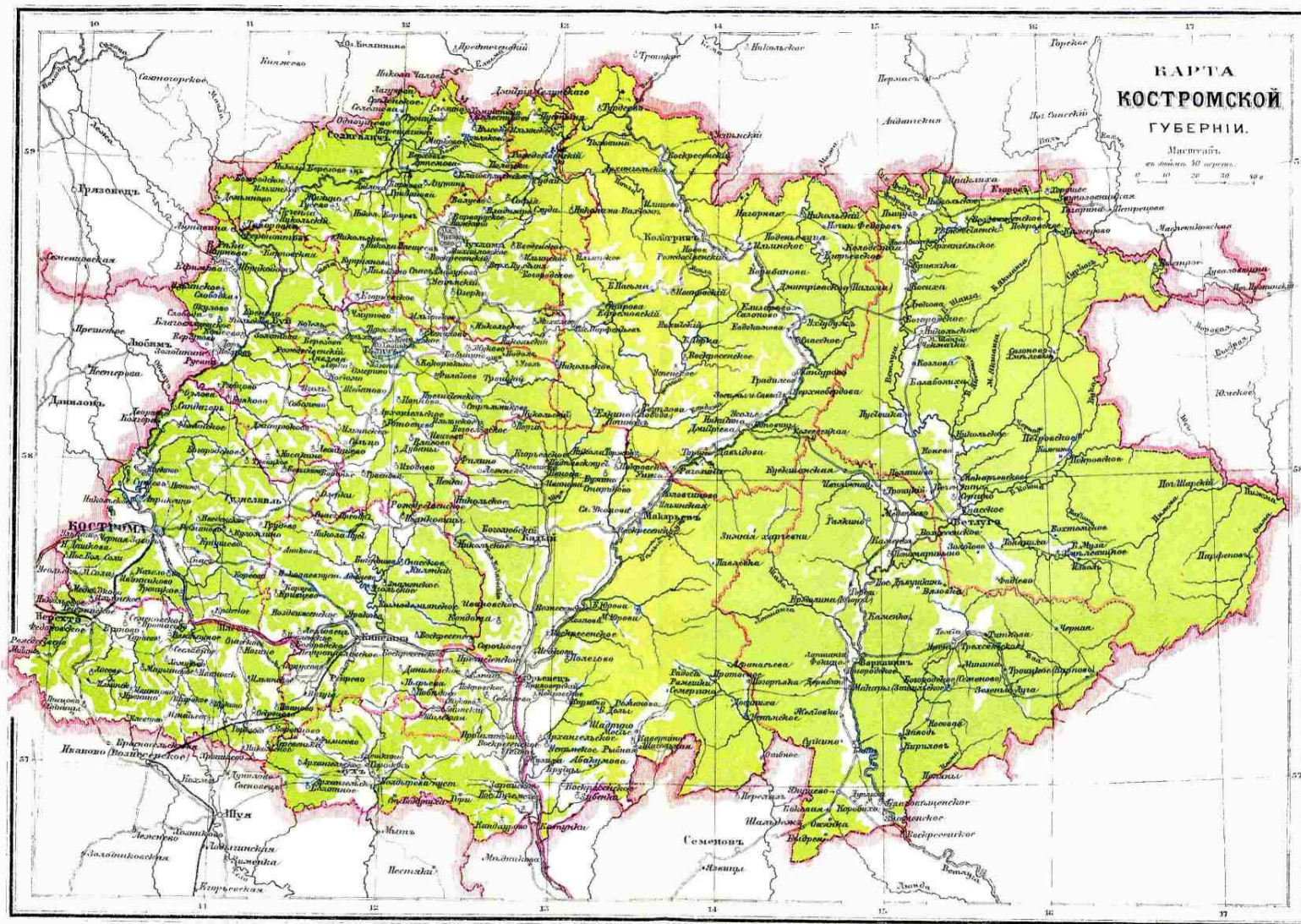


Рис. 3_1. Карта Костромской губернии (Интернет источник)

территории. Подсечно-огневое земледелие считают одним из факторов замещения широколиственных лесов из глубококорневых видов деревьев производными елово-мелколиственными (Бобровский, 2001).

В 1-м тысячелетии до н.э. территорию верхней Волги занимали племена Дьяковской культуры – предки финского племени меря, которое было родственно черемисам, впервые упоминающегося в источниках VI века н.э. (Мейерович, 1984; Булдаков, 1992). Археологические находки свидетельствуют о том, что они также занимались скотоводством, мотыжным земледелием и рыбной ловлей и охотой. Однако, вероятно, сельское хозяйство играло второстепенную роль. Меряне научились добывать железо из болотных руд и обрабатывать его для сельских нужд и охоты. Селились меряне по берегам рек, после них осталось множество городищ и селищ. Именно племя меря начало использовать лесные ресурсы для строительства, получения угля и выплавки железа (Славяне..., 1982). Доминировало лесное земледелие в форме переложной системы, при которой расчищенная и распаханная земля работала 3-4 года и 10-16 лет отдыхала. Такая система сильно меняла возрастную структуру лесов и сокращала лесопокрытую площадь. В то же время свидетельства о том, что в Ярославско-Костромском крае долгое время наблюдались следы культа медведя и почитание деревьев, указывают на наличие заповедных лесных участков.

Славянская колонизация в конце IX – начале X веков (Кучкин, 1984) новгородскими славянами с севера и славянами-кривичами от Москвы ознаменовала распространение пашенного трехпольного земледелия. В то же время удаленность от столичного центра служила причиной меньшего развития земледельческой культуры в Нечерноземье, чем, например, в Московской губернии (Готье, 1937; Рябинин, 1986).

Рост лесопользования отмечался в XVIII веке (Смирнов, 1992), когда сводилось много лесов для нужд сельского хозяйства, на дровяное топливо для кирпичного производства, на древесный уголь для выплавки железа (Сербина, 1971). Развитие и рост хуторских поселений, появившихся в результате Столыпинской реформы, шел за счет казенных лесных дач, куда выселяли как местных крестьян, так и переселенцев после первой мировой войны (Шахова, 1993).

С XVIII века и особенно в XX веке возрастали объемы промышленной заготовки древесины (Цветков, 1957). Если долгое время это были в основном выборочные рубки, то в 50-60-е гг. широкое распространение в области получили более интенсивные сплошные и концентрированные рубки, приведшие к полному нарушению видового и возрастного состава лесов (Мелехов, Корконосова, Чертовский, 1965).

Динамика лесного покрова с XVIII в. до современности

Наибольшее число сведений, характеризующих лесную растительность и ее использование, приходится на временной период с середины XVIII века до конца XX века. Всего нами по различным источникам охарактеризовано три временных среза: 1) Генеральное межевание 1768 г., 2) XIX в. – начало XX в., 3) середина – конец XX века.

Период Генерального межевания

Наиболее ранним и достаточно подробным источником данных о природных ресурсах и их использовании являются документы Генерального межевания. К настоящему времени накоплен опыт их использования для анализа динамики различных компонентов ландшафта и в том числе лесов (Абатуров, Кочевая, Янгут, 1997; Оценка и сохранение..., 2000). Эти материалы включают точные и достоверные картографические источники, вполне сравнимые по содержанию с современными крупномасштабными картами.

При юридическом закреплении права на поземельное владение, оформляемом межеванием, было собрано большое число сведений экономического характера (Сотникова, 1986). В «Экономических примечаниях», кроме данных о землевладельцах и распределении угодий, содержится информация по топонимике, породному составу лесов, краткая характеристика почв и оценка пригодности территории для сельскохозяйственного использования. Картографической базой при Генеральном межевании были уездные планы-атласы (для Кологривского уезда см. Генеральный план Кологривского уезда масштаба 1:42000 (1 верста в 1 дюйме¹),

¹ 1 верста составляет 1.0668 километра, 1 дюйм составляет 2.54 сантиметра.

РГАДА. Фонд 1356. Опись 1. Ед. хр. 125/1624; Атлас Кологривского уезда в 7-ми частях масштаба 1:84000 (2 версты в 1 дюйме), РГАДА. Фонд 1356. Опись 1. Ед. хр. 130-136/1629-1635; Геометрическая карта Костромской губернии Кологривского уезда масштаба 1:68000 (4 версты в 1 дюйме), РГАДА. Фонд 1356. Опись 1. Ед. хр. 127/1626), а также геометрические планы дач генерального и специального межеваний в более крупном масштабе. В планах указывалось название дачи, состав ее владельцев, данные по проведению межевания. Описывались угодья (усадьбы, пашня, покос, лес, неудобные земли, земли под селениями) с указанием их размера в десятинах и саженьях², приводилось число дворов и душ.

На время Генерального межевания территория ключевого участка входила в состав Кологривского уезда, занимавшего значительную площадь в центральной части Костромской губернии (рис. 3_1). Ныне на его месте существует большая часть Мантуровского, Парфеньевского и Кологривского районов, а также части Макарьевского, Нейского, Чухломского районов Костромской области (рис. 1_1).

В текстовой части Геометрической карты Костромской губернии Кологривского уезда (РГАДА. Фонд 1356. Опись 1. Ед. хр. 127/1626) губернским землемером Федором Громовским приводится описание г. Кологрива и его уезда:

«Всего в уезде в середине XVIII века было 9 каменных церквей, 62 деревни, 1 винокуренный завод, 87 водяных мукомольных мельниц, 1 слобода, 13 сел, 26 погостов, 36 селец, 703 деревни, 320 пустошей, 7489 деревянных дворов в селениях, в них купцов 3 гильдии 23 мужчин, 27 женщин, мещан 136 мужчин и 176 женщин, 23535 мужчин и 25643 женщин из крестьян, а всего с городским населением обоих полов 49891 человек. Земли под поселениями занимали 239 дес. 1494 саж., пашней 19494 дес. 1102 саж., сенными покосами 22303 дес. 2257 саж., строевым и дровяным лесом 963355 десятин, не удобными землями 14382 дес. 968 саж.».

Самый большой уезд губернии (1 121 990 десятин) был слабо заселен, население было сосредоточено вдоль рек. Кологривский уезд всегда был наиболее лесистым уездом губернии (лесистость в середине XVIII века составляла 86% (Дюбюк, 1918). Лесные ресурсы составляли основной источник благосостояния

² 1 казенная десятина составляет 1.0925 гектара, 1 сажень составляет 2.1336 метра.

местного населения, лесное хозяйство велось сходно и в соседствующих дачах Чухломского и Ветлужского уездов.

Лес большей частью был дровяной березовый, осиновый и ивовый, но немало было и строевого леса из сосны и ели. Помимо лесного промысла крестьяне занимались хлебопашеством, а также охотой и сбором дегтя. Крестьяне, жившие по берегам р. Унжи, большей частью занимались строительством судов и барок по подрядам, а некоторые по паспортам даже уезжали в столицу и прочие города как умелые плотники. Прочие занимались кузнечным, шерстобитным ремеслами и в большом количестве сгоняли строевой и дровяной лес плотами по р. Унже. Покосы были хороши только по берегам рек, в прочих же местах «средственны».

Анализ «Экономических примечаний» (РГАДА, Фонд 1355. Описание 1. Ед. хр. 517; Описание 2. Ед. хр. 37/86; Фонд 1315. Описание 1, ч. 4. Ед. хр. 3141, 3864-13011) показал, что леса рассматриваемой территории состояли главным образом из ели, сосны, пихты, липы, осины, березы и были высоких классов возраста, поскольку обозначены как строевые. Дровяные, следовательно, молодые леса отмечены вдоль дороги, лежавшей из г. Чухлома в г. Кологрив (южнее ключевого участка «Кологривский»). Пашни, сенокосы и дровяные леса были приурочены к селам, деревням и селениям. Территория дачи, границы которой на межевом плане соответствуют ключевому участку, имеет в материалах характеристики «лес государев», «лес дикий казенный», «лес заповедный» (рис. 3_2). Несмотря на то, что подробного плана этой дачи найти не удалось (выбыла из архива), стоит отметить, что это практически единственная дача в этой части уезда, где не отмечены населенные пункты и приходы. В этой даче лесом было занято 94261 дес. 680 саж., неудобных земель 118 дес. 780 саж. из 94382 дес. 1460 саж., т.е. лесистость составляла почти 100%. Лес характеризуется как строевой елово-сосново-осиново-липовый.

XIX в. – начало XX в.

До XIX в. литературные данные по естественно-исторической обстановке района были очень немногочисленны. В середине XIX в. опубликовано много работ по лесному хозяйству, лесоводству, вопросам экономики и истории использования лесов Костромской губернии (Длатовский, 1840; Зарубин, 1856; Сведения..., 1859;



Рис. 3_2. Фрагмент межевой карты (Атлас Кологривского уезда в 7-ми частях. М – 2 В. Ч. 1. РГАДА, Фонд 1356. Описание 1. Ед. хр. 130/1629).

В западной части карты представлена территория в истоках рр. Понга, Сеха, Кисть, Сивеж

Рожновский, 1867а, 1867б, 1872). В конце XIX – начале XX века в Костромской губернии работало Костромское научное общество по изучению местного края (КНОИМК), именно в Трудах Общества с 1914 по 1929 г. опубликована значительная часть естественно-исторических, ботанических и лесоводственных сведений о губернии.

Кологривский уезд по лесистости был на втором месте в Европейской России (средняя лесистость 64%), а в пределах губернии наиболее лесистый. Во всех изученных источниках указывается, что территория Кологривского уезда включала обширные лесные массивы, по отношению к которым, однако, таксационные и лесоводственные учеты не проводились (Рожновский, 1867а; Матренинский, 1917; Дюбюк, 1920). За сто лет со времени генерального межевания лесопокрытая площадь (86%) сократилась по разным источникам до 78% (Рожновский, 1867а) или 81% (Матренинский, 1917) площади уезда. На каждую душу (всего 34618 человек мужчин) приходилось по 32,2 дес. земли, в т.ч. 25,1 дес. леса и 6,9 дес. угодий. Лесной покров уезда состоял из отдельных лесных массивов, соединенных между собой малолесными впадинами или разорванных безлесными землями с поселениями из-за многовековой традиции местного населения захватывать из-под леса наиболее удобные для земледелия пространства. До 85% лесонасаждений составляли хвойные леса. Лиственные леса из березы и осины господствовали только на небольших участках в поймах, понижениях, верховьях малых рек. Лиственные леса рассматривались как первый этап восстановления хвойных лесов после рубок или иных хозяйственных воздействий. Они занимали небольшую площадь, т.к. заселенность не превышала 10 человек на 1 квадратную версту, экономические отношения были не развиты, а хозяйство велось в основном выборочными рубками. Все перечисленные факторы способствовали сохранению ельников и сосняков. Менее распространенными считались пихта, дуб, липа и другие виды, которые отмечались только как примесь или подлесок.

Северо-западная часть уезда была наиболее лесиста и наименее заселена, основное пространство здесь занимали владельческие и казенные лесные дачи, протягивавшиеся непрерывно на 25 верст в ширину и на 40 верст в длину. Всего же лесными дачами было занято пространство от г. Кологрив до границы с Вологодской

губернией (около 100 верст) (Дюбюк, 1920). От р. Унжа крупные массивы лесов были отделены неширокой распаханной полосой (2-3 версты), иногда же примыкали к берегам реки вдоль покосов. В целом по уезду заселены были только возвышенные правые берега сплавных рек (Унжа, Ветлуга, Межа, Нея и др.). Левые низменные, песчаные, менее плодородные участки берегов зачастую оставались незаселенными. Из-за подзолистых свойств почв подсечное хозяйство не приносило жителям выгоды, поэтому кулиги или огнища³ в той местности были редки, в отличие от южной части уезда. По этой причине основной доход жители северной части уезда добывали за счет леса (Матренинский, 1917).

Со времени генерального межевания лесные ресурсы южных уездов губернии значительно истощились, в то время как гораздо лучше сохранились леса в северной и восточной частях Ветлужского, в северной части Кологривского, Чухломского и Солигаличского и в восточной части Варнавинского уездов (рис. 3_1), т.е. на севере современной Костромской области. Причинами сокращения лесных площадей были: увеличение населения и пахотных площадей и лугов за счет лесов; нерасчетливое отношение к лесу (в основном в частных помещичьих лесах); самовольные порубки; лесные пожары (Крживоблоцкий, 1861).

Крестьяне всю зиму работали в лесных дачах, а летом на своих сенокосах, расчищенных в лесу. Тем не менее, в лесных уездах широко практиковалась охота. Судя по тому, что в лесах водились медведи, лоси, олени, волки, лисы, а также такие редкие звери как норки, горностаи и рыси (Матренинский, 1917), леса были все еще мало фрагментированы.

Лесная растительность и хозяйство казенных лесных дач

К XIX веку леса губернии уже испытывали постоянное хозяйственное воздействие, лесные ресурсы постепенно истощались. По территории господствующие лесные насаждения распределялись следующим образом: ельники и пихто-ельники занимали до 50% (440500 десятин), сосняки – около 30% (264300 десятин), лиственные, в основном березняки – 20% (176209 десятин) (Рожновский, 1872). Восточные уезды на протяжении лесохозяйственного использования

³ Различные названия для участков, выжигавшихся в лесу под распашку.

территории губернии оставались значительно менее освоенными, чем западные. В то же время незначительное отношение к лесным угодьям, увеличение населения и площадей под пашни, частые пожары касались в основном частновладельческих и крестьянских лесов, а наиболее сохранными оставались территории казенных лесных дач. Оценка расположения и современного состояния исследованных лесных участков на востоке области позволяет с достаточной степенью уверенности отнести их к бывшим казенным лесным дачам, удаленным от центров расселения и промышленности, где более 80% от всей удобной площади было покрыто темнохвойными лесами (Дюбюк, 1912) (рис. 3_3). Ниже приводится характеристика лесного покрова и способов ведения хозяйства в казенных лесах.

В пределах Костромской губернии было сосредоточено 1,3% всех казенных земель Европейской России (Дюбюк, 1920). Основная часть их располагалась в наименее населенных восточных уездах (свыше 1200 тыс. дес. или 87%), в том числе в Кологривском уезде – 19,4% от всех губернских казенных дач. Всего в уезде была 51 казенная лесная дача со средней площадью 5271 дес., которые входили в состав Первого Кологривского лесничества, занимавшего 173 189,5 десятин. Бассейны основных правых притоков р. Унжи (прр. Вига и Понга) расположены как раз на территории бывших казенных лесных дач. С 1872 по 1913 гг. в связи с наделением земель бывших государственных крестьян в уезде произошло сокращение казенного землевладения на 18%.

Поскольку казенные леса были сосредоточены на севере и востоке губернии, то в Кологривском уезде они составляли до 28%, существенную роль играло также купеческое лесовладение. При сравнении состава и возраста лесов, принадлежавших разным владельческим группам, наибольшей сохранностью характеризовались леса, принадлежавшие учреждениям, т.е. казне и уделу. Молодняки составляли менее 27% хвойных и 18% лиственных насаждений. В крестьянских лесах доля молодняков могла достигать 82%, в частных лесах – 46%, что было связано с условиями ведения лесного хозяйства в разных сословных группах.

Большинство казенных земель губернии было сосредоточено в шести основных лесных массивах, Кологривский ключевой участок относился к Северному Кологривскому массиву Шартановского района. Лесистость Шартановского района

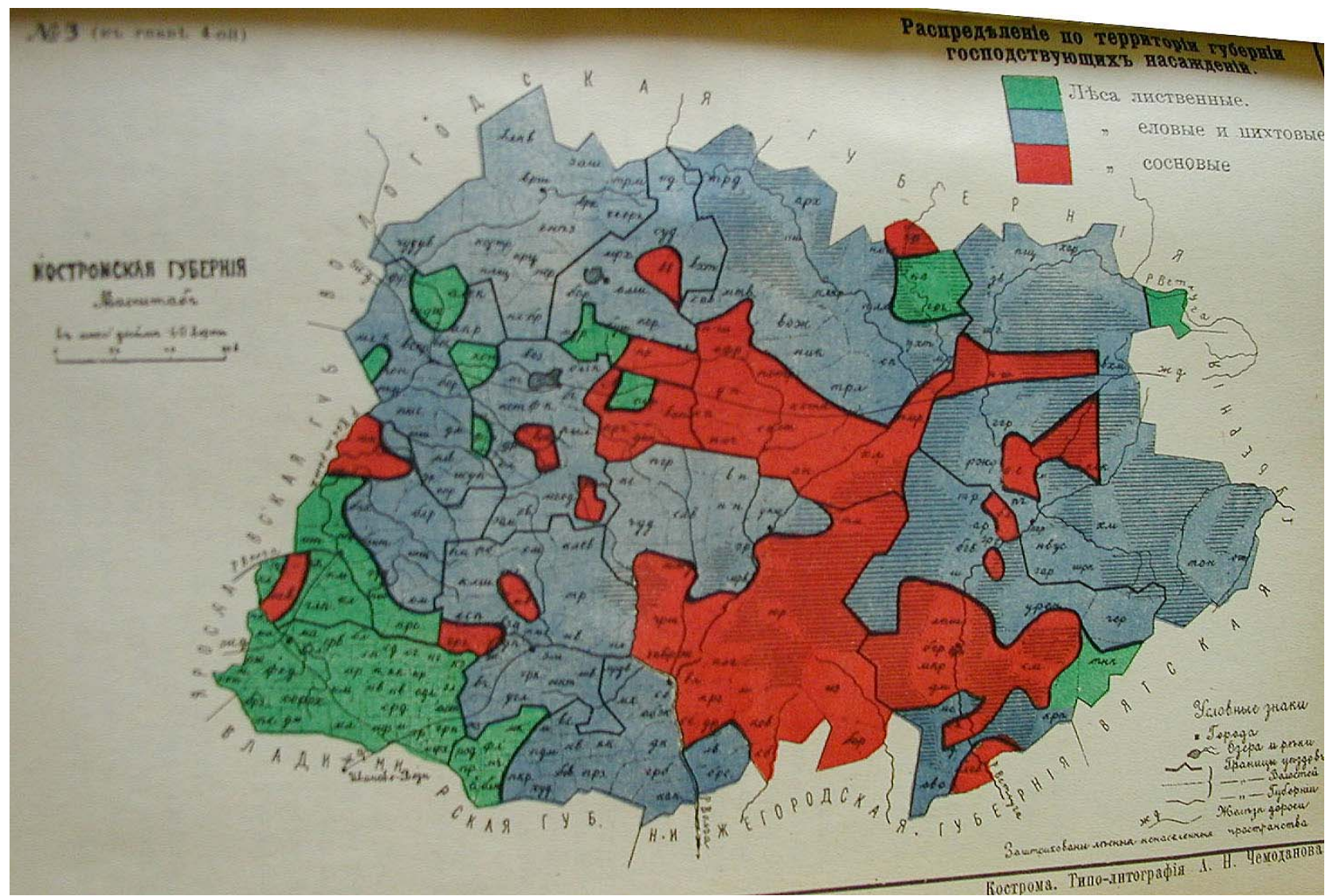


Рис. 3_3. Распределение по территории Костромской губернии господствующих насаждений, незаселенные территории (Дюбюк, 1912)

достигала 98% (Дюбюк, 1912). В этот временной период район был совершенно не населен, на его территории известны всего две деревни Турдиевской волости с 47 дворами. Преобладали еловые леса с большим процентом спелых и перестойных участков (рис. 3_3). До 99% района было занято Шартановской казенной лесной дачей площадью 99 тыс. дес. Из частных владений самое крупное (250 дес.) принадлежало дв. Рыжовой.

Ключевой участок исследований относился в основном к наиболее обширной Шартановской даче Шартановского района (Дюбюк, 1912), одной из шести наибольших казенных лесных дач губернии (117926 десятин). На эти шесть дач приходилось 57% всей площади казенных земель в губернии. Лесная удобная площадь составляла 94%, что подчеркивает специфически лесной характер казенного землевладения. Территория Шартановской казенной лесной дачи представляла незаселенное лесное пространство по верхнему и среднему бассейну р. Понги (правый приток р. Унжа), на территории которого (включая истоки р. Понги – рр. Сеха, Лондушка и реки бассейна р. Вига – Кисть, Сивеж, Юрманга) велись исследования.

Характеристика состава и возраста лесов

Породно-возрастная структура казенных лесов губернии имела свои особенности, до 41,8% занимали старовозрастные хвойные насаждения (больше было только в удельных владениях и в церковных и монастырских лесах). В силу труднодоступности и большой ненаселенной площади казенные леса всегда оставались малоизученными.

В начале XX века на правобережье р. Унжа господствовали еловые, елово-пихтовые и елово-липовые насаждения, чередовавшиеся с небольшими участками березовых и осиновых лесов на месте вырубок или полей (Квецинский, 1917).

Площадь хвойных лесов достигала 90% от всей лесной площади уезда, из них было 63% еловых и елово-пихтовых лесов. Поскольку пихта встречалась исключительно вместе с елью, а по записям местных исследователей невозможно было определить, какого состава насаждение, то все темнохвойные леса относились к одной категории (Материалы..., 1908). Во втором ярусе таких ельников

произрастали широколиственные виды – липа, клен, вяз. Встречались насаждения с лиственницей, липой, дубом, редко – участием клена, вяза и ильма. Липа и дуб встречались в основном в кустарниковой форме (Крживоблоцкий, 1861). В травяно-кустарничковом покрове по описаниям В. Матренинского (1917) преобладали как бореальные *Oxalis acetosella*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, так и неморальные виды *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Dryopteris carthusiana*. Участие неморальных видов в травяно-кустарничковом покрове таких лесов было значительно выше, чем сейчас. Ель преобладала на выровненных и пониженных положениях рельефа, сосна занимала возвышенности с почвами легкого механического состава. Есть указания на наличие лесов с участием ели и сосны в разных пропорциях – от сосняков к ельникам, как на песчаных, так и на суглинистых почвах.

Наиболее богатые по составу древесного яруса участки, выделяемые по присутствию в древостое единичных деревьев клена, ильма, липы, носили местное название «зеленые рамени». Несмотря на давнее выборочное хозяйство, ведшееся во владельческих дачах, установлено, что древостой был в основном одновозрастный, выделялись по возрасту отдельные деревья («маяки») или молодые деревья, развившиеся из угнетенного подроста. Пихта в раменах была обычно того же возраста, что и основное поколение ели. На месте срубленного раменного участка из подлеска удерживалась только липа (Матренинский, 1917).

В казенных лесах был обилен валеж, в том числе конечных стадий разложения (Рожновский, 1867б). Чрезмерное накопление валежа связывается с внешними воздействиями, в том числе с сильными осенними ветрами. По отдельным данным о последствиях одной из сильнейших бурь в 1866 г. известно, что в казенных лесных дачах губернии было поломано 140 тысяч деревьев строевого леса – ели (80%), сосны и лиственницы. Строевые леса уезда сильно страдали от пожаров и бурь (Крживоблоцкий, 1861).

В лесных дачах уезда единично попадалась *сосна сибирская* и лиственница сибирская, как примесь в сосновых корабельных рощах на площади 3753 десятин.

Изучая закономерности распространения сосновых насаждений в более крупном масштабе, по местностям и лесным районам, становится очевидным их

очаговое распространение. Так, они не рассеиваются равномерно между насаждениями другого состава, а имеют определенную тенденцию концентрироваться в сплошные компактные массивы, занимающие иногда десятки тысяч десятин. В некоторых местностях сосняки покрывают до 85% лесной площади. Это может свидетельствовать в пользу пирогенной теории происхождения и поддержания сосняков (Санников, 1992). Возвышенные участки с отложениями легкого механического состава при накоплении большого количества валежа, в том числе свежего, были сильнее подвержены пожарам, чем пониженные (Рожновский, 18676). Это частично может объяснить факт доминирования сосновых лесов на протяженных возвышенных пространствах, которые периодически подвергались пожарам (как, например, участки сосновых лесов по правобережью р. Межа).

Как видно из приведенных данных, вторичные лиственные насаждения занимали не более 10% лесной площади (из них 76% березовые, которые ценились как дровяной ресурс), что свидетельствовало о слабой эксплуатации лесов по сравнению с другими, особенно юго-западными, уездами губернии. Исследователями выделялось два типа временных лиственных насаждений – березняки по гари и березово-осиновые насаждения по сплошным вырубкам (Дюбюк, 1918). Первый тип образуется вследствие обширных пожаров, которым подвергаются ельники в особенно засушливые годы, как например, на правобережье р. Кисть в ее верхнем течении после гари 1972 г (рис. 1_2). Примесь к молодому густому березовому насаждению осины, ивы, липы и кустарников и последующее появление подроста ели позволяет сделать предположение о составе исходного лесного сообщества.

Казенные леса в среднем были старше частновладельческих и крестьянских лесов губернии (Дюбюк, 1912). Молодые хвойные леса до 40 лет составляли всего 8%, от 40 до 80 лет – 34%, от 80 до 120 – 35%, от 120 до 160 лет – 19%, леса старше 160 лет – 4%. В соответствии с таксационными данными на конец XIX – начало XX века, средний возраст хвойных насаждений губернии составлял 80 лет, в Кологривском уезде – 90 лет и был максимальным в губернии. Причиной этого приводятся неправильные выборочные рубки, по сути своей приисковые, в результате которых изымались наиболее крупные деревья, и происходило

изреживание древостоев значительного возраста. Это приводило также к болезням леса – подсыханию сучьев и замедлению роста деревьев. Древостои были относительно продуктивные, запас на корню составлял 20-25 кубических сажень⁴ на десятину. Даже в самых качественных насаждениях доля строевого леса не превышала 20%, в среднем же по казенным дачам составляла 14% (Дюбюк, 1920). Тем не менее, при сравнении данных о возрастном составе лесов по губернии в целом становится очевидно, что больше всего старовозрастных хвойных лесов (старше 120 лет) сохранилось на тот момент именно в Кологривском и Ветлужском уездах, в то время как в западных уездах леса были значительно моложе, в некоторых уездах даже не имелось лесов старше 80 лет. Это касается также и лиственных лесов, в восточных уездах основную долю составляли лиственные леса возраста 40-60 лет.

Лесные пожары

На рубеже XIX-XX вв. ежегодно в казенных лесах губернии происходило (по отчетам лесничих) 243 лесных пожара, или около 2 пожаров на 10 тыс. десятин лесов (Дюбюк, 1920). При этом в бассейне Унжи (Кологривский и Макарьевский уезды) ежегодно было 96 пожаров, которыми поражались преимущественно хвойные леса. Более 70% пожаров в хвойных лесах в бассейне Унжи поражали сосновые леса, в том числе сухие боры, которые занимали около половины площади от всех хвойных насаждений. Среди основных причин пожаров приводятся неосторожное обращение с огнем, включая использование огня при лесных расчистках и лесном выпасе, и поджоги.

Лесное хозяйство

Устройство казенных лесов Костромской губернии было начато в 1843 г. в Ветлужском уезде, одним из мотивов оказалась важность исследования ресурсов для мочального промысла (липа), в Макарьевском уезде – для нужд смолокурения (сосна) (Дюбюк, 1920). Таким образом лесоустроительные работы изначально производились не для учета древесных ресурсов как таковых, а были связаны с

⁴ 1 кубическая сажень составляет 9.7127 м³.

побочными лесными промыслами. В среднем каждая казенная дача с 1862 г. (начало систематических лесоустроительных работ) устраивалась не более полутора раз. В начале XX века устройством казенных лесов были заняты всего 7 таксаторов и 14 съемщиков, что не могло гарантировать подробности работ.

Особое хозяйство велось на сосну, ель, пихту, березу и осину, в меньшей степени использовались «второстепенные» виды, как лиственница, дуб, липа и ива (Дюбюк, 1920). Анализ планов частных хозяйств и данных по казенным и удельным лесам позволил очертить районы распространения выборочной формы хозяйства, куда практически целиком вошел Кологривский уезд. В хвойных лесах восточных уездов выборочным способом осваивалось до 70% площади эксплуатируемых хвойных лесов (Дюбюк, 1920). При сплошнолесосечном способе минимальный оборот рубки в хвойных лесах уезда составлял 120 лет, основная же часть рубилась 130 и 140-летними циклами, которые были максимальными в губернии. При этом фактическая эксплуатация отставала от расчетной, а фактический оборот рубки составлял в уезде около 150 лет. При выборочном способе леса в основном рубились с оборотом 130 и 160 лет, а иногда и целых 180 лет. Средний оборот хозяйства (промежуток времени, в течение которого можно не рубить насаждения с минимальными размерами сортиментов, имеющих спрос) на территории выборочной рубки в уезде составлял 83 года. Сопоставление оборота рубки и хозяйства выявляет, что 70% хвойных лесов уезда рубилось выборочным способом, а минимальный возраст при рубке таких насаждений составлял 100 лет. Ежегодно таким способом в уезде вырубалось всего 1331 десятина. С десятины лесосеки (данные по уезду) ежегодно заготавливалось в среднем 17 деревьев, а с каждой 100 десятин всей выборочной площади хвойных лесов вырубалось в среднем по 13 толстомерных деревьев (18 аршин в длину и от 4 вершков⁵ толщиной в верхнем отрубе), т.е. тех, на которые был спрос. Средняя полнота древостоев составляла 0,61 (среднеполнотные насаждения). В казенных дачах ежегодно эксплуатировалось всего около 10% естественного прироста. Лиственные леса в казенных и удельных дачах рубились сплошным способом при обороте рубки в 60 лет.

⁵ 1 аршин составляет 71,12 сантиметра, 1 вершок составляет 4,445 сантиметра.

Ежегодно в лесных (владельческих и казенных) дачах уезда образовывалось 0,16% валежного леса по отношению ко всему объему древесных ресурсов (Рожновский, 1867б). Также в лесу оставлялись выбракованные деревья при заготовках строевого леса. Для заготовки одного дерева на сплав или судостроение рубилось 2-3 дерева худшего качества – на так называемые подвалины, подкладины, браковку, стрелы и пр., на них должно было упасть срубленное целевое дерево. Продажи буреломного леса в уезде не было, хотя имелось 11200 поваленных деревьев строевого леса. При накоплениях валежа низменные участки заболачивались, а возвышенные были подвержены пожарам.

Использование лесных ресурсов

В середине XIX в. население Кологривского уезда достигло 71655 человек, а плотность составляла 327 душ на кв. милю; на 1 мужчину приходилось 3,4 десятины. В одном селении в среднем было 11 дворов по 7 жителей (Крживоблоцкий, 1861). Основными лесопромышленниками в то время были купцы. Промышленность купечества и мещан г. Кологрива заключалась в постройке в уезде из казенных и помещичьих лесов разных речных судов и сплаве древесины. Лес употреблялся на топливо, строительство для местного населения, а также сплавлялся по Унже в Волгу и поволжские города (Рожновский, 1867а). На продажу шли строевые деревья длиной 5,3-7,3 сажень, толщиной 5-10 вершков. При этом дровяного леса (видимо, менее указанных размерных показателей) из сосны, ели, березы и осины на сплав сбывалось только 0,14% всего объема.

Особенно сильному воздействию рубок и пожаров в силу заселенности прибрежных речных территорий с середины XIX в. подверглись леса по берегам рр. Ветлуга и Унжа на 25 верст от берегов, и производство продолжало расти. Позднее вырубка леса производилась исключительно из дач, прилегавших к р. Унжа на расстоянии от 50 до 25 верст. Особую ценность для сплава имел сосновый лес, но по его истощению на продажу шел также и еловый лес. В Кологривском уезде, помимо толстомерных деревьев, заготавливался и так называемый короткомерный лес и сухоподстойный лес, шедший на соловарницы в Нижегородскую губернию. Отпуск деревьев из казенных дач назначался примерно, но в среднем они не дорубались, в

отличие от владельческих дач, где ежегодно на сплав заготавливалась десятилетняя норма(!).

Условия хозяйства в казенных дачах определялись их положением относительно сплавных рек и железных дорог, а также местного потребления древесины. Эти факторы влияли на сбыт древесины, сортиментный состав, род хозяйства (на дровяной или строевой лес), способы рубок, их оборот и интенсивность. Для казенных дач, располагавшихся в районе исследований, как и для Кологривского уезда в целом, первоочередное значение имела сплавная система р. Унжа. Из рек на ключевом участке в качестве сплавных отмечаются лишь Понга и Кисть, входившая в сплавную систему Виги, и Вохтома – из системы Неи. В Шартановском районе наибольшее расстояние доставки древесины (гужевой подвозки) до сплавных путей составляло 25 верст (Дюбюк, 1920). Строевой лес сплавлялся в плотях и так называемыми целенами, а дровяной лес – в кошмах. По мелким же речкам (таким как Кисть и другие малые реки) и в случае быстрого спада половодья – россыпью (молевой сплав). Главный рынок дровяного леса находился в Нижнем Новгороде, а строевой лес сплавлялся через Макарьев в Юрьевец и далее по поволжским городам вплоть до Астрахани. Часть леса попадала в Москву, часть в Кострому и Ярославль. Имелось некоторое количество лесопильных заводов, потреблявших, однако, главным образом древесину из частных дач и в меньшей степени из казенных.

В 70-х годах XIX в. отпуск леса не производился с 56% лесной удобной площади казенных дач в Костромской губернии при наличии годной древесины и нормальном состоянии и производительности насаждений, в большинстве случаев, из-за отсутствия сбыта леса (Дюбюк, 1920). Однако к началу XX в. отпуск леса непрерывно возрастает и за 35 лет увеличивается в 6 раз, что связывают с общим экономическим развитием России, увеличением лесного экспорта, фабрично-заводской промышленности и городского и железнодорожного строительства. Обезлесение Средней России привело к ежегодному усилению эксплуатации лесов на севере, за Уралом и в Костромском Заволжье – усиливался сплав в низовья Волги, экспорт леса, увеличивались цены на строительные материалы и дрова, строились лесопилки у железных дорог и в лесу (Цветков, 1957). Частные леса истощались в

первую очередь, вследствие чего возрастал отпуск леса и из казенных дач. Помимо отпуска древесины, в первую очередь хвойной, из казенных дач отпускались элементы коры, а именно бересты, мочала, луба, лыка и ивового корья. Наиболее видную роль играли липовые изделия (73% отпуска), березовые (14%) и ивовые (13%).

Лес также активно использовался крестьянами, которые существовали только за счет лесного промысла. До 16% населения было занято заготовкой древесины в составе артелей (Статистический..., 1929). Не имея другого промысла, кроме лесного, жители занимались выработкой бревен для сплава, судостроением, сидкой смолы, гонкой дегтя, выделкой лыка из коры и мочала из ветвей липы. Из лыка ткали рогожи, вили веревки, делали судовые снасти, шлеи, лапти и другие мелкие вещи, которые широко использовались. Костромские рогожи славились по всей России и даже экспортировались и выставлялись на международных выставках. В ходе производства этих изделий лес уничтожался в большом количестве, но только таким способом крестьяне могли оплачивать государственные и помещичьи повинности.

В районах казенных дач разные древодельные промыслы были развиты слабо, основное распространение они получили на юго-востоке губернии. Там существовала химическая обработка дерева, развивалось смолокурение, жжение угля, смолоскипидарное и дегтярное производства (из осмола и бересты), выгонка пихтового спирта из хвои. В Шартановском лесничестве вырабатывалась осиновая клепка, использовавшаяся в Ярославле и Костроме, Нижнем Новгороде и Саратове. Так, в 1906 г. было изготовлено до 500 куб. сажень. В сопредельных лесничествах (Потрусовском) было небольшое производство саней и полозьев из березы, лукошек из осины и сосновой дранки, кадок из ели, лодок, корыт и деревянной посуды, бондарный и токарный промыслы. Указывается, что эти промыслы имели небольшое распространение и служили для удовлетворения местных надобностей внутри уездов, для них использовался лес надельный и купчий, а к покупке материалов в лесничествах, т.е. в казенных лесах, население не прибегало.

Побочное пользование лесом включало лесной выпас, сенокошение, временное сельскохозяйственное использование полей и лесосек при подготовке

почвы к облесению, сбор лесной подстилки, добычу мха, торфа, песка, камней, глины, извести, охоту и рыбную ловлю, содержание пчельников (Крживоблоцкий, 1861). К незаконным и неразрешенным, но практиковавшимся пользованиям, относились бортовое пчеловодство, самовольный посев ржи и т.д. Хлебопашество было «дурное», поскольку растрчиваемого в лесах удобрения не доставало для полей, как и времени для их хорошей обработки. Лесные сенокосы составляли 12% от общего сенокоса губернии. В земледелии преобладала трехпольная система; практиковался в лесных уездах и подсечно-огневой способ обработки земель. Получаемые в результате этого небольшие участки называли новями, или огнищами, общая площадь которых в итоге была весьма значительна.

Приведенные данные иллюстрируют в целом медленные темпы освоения лесов в XIX – начале XX вв. в уезде, в особенности в казенных дачах, а также выраженный экстенсивный характер лесопользования. Используемые в лесном хозяйстве приемы выборочной рубки с большими оборотами позволяли сохранять лесную среду и во многом структуру лесных насаждений, не препятствовали успешному возобновлению древесных видов, а преимущественно зимние заготовки не приводили к повреждениям почвы и напочвенного покрова. При этом приисковый характер лесопользования, при котором отбирались лучшие деревья, несомненно, постепенно приводил к ухудшению лесного фонда. Отсутствие местных концентрированных рынков древесины, единственный сбыт леса на Волгу, обширные незаселенные пространства, наличие наиболее крупного отборного строевого леса – все это находило отражение в экстенсивном выборочном хозяйстве (Материалы..., 1908).

3.2. Изменение территории распространения некоторых древесных видов за последние столетия

Ботанико-географическое положение Костромской области интересно тем, что через нее проходит граница южной и средней тайги, а ее восточная часть представляет собой форпост сибирской тайги в пределах Восточной Европы. Через

территорию области проходят границы сплошных ареалов многих видов: *Abies sibirica* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb., *Quercus robur* L., *Acer platanoides* L. Этим объясняется уязвимость сообществ с их участием в условиях усиливающегося лесохозяйственного пресса. Облик зональных лесов сейчас может быть восстановлен только по литературным и архивным источникам. Сведения об особенностях экологии древесных видов, составе образуемых ими насаждений в совокупности с данными об использовании лесов и изменениях распространения видов представляют основу для изучения и анализа динамики, мониторинга и охраны лесных сообществ на современном этапе.

Одним из немногочисленных источников данных о распространении древесных видов служили лесоустроительные отчеты по казенным лесным дачам, прочие описания лесонасаждений в неустроенных казенных дачах и заметки полевых исследователей, ботаников и лесоводов.

Abies sibirica

В литературе XIX-XX вв. пихта указывалась только для востока губернии, где проводилась западная или юго-западная граница ее ареала. Распространение пихты описывалось А.Е. Жадовским (1920) из Вологодской губернии до р. Монза на границе Вологодской и Костромской губерний (современный Буйский район), затем до г. Семенов Нижегородской губернии. По данным В.М. Чарнецкого (1914), граница ареала пихты проходит через запад Солигаличского уезда, запад Галичского, северо-восток Кинешемского, затем на восток через Макарьевский, Варнавинский и Ветлужский уезды и далее в Вятскую губернию (современная Кировская область). Отдельные местонахождения пихты (Жадовский, 1914) отодвигают границу несколько западнее (находки на северном берегу Галичского озера (Галичский район) и на востоке и севере Буйского района (рис. 1_1)), а находки в Нижегородской губернии отодвигают ее сильно к югу. Основной причиной отступления пихты на восток считалась вырубка лесов (Жадовский, 1920).

Пихта не образовывала чистых насаждений, а встречалась как примесь в еловых и смешанных лесах с участием до 4 единиц в составе древостоя (Квевцинский, 1917). В росте она не уступает ели, но часто подвержена сердцевинной гнили.

Пихтово-еловые разновозрастные древостои на правобережье р. Унжа описаны и на супесях, и на суглинках. В южных частях уезда в пихто-ельниках повсеместно отмечался густой подлесок (до 70% проективного покрытия) из липы, рябины, клена, вяза и дуба (эти виды достигали третьей величины по высоте, т.е. 7-15 м (Энциклопедия..., 2006)), который угнетал подрост ели и пихты.

Вопросам взаимоотношений ели и пихты в лесах Европейской России посвящена обширная литература (Васильев, 1935; Корчагин, 1936, 1940; Нешатаев, 1963; Турков, Шлыков, Троицкий, 1977; Широков, 1998). По мнению некоторых авторов, пихта со временем выпадает из смешанного древостоя, поскольку, как вид более требовательный к условиям среды, является слабым конкурентом ели (Тюлина, 1922; Исполатов, 1931), а подрост пихты более подвержен внешним воздействиям и быстро ослабевает, что приводит к малому участию этого вида во взрослых насаждениях (Матренинский, 1917; Форст, 1917). Другая группа авторов приводит данные о вытеснении ели пихтой в наиболее богатых местообитаниях (Самбук, 1930; Васильев, 1935). По материалам Корчагина (1940), изучавшего пихто-ельники западного макросклона Урала, возраст ели и пихты чаще всего одинаков, независимо от этого пихта в целом растет хуже ели, но выпадения пихты во всех дренированных лесах не происходит. Распространение пихты приурочено к хорошо дренированным почвам, к перегнойным или карбонатным породам, к долинам рек – во всех случаях пихта лучше себя чувствует в богатых местообитаниях и постепенно выпадает из древостоя с увеличением увлажнения (заболоченности), при развитии мощного мохового покрова и на обедненных сухих почвах. Отсутствие пихты в ельниках в описанных типичных для нее местообитаниях может быть объяснено тем, что участок был пройден периодически (даже раз в несколько сотен лет) повторяющимися катастрофическими пожарами, после которых пихта вселяется только на средних и поздних стадиях сукцессий на этапе мелколиственно-елового и елового леса. Это связано с особенностями плодоношения пихты, меньшей сохранностью семян и характером их распространения (Гуман, 1917; Сукачев, 1934). Затруднено возобновление пихты также при мощном моховом покрове, который, как правило, развивается в ельниках, сформировавшихся после пожара. Это вполне соотносится с полученными нами данными на участках исследований.

До начала промышленного освоения на нагорном (правом) берегу р. Унжа (Квещинский, 1917) господствовали высокобонитетные пихтово-еловые насаждения (с деревьями в 40 аршин высотой и 7-9 вершков в диаметре, возрастом от 130-150 лет). Таким образом, наличие на современном этапе участков елово-пихтовых лесов может свидетельствовать об отсутствии катастрофических пожаров, по крайней мере, в течение 300-400 лет.

Larix sibirica

Кологривским уездом ограничивался западный предел распространения лиственницы. Граница ареала продолжалась из Вологодской губернии по рр. Межа, Унжа, далее на юго-восток в Нижегородскую губернию (Чарнецкий, 1914; Жадовский, 1920). Сплошных насаждений в Костромской губернии лиственница уже не образует, она описана в насаждениях с сосной, зачастую бывших корабельных рощах, а также всюду успешно разводилась (Жадовский, 1914). Известно упоминание одного небольшого чистого лиственничного насаждения (Чарнецкий, 1914).

Корабельные рощи произрастали на лучших по качеству почвах и располагались удобно для вывоза высококачественных деревьев и сплава (Чарнецкий, 1913). На западе Кологривского уезда (современный Парфеньевский район) на нужды флота заготавливали сосну и лиственницу. Расположены такие рощи были большей частью на возвышенностях с глубоким желтым песком с примесью значительного числа валунов (Жадовский, 1913). Сосновые и смешанные лиственнично-сосновые насаждения произрастали не только на бедных песчаных почвах, но и на лучших суглинистых почвах, что может свидетельствовать об отсутствии строгой приуроченности светлохвойных лесов к отложениям определенного механического состава.

В ходе исследовательских работ по созданию ООПТ на территории Костромской области были обнаружены насаждения с участием лиственницы в Парфеньевском, Макарьевском, Межевском и Кологривском районах. В настоящее время лиственница в Костромской области находится под угрозой исчезновения. Это связано с активными вырубками прошлого, поскольку сплошнолесосечные

рубки приводят к полной смене лиственнично-сосновых боров на сосново-березовые или сосновые насаждения. В напочвенном покрове начинают доминировать светлюбивые травы, препятствующие появлению древесных всходов, а появляющийся налет березы занимает всю вырубленную территорию. Одно из условий успешного возобновления этого вида – периодические пожары, которые уничтожают ель и иногда сосну, давая возможность светлюбивым всходам лиственницы выжить (Янчевский, 1899; Чарнецкий, 1899). Поэтому в связи с уменьшившимся числом пожаров и ставшим затруднительным в условиях конкуренции с елью возобновлением светлохвойных светлюбивых видов, смена насаждений с участием сосны и лиственницы представляет сейчас обычное явление. Сведения о флористическом составе некоторых лиственнично-сосновых насаждений, присутствии таких видов, как *Lonicera xylosteum*, *Daphne mezereum*, а также молодых деревьев липы, ели и осины и слабом развитии или отсутствии подроста сосны и лиственницы, дают некоторое представление об истории и динамике этих лесов.

Quercus robur

По территории северных районов Костромской области проходят границы современного распространения клена и дуба, вяза, ясеня (Материалы..., 1908; Чарнецкий, 1914; Ареалы..., 1977-1986), которые раньше встречались в лесах области гораздо чаще, чем в настоящее время.

По описаниям XIX-XX веков северная граница распространения дуба проходила через г. Кологрив (Чарнецкий, 1893; Миндовский, 1924). В XVIII веке в губернии существовали корабельные дубовые рощи, дуб из которых шел на кораблестроение для Архангельского порта (Чарнецкий, 1913; Редько, Бабич, 1993). Некогда дуб был широко распространен, в частности, в восточной части Костромской губернии, где рос не только по р. Унжа, но и по долинам рек Межа, Черный Лух, Ветлуга, Нея и другим. Об этом свидетельствуют находки громадных экземпляров мореного дуба в берегах этих рек. В начале XX века на пойменных местах этих рек встречался лишь дуб в виде низкорослого кустарника (Чарнецкий, 1893).

Засвидетельствованы и находки так называемого нагорного дуба, т.е. произрастающего на междуречьях, до 57,5⁰ с.ш. Обнаружены пни до 25-30 вершков в

диаметре. Граница спорадического распространения дуба в виде приземистого кустарника отодвигается далеко к северу от Костромской губернии, такие экземпляры дуба известны были и в Вологодской губернии (Жадовский, 1914). Исторические исследования показали, что климатических ограничений для произрастания дуба, как в поймах, так и на возвышенных междуречных пространствах, нет. Известны посаженные в 60-х гг. ссылными поляками дубравы, находки дуба в поймах рек бассейнов рр. Унжи, Ветлуги, Вятки, а также примесь дуба в еловых лесах и на полях, представляющие собой, возможно, остатки священных рощ черемис. Таким образом, на территории исследования дуб может проходить все стадии развития до взрослого дерева, а его распространение по разным местоположениям было отмечено вплоть до 58⁰ с.ш. К началу XX века дуб почти уже был истреблен в ходе хозяйственной деятельности, поскольку плодородные почвы под лесами с участием дуба распахивались в первую очередь.

Tilia cordata

Костромская губерния славилась своими липовыми лесами (Арнольд, 1891), лучшие липовые леса тянулись с северо-восточного края губернии во всех направлениях. В Ветлужском и Варнавинском уездах (восточная часть области) было учтено до 120 000 десятин липняков (Рожновский, 1872). Липа часто отмечалась в еловых лесах в виде подлеска и высокоствольной примеси, на раменах со свежими, богатыми перегноем суглинистыми почвами в Кологривском, Чухломском, Костромском и других уездах.

В условиях активного пользования лесными ресурсами липа не успевала достичь плодоношения, так как молодые деревья вырубались для разных целей. Из-за систематического хищения и векового потребления крестьянами на лыко, распашки плодородных земель исчезновение липы в губернии шло очень быстро (Дюбюк, 1918). Только в труднодоступных местностях казенных дач липа встречалась не только как подлесок, но и в составе второго яруса еловых насаждений, как на суглинистых, так и на супесчаных почвах междуречий или в поймах (Чарнецкий, 1899; Квещинский, 1917). В естественном состоянии в лесных массивах, в частности Кологривского уезда, липа существовала как подлесок, одиночные

деревья или куртины кустарника (Матренинский, 1917). Иногда липа встречалась и на плодородных песчаных почвах, появляясь в подлеске сосняков и лиственнично-сосновых лесов в кустарниковой форме, что подтверждается и нашими исследованиями в Кологривском и Чухломском районах области. Липа – один из немногих видов подлеска, способных сохраняться и продолжать развитие после сплошных вырубок, захватывая соседние освободившиеся лесные площади. К насаждениям из липы со временем примешиваются осина и береза, далее уже появляются всходы хвойных видов.

В начале XX века еловые и пихтово-еловые леса с участием липы, подростом липы и клена, иногда вяза (деревья третьей величины по высоте) преобладали по площади на правом берегу р. Унжа в Кологривском уезде (Материалы..., 1908; Квецинский, 1917; Матренинский, 1917). В настоящее время леса подобного состава сохранились лишь небольшими участками среди крупных послерубочных массивов. Самый крупный из них – бывший памятник природы «Кологривский лес» площадью около 1000 га (Орлов, Абатуров, Письмеров, 1980; Дылис, Прокуронов, 1986; Коренные..., 1988). За последние 100 лет из состава насаждений практически исчезли или стали редкими такие неморальные виды, как *Euonimus verrucosa*, *Corylus avellana*, *Viburnum opulus*, *Lonicera xylosteum*, *Acer platanoides*, *Ulmus glabra*, встречавшиеся в ельниках и пихто-ельниках повсеместно (Матренинский, 1917). Их находки в современных сообществах несомненно указывают на отсутствие недавней распашки и пожаров.

Исходя из приведенных сведений, липа способна нормально развиваться и возобновляться при существующих природных условиях в данном климатическом районе (Палеогеография, 1978; Развитие ландшафтов..., 1993), но хищническое отношение к ней, имевшее место в прошлом, не позволило установить какое-либо рациональное хозяйство на нее, а привело к существенному сокращению ее распространения.

Несомненным остается факт сокращения за последние 100 лет распространения описанных древесных видов в подзоне южной тайги. В лесах области в настоящее время господствуют раннесукцессионные виды, а участие

позднесукцессионных видов *Abies sibirica*, *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides* в приспевающих, спелых и перестойных насаждениях (39% лесов) минимально. Восстановление природных позиций этих видов при современном лесопользовании естественным путем, без специальных лесоводственных мер содействия их возобновлению и развитию или заповедания, практически невозможно. Спроектированная региональная сеть особо охраняемых природных территорий (Хорошев и др., 2006) предусматривает охрану малонарушенных ландшафтов и местообитаний уязвимых видов, обеспечивая возможность заноса их зачатков и спонтанное развитие сообществ.

ГЛАВА 4. ОСНОВНЫЕ ВАРИАНТЫ ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫХ СУКЦЕССИЙ

Анализ истории лесопользования (Глава 3) приводит к заключению, что лесной покров исследуемой территории представляет сукцессионную систему, облик которой определяется хозяйственной деятельностью человека. Именно хозяйственная деятельность: вырубки разного типа, посадки, уход за культурами и естественным возобновлением и другие воздействия, определяет видовой состав древесной синузии, возрастной состав ценопопуляций деревьев, состав видов напочвенного покрова, тип гумусообразования, границы между сообществами. Разная интенсивность и периодичность хозяйственных воздействий, в том числе и введение режима охраны лесных сообществ, определяет большое разнообразие сукцессионных сообществ.

Изучение изменений видового состава и структуры сообществ на разных этапах сукцессий с целью упорядочивания существующего многообразия вариантов сукцессионных сообществ необходимо как при природоохранном планировании и мониторинге природных экосистем, так и для организации оптимального лесопользования.

4.1. Характеристика основных вариантов сукцессионных рядов на различных поверхностных отложениях

Исследованные лесные массивы расположены в Кологривском, Межевском, Павинском, Вохомском, Мантуровском, Поназыревском и Шарьинском районах на востоке Костромской области и в Даровском районе на западе Кировской области.

Типизация сообществ проведена на основе сопоставления результатов, полученных при применении (1) доминантного подхода (по древесному ярусу), (2) эколого-ценотического подхода, а также (3) ординации массива геоботанических данных в многомерном пространстве факторов среды (рис. 4_1). Это позволило учесть сходство между лесами на севере и на юге в пределах исследованной территории.

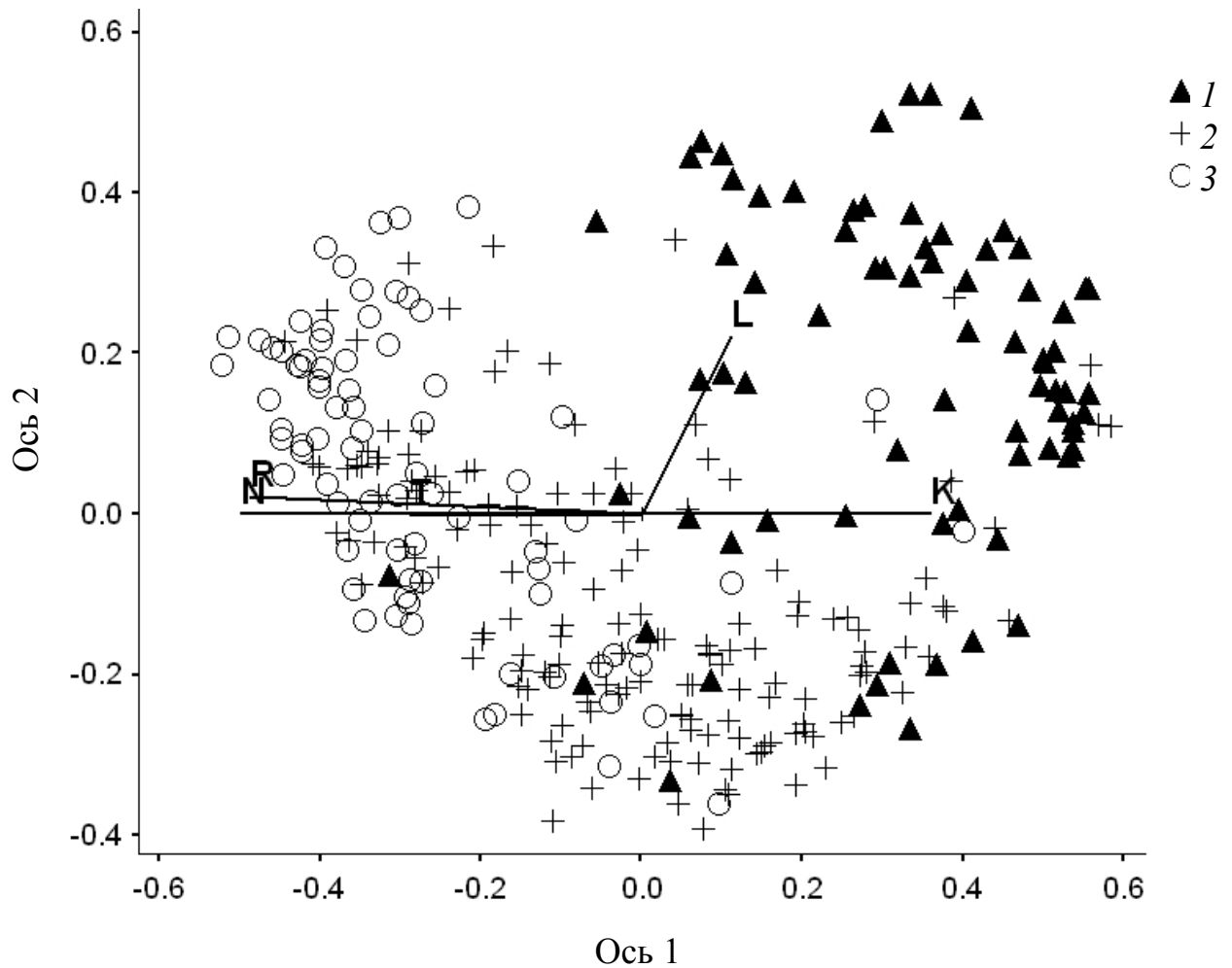


Рис. 4_1. Диаграмма ординации сообществ сукцессионных рядов вместе с векторами экологических факторов.

Ось абсцисс – ось 1 РСоА, ось ординат – ось 2 РСоА. Экологические факторы по Элленбергу: *N* – обеспеченность почвы азотом, *R* – кислотность почвы, *T* – температурный режим почвы, *L* – освещенность, *K* – континентальность климата. Сукцессионные ряды сообществ: 1 – ряд 1, 2 – ряд 2, 3 – ряд 3.

Метки по осям соответствуют стандартным отклонениям распределения видовых обилий по площадкам, умноженным на 100.

В качестве исходной информации по составу, структуре древостоя и подроста использованы: лесотаксационные данные лесоустройства соответствующих лесхозов Костромской и Кировской областей последних лет, геоботанические описания, а также выборочное определение абсолютного возраста деревьев при помощи возрастного бура.

Выделены три сукцессионных ряда сообществ, приуроченных к вершинным поверхностям междуречий и пологим эрозионным склонам (Луговая, 2008):

1 ряд – сосновые леса с елью бореальные на песчаных и супесчаных отложениях пирогенные,

2 ряд – мелколиственно-еловые неморально-бореальные леса на суглинистых отложениях после сплошных рубок и

3 ряд – мелколиственно-еловые леса с пихтой и широколиственными видами деревьев неморально-бореальные на суглинистых отложениях после выборочных рубок.

Каждый сукцессионный ряд содержит пять последовательных стадий, выделенных на основе оценки этапов развития древостоя и его возрастности, присутствия лесообразующих видов разных стратегий, степени формирования возрастных парцелл и стадий формирования ветровально-почвенных комплексов, а также изменений эколого-ценотической структуры травяно-кустарничкового яруса (табл. 4_1). Для каждого ряда определены хозяйственные воздействия, после прекращения которых началось восстановление сообществ в спонтанном режиме. Ряд 1 включает сообщества, восстанавливающиеся после верхового пожара, ряд 2 – после сплошных рубок и ряд 3 – после выборочных рубок с оставлением подроста.

Основные показатели, характеризующие изменения структурного разнообразия синузии деревьев в выделенных рядах сукцессионных сообществ, представлены в табл. 4_2. Используются представления о ранне- и поздне-сукцессионных видах (Forest succession..., 1981), основанные на классификации древесных видов по типам стратегий (Работнов, 1975; Grime, 1979; Пианка, 1981; Миркин, 1983; Смирнова, 1987; Популяционные..., 2002). Во всех трех рядах на ранних стадиях среди древесных видов доминируют светолюбивые виды реактивной стратегии (мелколиственные виды и сосна), которые постепенно вытесняются теневыносливыми видами (темнохвойные и широколиственные виды) конкурентной и толерантной стратегий; при этом монодоминантный древостой сменяется олигодоминантным (редко полидоминантным), увеличивается число поколений древесных видов. Динамика основных показателей структуры древесного яруса по мере перехода насаждений из одновозрастных в разновозрастные

прослеживается по формированию возрастных парцелл, а также появлению и развитию элементов ветровально-почвенных комплексов. Согласованные изменения этих показателей в сообществах, отнесенных к разным сукцессионным рядам, позволяют констатировать общность их проявления на исследованной территории при спонтанном развитии.

Таблица 4_1

Сукцессионные ряды сообществ на разных поверхностных отложениях

Номер стадии	Стадия сукцессионного ряда	Число описаний
Ряд 1: сосновые леса с елью бореальные на песчаных и супесчаных отложениях		
1.1	Пожарища, зарастающие сосной (ярус С) лишайниковые (0-20 лет)	9
1.2	Сосняки (ярус В) с подростом ели (ярус С) лишайниковые и зеленомошные (20-40 лет)	13
1.3	Сосняки (ярус А) с елью (ярус В) кустарничково-зеленомошные (40-70 лет)	27
1.4	Сосняки с елью (ярус А2 и В) зеленомошно-кустарничковые (70-100 лет)	26
1.5	Ельники I-го поколения со старой сосной с подростом ели (ярус В) кустарничковые (>100 лет)	1
Ряд 2: мелколиственно-еловые неморально-бореальные леса на суглинистых отложениях		
2.1	Вырубки, зарастающие березой, осиной (с самосевом или посадками сосны) зеленомошные и кустарничковые (0-20 лет)	11
2.2	Березняки, осинники (ярус В) с подростом ели (иногда сосны) кустарничковые (20-40 лет)	13
2.3	Березняки, осинники (ярус А) с елью (иногда сосной) (ярус А2 и В) кустарничковые и мелкотравно-бореальные (40-70 лет)	16

2.4	Ельники с березой, осиной (иногда сосной) мелкотравно-бореальные и мелкотравно-неморально-бореальные (70-150 лет)	93
2.5	Ельники II-го поколения с березой, осиной мелкотравно-неморально-бореальные (>150 лет)	31
Ряд 3: мелколиственно-еловые леса с пихтой и широколиственными видами деревьев неморально-бореальные на суглинистых отложениях		
3.1	Вырубки, зарастающие березой, осиной (с сохранившимся подростом ели, пихты, липы) мелкотравно-неморально-бореальные (0-20 лет)	4
3.2	Березняки, осинники (ярус В) с подростом ели, пихты и липы мелкотравно-неморально-бореальные (20-40 лет)	7
3.3	Березняки, осинники (ярус А) с елью, пихтой и липой (ярус А2 и В) мелкотравно-неморально-бореальные (40-70 лет)	14
3.4	Ельники с пихтой, березой, осиной, с подростом липы, пихты (ярусы В, С) мелкотравно-неморально-бореальные (70-150 и более лет)	46
3.5	Ельники II-го и следующих поколений с пихтой, липой неморально-бореальные (>150 лет)	9

Возрастные парцеллы на начальных стадиях сукцессий как правило не выражены, поскольку эти стадии представлены сообществами, где развивается первое поколение (имматурные и виргинильные особи) раннесукцессионных видов пионерной стратегии. В некоторых случаях, при наличии оставленных при рубке куртин подроста ели, структура более сложная.

По мере выхода виргинильных и молодых генеративных особей раннесукцессионных видов в ярус В (стадии 1.2, 2.2 и 3.2) появляется или активизируется подрост позднесукцессионных видов конкурентной и толерантной стратегий. В средневозрастных насаждениях с полным набором ярусов выделяется несколько возрастных парцелл древесных видов: парцеллы генеративных особей

Таблица 4_2

Структурное разнообразие синузии деревьев в сообществах разных сукцессионных рядов

Но- мер ряда	Но- мер ста- дии	Описание стадии сукцессионного ряда	Показатели структурного разнообразия			
			характе- ристика древостоя	тип стратегии видов деревьев	стадия развития возрастных парцелл	стадии форми- рования ВПК*
1	1	Пожарища, зарастающие сосной (ярус С) лишайниковые (0-20 лет)	одновоз- растный	<i>r</i> -стратегии - сосна	нулевая	нулевая
2	1	Вырубки, зарастающие березой, осиной (с самосевом или посадками сосны) зеленомошные и кустарничковые (0-20 лет)		<i>r</i> -стратегии - береза, осина, сосна		
3	1	Вырубки, зарастающие березой, осиной (с сохранившимся подростом ели, пихты, липы) мелкотравно-неморально-бореальные (0-20 лет)		<i>r</i> -стратегии - береза, осина, <i>K</i> -стратегии - ель, липа, пихта		
1	2	Сосняки (ярус В) с подростом ели (ярус С) лишайниковые и зеленомошные (20-40 лет)	одновоз- растный	<i>r</i> -стратегии - сосна, <i>K</i> -стратег - ель	начальная	нулевая
2	2	Березняки, осинники (ярус В) с подростом ели (иногда сосны) кустарничковые (20-40 лет)		<i>r</i> -стратегии - береза, осина, сосна, <i>K</i> -стратег - ель		
3	2	Березняки, осинники (ярус В) с подростом ели, пихты и липы мелкотравно-неморально-бореальные (20-40 лет)		<i>r</i> -стратегии - береза, осина, <i>K</i> -стратегии - ель, липа, пихта		

Таблица 4_2. Продолжение

1	3	Сосняки (ярус А) с елью (ярус В) кустарничково-зеленомошные (40-70 лет)	условно разновоз- растный	<i>K</i> -стратег - ель, <i>r</i> -стратег - сосна	средняя	первая
2	3	Березняки, осинники (ярус А) с елью (иногда сосной) (ярус А2 и В) кустарничковые и мелкотравно- бореальные (40-70 лет)		<i>K</i> -стратег – ель, <i>r</i> -стратеги - береза, осина, сосна		
3	3	Березняки, осинники (ярус А) с елью, пихтой и липой (ярус А2 и В) мелкотравно-неморально-бореальные (40- 70 лет)		<i>K</i> -стратеги - ель, липа, пихта, <i>r</i> -стратеги - береза, осина		
1	4	Сосняки с елью (ярус А2 и В) зеленомошно-кустарничковые (70-100 лет)	условно разновоз- растный	<i>K</i> -стратег – ель, <i>r</i> -стратеги - сосна	поздняя	первая, вторая
2	4	Ельники с березой, осиной (иногда сосной) мелкотравно-бореальные и мелкотравно- неморально-бореальные (70-150 лет)		<i>K</i> -стратег – ель, <i>r</i> -стратеги – береза, осина, сосна		
3	4	Ельники с пихтой, березой, осиной, с подростом липы, пихты (ярусы В, С) мелкотравно-неморально-бореальные (70- 150 и более лет)		<i>K</i> -стратеги - ель, липа, пихта, <i>r</i> -стратеги - береза, осина		
1	5	Ельники I-го поколения со старой сосной с подростом ели (ярус В) кустарничковые (>100 лет)		<i>K</i> -стратег – ель, <i>r</i> -стратег - сосна		
2	5	Ельники II-го поколения с березой, осиной мелкотравно-неморально-бореальные (>150 лет)	разновоз- растный	<i>K</i> -стратег – ель, <i>r</i> - стратеги - береза, осина	завершаю- щая	первая, вторая, третья
3	5	Ельники II-го и следующих поколений с пихтой, липой неморально-бореальные (>150 лет)		<i>K</i> -стратеги - ель, липа, пихта, <i>r</i> -стратеги - береза, осина		

ВПК – ветровально-почвенные комплексы; *r* – раннесукцессионные виды; *K* – поздне-сукцессионные виды.

раннесукцессионных видов, парцеллы имматурных и виргинильных особей позднесукцессионных видов. Примерно на этой стадии начинается формирование ветровально-почвенных комплексов: появляются бугры, западины и валеж начальной стадии разложения в результате вывалов раннесукцессионных видов деревьев, часть раннесукцессионных видов формирует фракцию сухостоя. На поздних стадиях (стадия 4) начинает успешно развиваться подрост темнохвойных видов деревьев и/или липы, формируются парцеллы темнохвойных и широколиственных виргинильных деревьев.

Оценки структурного разнообразия – наличие возрастных парцелл, ярусов, степень выраженности элементов ветровально-почвенных комплексов, включая валеж и степень его разложения, обилие стоящих мертвых деревьев – часто основаны на сравнении структуры исследуемого сообщества и основных признаков структуры ненарушенных лесных сообществ (Оценка и сохранение..., 2000; Стороженко, 2001). Таким образом, результаты оценки структурного разнообразия одновременно могут служить оценками сукцессионного состояния лесных сообществ.

Общая характеристика сообществ разных рядов

Первый ряд объединяет сообщества бореальных сосновых лесов с елью на песчаных и супесчаных отложениях пирогенного происхождения.

Сообщества этого ряда описаны преимущественно в Межевском и Мантуровском районах, частично в Вохомском районе на междуречных пространствах, для которых характерны мощные песчаные флювиогляциальные отложения или чехол супесей и песков, перекрывающих морену. Почвы, описанные на водоразделах под типичными сообществами этого ряда – подзолы и двучленные почвы на средних суглинках. Во всех сообществах, отнесенных к этому сукцессионному ряду, были выявлены следы пожаров.

Начальная стадия этого ряда представлена возобновлением сосны на обнаженном субстрате с лишайниковым или злаковым напочвенным покровом. Далее, по мере роста первого поколения сосны (стадии 1.2, 1.3), развивается и еловый подрост, а в напочвенном покрове доминируют зеленые мхи, и начинается

развитие бореальных кустарничков. На стадии 1.4 формируются елово-сосновые насаждения чернично-зеленомошные, брусничные, иногда с пятнами сфагновых мхов. В этих сообществах вполне развито молодое поколение ели (виргинильные и молодые генеративные деревья). Последняя из описанных стадий (1.5) включает еловые леса I поколения с участием старых деревьев сосны и подростом ели зеленомошно-кустарничковые.

По эколого-флористической классификации сообщества этой стадии относятся к двум ассоциациям: *Vaccinio myrtilli* (Kob. 1930) Br.-Bl. et Vlieger 1939 и *Vaccinio vitis-idaeae* – *Pinetum sylvestris* Sokol 1980.

Сомкнутость крон древостоя в сообществах двух последних стадий составляет 0.4-0.7, возраст отдельных деревьев может достигать 150-170 лет. Покрытие яруса В -10-20%, в нем преобладает ель. В подлеске доминирует рябина (*Sorbus aucuparia*), жимолость лесная (*Lonicera xylosteum*), крушина ломкая (*Frangula alnus*), можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis*), виды шиповника (*Rosa* sp.). Отсутствие возобновления сосны и активное возобновление ели в сообществах этого ряда свидетельствуют о том, что восстановительные сукцессии направлены в сторону формирования разновозрастных ельников.

Сосняки с елью характеризуются низкими показателями видового разнообразия (табл. 4_3). Проективное покрытие яруса С от 5 до 80%. В лесах с хорошо развитым напочвенным покровом доминируют бореальные кустарнички: черника (*Vaccinium myrtillus*) и брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), а также виды бореального мелкотравья: кислица (*Oxalis acetosella*), майник двулистный (*Maianthemum bifolium*), седмичник европейский (*Trientalis europaea*), линнея северная (*Linnaea borealis*), среди опушечных видов костяника (*Rubus saxatilis*), золотарник обыкновенный (*Solidago virgaurea*), марьянник луговой (*Melampyrum pratense*), земляника лесная (*Fragaria vesca*) и др. Обилен вейник лесной (*Calamagrostis arundinacea*), встречается неморальное разнотравье: звездчатка жестколистная (*Stellaria holostea*), перловник поникший (*Melica nutans*). Моховой покров представлен видами зеленомошной группы: *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum undulatum*, *Climacium dendroides*; из лишайников встречаются в основном виды родов *Cladonia* и *Cladina*.

Таблица 4_3

Некоторые параметры биоразнообразия сукцессионных сообществ

Показатель видового разнообразия			Номер стадии сукцессионного ряда														
			1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	2.1	2.2	2.3	2.4	2.5	3.1	3.2	3.3	3.4	3.5
Среднее число видов на 100 м ²	Деревья	А	0	0.6	2.1	2.6	3	0	0.3	0.3	2.8	2	0.3	0.4	2.4	2.9	4
		В	2	2.6	2	2	3	3.4	3.7	3.7	2.5	3	4.3	4.8	3.6	3.6	5
	Виды всех жиз- ненных форм в ярусе С		13	10	11	11	9	29	27	23	22	24	29	29	36	32	33

Названия сукцессионных рядов и стадий сукцессий даны в табл. 4_1.

На участке в Межевском районе в древостое и подросте сосняков иногда в виде примеси встречается лиственница сибирская (*Larix sibirica*), возраст отдельных деревьев достигает 230 лет. На данной территории располагается одна из немногочисленных в Европейской России локальная популяция этого вида. Морфология зрелых шишек и семян деревьев лиственницы в районе исследований соответствует описанию лиственницы сибирской, из состава экотипов которой в 1947 г. Н.В. Дылис выделил в отдельный вид лиственницу Сукачева (*Larix sukaczewii*) (Дылис, 1981), хотя некоторыми ботаниками она не признается самостоятельным видом, а считается разновидностью *Larix sibirica*. Крупных массивов с участием лиственницы в древостое не сохранилось, но обнаружены большие участки с возобновлением лиственницы, находящиеся в критическом состоянии.

Второй ряд включает мелколиственно-еловые неморально-бореальные леса на суглинистых отложениях после сплошных рубок.

Сообщества этого ряда описаны на всех обследованных участках, на различных водораздельных экотопах на суглинистых и легкосуглинистых моренных отложениях, местами перекрытых чехлом супесей, и представляют собой послерубочные сообщества, иногда пройденные на начальных стадиях пожарами.

Начальные стадии (2.1, 2.2) представлены возобновлением, а затем молодым поколением березы и осины с примесью сосны, иногда с угнетенным поколением ели в имматурном и виргинильном состояниях. Для сообществ начальных стадий характерен зеленомошно-злаково-кустарничковый напочвенный покров.

По мере развития древесного яруса из мелколиственных видов и подроста ели (стадия 2.3) в травяно-кустарничковом ярусе угнетаются злаки, сокращается проективное покрытие зеленых мхов, а доминировать начинают группы кустарничков и бореального мелкотравья. Сообщества, отнесенные к поздним стадиям этого ряда, наиболее широко распространены на исследованной территории. Это еловые и мелколиственно-еловые леса, иногда с участием в древостое сосны, кустарничковые, мелкотравно-бореальные, мелкотравно-неморально-бореальные (рис. 5_7). Сомкнутость древесного яруса (А) – 0,4-0,8. В ярусе подлеска (В) покрытие варьирует от 8 до 20% в зависимости от сомкнутости полога древостоя. Высокое покрытие создает подрост деревьев, который состоит из ели (часто доминирует), осины, изредка – пихты (*Abies sibirica*) и ольхи серой (*Alnus incana*). Наиболее обычна в этом ярусе рябина, небольшое участие принимают такие виды, как волчегодник (*Daphne mezereum*), жимолость лесная (*Lonicera xylosteum*), крушина (*Frangula alnus*), черемуха (*Padus avium*). В травяно-кустарничковом ярусе (С) доминируют виды бореального мелкотравья, особенно кислица, а кроме того, с низким обилием встречаются различные виды трав (бореальные, неморальные, опушечные), а в понижениях виды гигрофильного высокотравья – таволга вязолистная (*Filipendula ulmaria*), гравилат речной (*Geum rivale*) и др. Покрытие яруса D высокое. На поздних стадиях при распаде первого поколения ранне- и поздне-сукцессионных древесных видов иногда образуются большие окна, в которых активно развивается подрост ели, угнетающий травяно-кустарничковый ярус. С этим связано временное падение видового разнообразия и увеличение доли видов бореальной группы (рис. 4_2).

Третий ряд включает мелколиственно-еловые леса с пихтой и широколиственными видами деревьев неморально-бореальные на суглинистых отложениях после выборочных рубок.

Сообщества этого ряда описаны во всех обследованных районах после выборочных рубок и рубок с оставлением подроста и слабым повреждением напочвенного покрова, что свидетельствует о возможности формирования лесов подобного состава и структуры при наличии источников зачатков всех лесообразующих древесных видов.

Главная особенность сообществ этого ряда – присутствие в разных ярусах характерных для исследованной территории, но уже ставших редкими пихты и широколиственных видов деревьев. Наиболее часто встречающийся широколиственный вид – липа (*Tilia cordata*), единственный из широколиственных видов-лесообразователей в таежной зоне (см. Главу 3). Редко участие в подросте принимают клен платанolistный (*Acer platanoides*) и вяз шершавый (*Ulmus glabra*). По этой причине это самый немногочисленный по числу описаний ряд.

Начальные стадии (3.1, 3.2) включают послерубочные мелколиственные сообщества мелкотравно-неморально-бореальные с куртинами подроста ели, оставленными после рубок, а также единичными особями липы и пихты. На средней стадии (3.3) ярус А1 состоит из генеративных деревьев березы и осины, а ярусы А2 и В из молодых генеративных деревьев ели, пихты, липы. Травяно-кустарничковый покров этих сообществ состоит из трав бореальной и неморальной групп, иногда в редких окнах от вывала мелколиственных деревьев развиваются виды нитрофильного и бореального высокотравья. Поздние стадии (3.4 – 3.5) представлены мелколиственно-темнохвойными и широколиственно-темнохвойными неморально-бореальными лесами (рис. 5_7). Благодаря наличию более одного поколения древесных видов здесь хорошо развита парцеллярная структура, много вновь образовавшихся окон, где велика доля нитрофильного и бореального высокотравья (рис. 4_2). Сомкнутость крон сильно меняется от одного участка сообществ к другому в связи с развитием ветровальных процессов: от 0,3 – 0,8. Подрост состоит из ели, пихты, липы, иногда осины. Подлесок более разнообразен, чем в сообществах ряда 2; он включает не только рябину, жимолость лесную, но и виды смородины (*Ribes nigrum*, *R. hispidulum*), жимолость Палласа (*Lonicera pallasii*), черемуху, крушину, волчегородник. В травяно-кустарничковом ярусе (С), помимо видов бореального мелкотравья, представлены неморальные виды, среди которых

доминируют сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*), чина весенняя (*Lathyrus vernus*), медуница неясная (*Pulmonaria obscura*), вороний глаз четырехлистный (*Paris quadrifolia*).

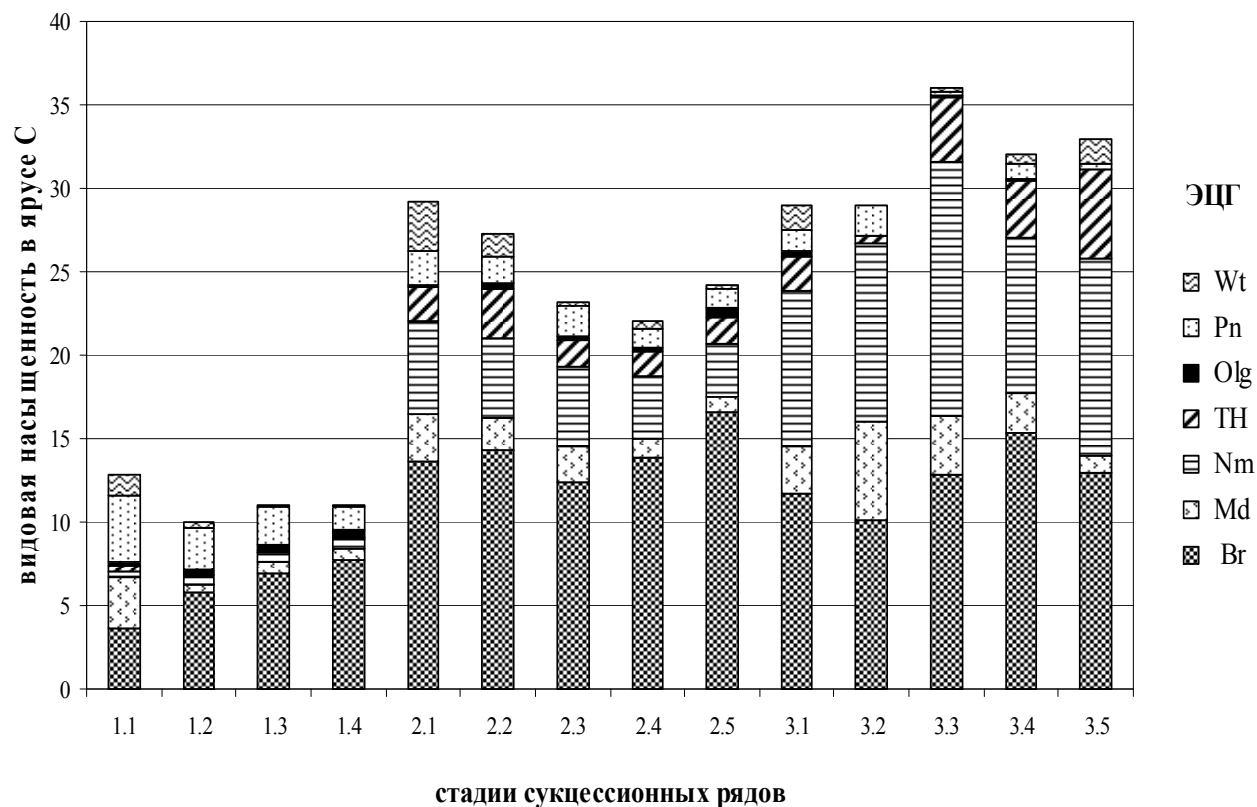


Рис. 4_2. Эколого-ценотическая структура и видовая насыщенность сообществ разных сукцессионных рядов (табл. 4_1).

Эколого-ценотические группы: Br - бореальная, Md - суходольно-луговая, Nm - неморальная, TH – высокотравная, Olg - группа растений верховых (олиготрофных) болот, Pn - боровая, Wt - группа прибрежно-водных растений.

В сообществах, находящихся на стадии 3.5, в окнах и микропонижениях господствует высокотравье: папоротники кочедыжник женский (*Athyrium filix-femina*), щитовник шартрский (*Dryopteris carthusiana*), страусник обыкновенный (*Matteuccia struthiopteris*), а также таволга вязолистная, борец северный (*Aconitum septentrionale*), скерда болотная (*Crepis paludosa*), купырь лесной (*Anthriscus sylvestris*), дудник лесной (*Angelica sylvestris*), валериана лекарственная (*Valeriana officinalis*), недоселка копьевидная (*Cacalia hastata*), бодяк огородный (*Cirsium oleraceum*), бор развесистый (*Milium effusum*).

Экологические особенности сообществ разных рядов, выявленные методами ординации

Ординация описаний, проведенная по флористическому сходству, выявила их относительную упорядоченность на градиенте растительности. Этот градиент ориентирован вдоль ординационной оси 1 (рис. 4_1). Наиболее тесно координаты этой оси скоррелированы с оценками описаний в экологических шкалах – богатства почвы азотом (N) (коэффициент корреляции Пирсона $r = -0.91$) и кислотности почвы (R) (коэффициент корреляции Пирсона $r = 0.9$). Дополнительный фактор, определяющий видовое разнообразие, – освещенность (L), которая коррелирует со второй осью ординации ($r = 0.63$). Коэффициент корреляции фактора с выбранными осями РСоА отображается через угол между вектором фактора и этими осями, а также длину проекции вектора на их плоскость.

По результатам непрямой ординации можно заключить, что сообщества, относящиеся к разным сукцессионным рядам, занимают в ординационной диаграмме разное положение. Достаточно четко отграничены от остальных сообщества бореальных сосновых лесов с елью (ряд 1), менее четко разграничены мелколиственно-еловые неморально-бореальные леса (ряд 2) и мелколиственно-еловые леса с участием *Abies sibirica* и *Tilia cordata* неморально-бореальные (ряд 3).

На ординационной диаграмме (рис. 4_1), помимо скоплений, видны области контакта сообществ, относящихся ко всем трем сукцессионным рядам. Это объясняется тем, что в каждом ряду сообщества начальных стадий четко отличаются по видовому составу. В то же время на более поздних стадиях сукцессионного развития сообществ флористическое сходство возрастает: в сообществах всех трех рядов увеличивается доля лесных бореальных и неморальных видов.

Виды сообществ ряда 1, характерные для начальных стадий сукцессии на супесчаных и песчаных отложениях, индицируют более кислые и бедные почвенные условия, менее требовательны к увлажнению и обеспеченности почвы элементами минерального питания, чем виды, характерные для сообществ начальных стадий сукцессий рядов 2 и 3 на суглинистых отложениях. Крупный размер частиц песка и жесткость песчинок для тонких корневых волосков не позволяет растениям сильно поднимать и удерживать грунтовую влагу. Кроме того, пески, как правило, обеднены

минеральными веществами (Орлов, 1991). На начальных стадиях сукцессии сообщества сосновых лесов (ряд 1) на супесчаных и песчаных отложениях в целом более приспособлены к суровым климатическим условиям и к существованию в большем диапазоне экологических факторов (увлажнение почвы, ее температура и кислотность), чем сообщества мелколиственных лесов (ряд 2 и 3) на суглинистых отложениях (рис. 4_3).

Экологические различия экотопов сообществ сукцессионного ряда 1 и сообществ сукцессионных рядов 2 и 3 определяют и их флористические различия на ранних этапах сукцессий. Об этом свидетельствует изолированное положение значительной части описаний сообществ ряда 1 на ординационной диаграмме. В то же время сообщества двух других рядов проявляют значительное флористическое сходство, что подтверждает значительная область перекрытия на ординационной диаграмме.

Описания сукцессионных сообществ рядов 2 и 3 на суглинках демонстрируют высокую континуальность варьирования растительности, что выражается в отсутствии на ординационной диаграмме выраженных разрывов между какими-либо небольшими группами описаний. В целом, вне зависимости от присутствия в ярусах широколиственных видов деревьев и пихты, сообщества характеризуются сходными значениями параметров рассматриваемых экологических факторов.

Использование диапазонных шкал показывает, что сообщества ряда 3 (мелколиственно-еловых неморально-бореальных лесов с участием *Abies sibirica* и *Tilia cordata*) характеризуются наименьшими, по сравнению с другими рассматриваемыми сообществами региона, диапазонами таких факторов, как увлажнение, кислотность почвы и обеспеченность почвы азотом и более требовательны к температуре почвы (рис. 4_3).

Обращает на себя внимание, что описания всех сообществ, где в почве или наземной части были отмечены следы пожаров, сосредоточились в результате проведенной ординации в относительно отдельную группу описаний и в наибольшей степени коррелируют с факторами освещенности и континентальности (рис. 4_1). Необходимо пояснить, как в данной работе интерпретируется фактор континентальности. Предшествующая обработка большого числа геоботанических

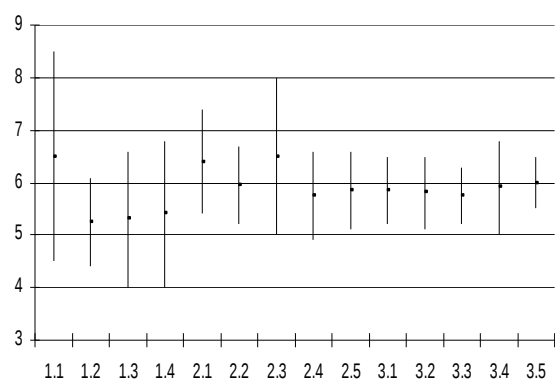
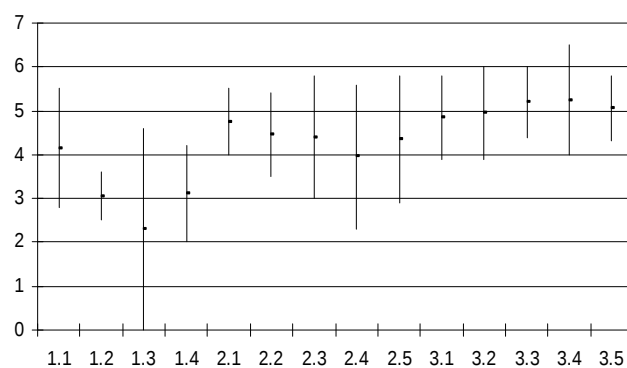
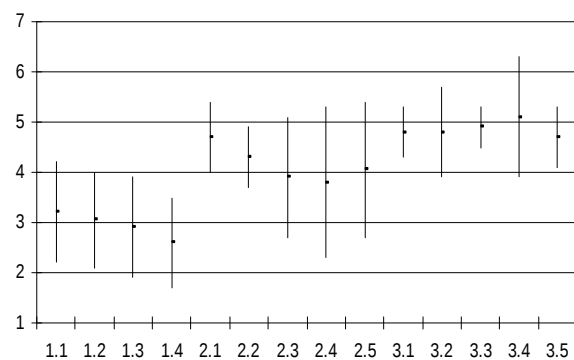
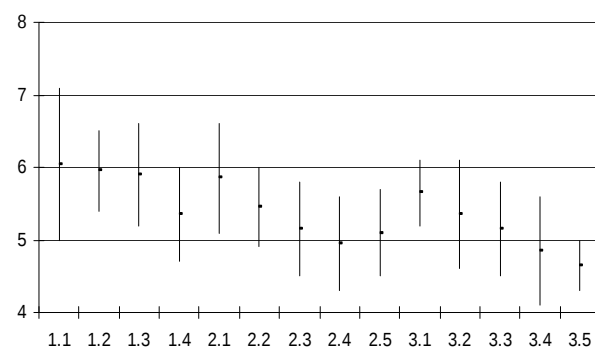
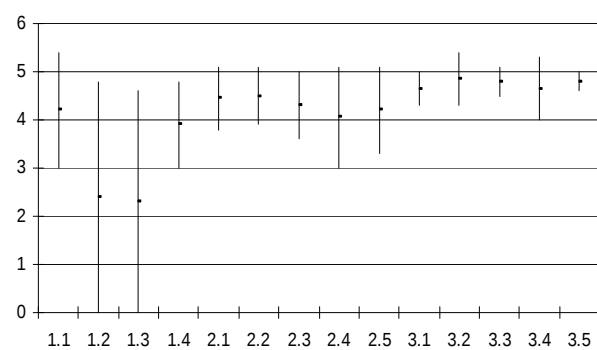
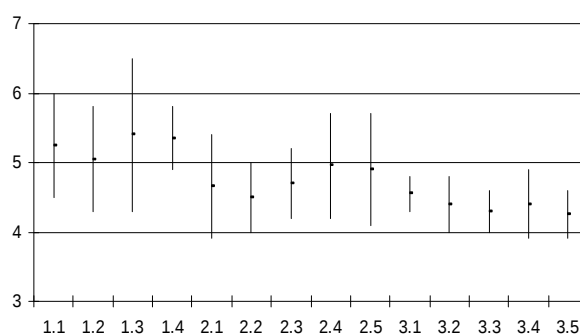
A*Б**В**Г**Д**Е*

Рис. 4_3. Диапазоны экологических факторов сообществ сукцессионных рядов.

А – увлажнение почвы; Б – кислотность почвы; В - обеспеченность почвы азотом; Г – освещенность; Д - температура; Е - континентальность климата.

Ось абсцисс – номер стадии сукцессионного ряда (см. табл. 4_1). Ось ординат – средневзвешенные баллы экологических факторов по шкалам Элленберга.

описаний как в различных регионах, так и на локальном уровне показала, что изменения значений климатических показателей в ходе сукцессий в пределах одной территории совпадают с изменениями этих характеристик на географическом градиенте (Оценка и сохранение..., 2000; Сукцессионные..., 1999; Смирнова и др., 2006). Например, сосняки лишайниковые в северной, средней и южной подзонах тайги при обработке по экологическим шкалам Элленберга по этим показателям получают одинаковые оценки. Это заставляет предположить, что данные показатели характеризуют изменения не только в зависимости от географического (общеклиматического) положения, но и от микроклимата на различных стадиях сукцессий. На ранних стадиях сукцессий в разных сукцессионных рядах эти показатели часто совпадают, что может характеризовать микроклиматическую обстановку, связанную с особенностями структуры раннесукцессионных сообществ. Данные предположения и выводы предварительны и пока не подтверждены конкретными измерениями.

В целом, определение параметров основных экологических факторов в сообществах всех проанализированных сукцессионных рядов демонстрирует отсутствие резких отличий в экологических условиях, особенно на средних и поздних этапах сукцессий.

Анализ флористического разнообразия сукцессионных сообществ

Анализируемые показатели представлены в таблицах 4_3 и 4_4 – для каждого демулационного ряда отдельно по стадиям и по рядам в целом. Сопоставление параметров биоразнообразия показало, что видовая насыщенность деревьев в сообществах 1 сукцессионного ряда (сосновые леса с елью бореальные) в ярусах А и В меньше, чем в сообществах сукцессионных рядов 2 и 3 (мелколиственно-еловые неморально-бореальные леса и мелколиственно-еловые леса с пихтой и широколиственными видами деревьев неморально-бореальные). В рядах 2 и 3 последовательно по стадиям сохраняется соотношение, при котором в ярусе В число древесных видов в основном превосходит число видов деревьев в древесном (А) ярусе. Это связано в целом с лучшей сохранностью подроста, не уничтоженного

пожарами, а также присутствием в этих лесах таких видов, как *Abies sibirica* и *Tilia cordata* в кустарниковой или стланиковой формах.

Таблица 4_4

Среднее и максимальное число видов деревьев в сообществах разных
сукцессионных рядов

Ряды	Число видов деревьев				Видовое богатство трав в ярусе С
	Ярус А		Ярус В		
	Среднее	Максимум	Среднее	Максимум	
1	2	4	2	5	102
2	2	5	3	7	194
3	3	6	4	7	171

Видовое богатство древесных видов и трав, видовая насыщенность травяно-кустарничкового яруса в сообществах 1 сукцессионного ряда в целом ниже, чем в рядах еловых лесов. Исследованные сообщества (особенно в Мантуровском районе на правобережье р. Унжа) находятся внутри большого массива (регионального уровня), сформировавшегося после большого числа пожаров. Вероятно, пирогенные воздействия на таких обширных территориях сильно снижают видовое разнообразие из-за уничтожения источников зачатков многих видов, а восстановление естественного видового разнообразия идет очень медленно из-за удаленности источников зачатков. Тем не менее, везде была отмечена ель, что означает, что поток семян для ее возобновления достаточен. Для видов травяно-кустарничкового яруса большое значение имеет фактор расстояния: для разных групп видов характерна разная скорость реинвазии, так бореальные и боровые виды после нарушений «вернулись» в сообщества быстрее, чем виды неморальной и высокотравной групп.

Сообщества ряда 3 отличаются максимальной, по сравнению с сообществами других рядов, видовой насыщенностью травяно-кустарничкового яруса на всех этапах сукцессии. Это может быть связано с меньшими механическими нарушениями почвенного покрова при рубках, в том числе выборочных, что подтверждают почвенные данные. Расчеты коэффициента Жаккара показали, что флористическое сходство сообществ разных рядов увеличивается от начальных стадий сукцессий (0,2-0,3) к заключительным (0,3-0,5).

Эколого-ценотическая структура сообществ

Эколого-ценотическая структура исследованных сообществ закономерно меняется как в зависимости от особенностей экотопов, так и на разных стадиях сукцессий (рис. 4_2). Сообщества бореальных сосновых лесов с елью, которые формируют ряд 1 на отложениях легкого механического состава, отличаются значительной относительной долей видов бореальной и боровой групп, а также почти полным отсутствием неморальной группы. На начальной стадии велика также доля видов суходольно-луговой группы.

Эколого-ценотическая структура травяно-кустарничкового покрова мелколиственно-еловых неморально-бореальных лесов ряда 2 в ходе сукцессионных смен варьирует незначительно, на всех стадиях доминируют виды бореальной группы и значительна доля неморальной. Присутствие влаголюбивых видов на начальных стадиях демутации ельников может свидетельствовать о локальных процессах заболачивания после сплошных вырубок. В мелколиственно-еловых неморально-бореальных лесах с пихтой и липой ряда 3 эколого-ценотическая структура растительности в ходе сукцессий меняется более заметно, чем в сообществах 1 и 2 ряда. На начальных этапах содоминируют виды бореальной и неморальной групп, присутствуют виды боровой, суходольно-луговой и прибрежноводной групп. На средних и поздних стадиях сукцессий возрастает доля групп неморальных видов и высокотравья.

Отсутствие на исследованной территории лесов на песчаных и супесчаных отложениях, длительность спонтанного развития которых исчисляется развитием более чем 3-4 поколений поздне-сукцессионного вида – ели европейской, определяет неполноценность первого сукцессионного ряда. Так, ряд сосновых лесов с елью пирогенного происхождения (ряд 1), как правило, завершается еловыми мелкотравно-зеленомошными и кустарничковыми лесами, условно разновозрастными с низкой видовой насыщенностью. В рядах сообществ мелколиственно-еловых лесов (ряды 2, 3) быстрее восстанавливается возрастная структура древостоя, раньше формируется ветровально-почвенная мозаика и восстанавливается видовое разнообразие сосудистых растений, что свидетельствует

о более позднем сукцессионном статусе сообществ (табл. 1). В сообществах ряда 1, подвергшихся пирогенному воздействию, восстановление естественного видового разнообразия идет медленно из-за удаленности источников зачатков. Разная скорость реинвазии видов разных эколого-ценотических групп определяет доминирование после нарушений бореальных и боровых видов, которые распространяются быстрее видов других групп как семенным, так и вегетативным путем.

Таким образом, анализ состава и структуры обследованных лесов востока Костромской области показывает, что в демулационных рядах сообществ показатели видового и структурного разнообразия изменяются в целом согласованно и зависят от начальных условий, а общее направление этих изменений определяется сукцессионным развитием сообществ.

4.2. Факторы формирования сукцессионных сообществ и их разнообразия

Пожары

Одним из факторов, определяющих сильное прямое или косвенное преобразование всех компонентов биогеоценоза, включая изменения местообитания, выступают лесные пожары (Корчагин, 1954; Вакуров, 1975; Санников, 1983; Громцев, 1993; Кулешова, Коротков, 1998). Облик современной лесной растительности, а именно: видовой состав, возрастная и ярусная структура синузии деревьев, состав напочвенного покрова, формирование осветленного горизонта в почвах во многом определяется пожарами. Так, на массивах песчаных и супесчаных почв в результате длительного применения системы подсечно-огневого земледелия были сформированы специфические пирогенные леса с господством сосны обыкновенной, занимающие в Европейской России обширные пространства и до настоящего времени поддерживаемые периодическими пожарами (Чудников, 1931; Елина, Лебедева, 1982; Санников, 1983; 1992). Одновременно развитие подсечно-огневого земледелия, сопряженного с массовым выжиганием лесов, привело к отступлению на юг северных границ ареалов широколиственных видов (ильма,

липы, дуба и др.) (Восточноевропейские..., 2004). Среди факторов, способствовавших возникновению и распространению пожаров, можно отметить практиковавшиеся до начала XX века огневые расчистки в лесу, сбор лесной подстилки, оставление в лесу скоплений срубленных деревьев и др. В течение последних столетий пожарная нагрузка на экосистемы, особенно лесные, благодаря человеку значительно увеличилась.

Известно, что даже низовой пожар приводит к уничтожению темнохвойных и лиственных видов деревьев и менее сильно влияет на огнестойчивые светлохвойные виды, такие как *Pinus sylvestris* и *Larix sibirica*, взрослые особи которых остаются доминантами древостоя и после низовых пожаров, а затем дают потомство (Корчагин, 1940; 1954; Мелехов, 1966).

Исторические предпосылки экологической эволюции сосны – псаммофитизация, петрофитизация, пирофитность – привели к развитию ее эксплерентных свойств (Шиманюк, 1950; Санников, 1992). Регулярно повторяющиеся пожары в таежной зоне стимулируют циклическое возобновление популяций светлохвойных видов, в частности сосны, и возвращают сообщества на более ранние стадии развития (Санников, 1983). Из пирофитных свойств сосны можно отметить: возрастание семенной продуктивности в первые 3 – 5 лет после пала, тесную связь многолетних и сезонных ритмов онтогенеза семян сосны со специфичными для гарей условиями и отсутствие их со средой сплошных вырубок, оптимальная для выживания подроста сосны сомкнутость (0,1 – 0,3) послепожарных сообществ (Санников, 1981). Хозяйственная деятельность человека привела к усилению процессов естественной эрозии и вспышке техногенной эрозии почв, увеличению числа пожаров и, как следствие, деградации экотопов на больших площадях. Эти факторы способствуют тому, что сосновые леса играют значительную роль в современном растительном покрове Европейской России.

Пожары активно действуют и как фактор почвообразования, регулируя подзолистый и дерновые процессы (Spurr, 1964; Фирсова, Ржанникова, 1972; Сапожников, 1976), меняя термические и гидрологические свойства почв. Миграция минеральных соединений, коллоидов и мелкозема, стимулируемая огнем, приводит к постепенному обеднению экотопов, особенно на междуречных повышениях.

Уничтожение травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового покрова, сильные повреждения теневых мезофитных лесных видов, наряду с обеднением почвенных условий, приводят к господству пионерных ксерофитных суходольно-луговых видов. При этом видовое разнообразие в травяно-кустарничковом ярусе возрастает только на ранних стадиях послепожарной сукцессии в первые 10 – 15 лет благодаря временному повышению плодородия почвы за счет разрушения гумуса; а по мере развития подроста и подлеска и изменений почвенных характеристик оно сильно снижается (Санников, 1981). Неравномерность выгорания, обусловленная гетерогенностью парцеллярной структуры допожарного биогеоценоза, различная подверженность пожарам, изоляция популяций видов приводит к высокой мозаичности сообществ разных типов, часто обедненных видами, которую часто объясняют эдафическими или другими факторами.

Как правило, на дренированных плоских междуречных пространствах и на повышениях в рельефе пожары сильнее повреждают лесную растительность, чем в различных понижениях рельефа, по долинам малых рек и мезопонижениям на междуречьях, где благодаря влажности почвы и лесной подстилки пожарные повреждения меньше (Мелехов, 1944). Именно там сохраняются темнохвойные и мелколиственные виды деревьев, бореальные и неморальные кустарники и травы, и из этих участков идет расселение сохранившихся здесь видов темнохвойных и широколиственно-темнохвойных лесов. В результате на соседствующих с этими рефугиумами биоразнообразия междуречных пространствах, пройденных пожарами, формируются сообщества из сосны, лиственницы, мелколиственных видов (березы, осины, ивы козьей) и ели.

Особенно сильно пожары влияют на устойчивость популяций пихты, способной в послепожарных сообществах восстанавливаться лишь под пологом вновь сформированного древостоя (Корчагин, 1940; 1954). Бедные монодоминантные сосновые древостои без подлеска и подроста распространены только в центральных частях междуречий, которые удалены от долин и логов и чаще подвержены пожарам. На обследованной территории типичные пирогенные сообщества разных стадий восстановления (ряд 1) изучены нами в Межевском и Мантуровском районах, где представлены обширные выровненные пространства,

сложенные флювиогляциальными отложениями легкого механического состава, т.е. есть факторы возникновения пожаров. Отсутствие в них пихты лишь подтверждает их пожарное происхождение.

Рубки

Помимо пожаров, один из основных типов воздействий, определяющих состав и структуру лесных сукцессионных сообществ, – рубки разными способами и с разной интенсивностью. На исследованных участках (особенно в северных районах области) вплоть до середины XX в. не проводились сплошные рубки вследствие их удаленности, малой освоенности и ненаселенности (Прилепский, 1993). Наиболее характерными нарушениями были регулярные пожары и выборочные «приисковые» рубки, распространенные на территориях, прилегающих к основным сплавным рекам – Унже и Ветлуге (Дюбюк, 1912).

Несмотря на начавшиеся в 50-х гг. XX века интенсивные сплошные рубки, которые ставят под угрозу дальнейшее существование зональной растительности, в некоторых районах все же сохранились участки старовозрастных темнохвойных и широколиственно-темнохвойных лесов. Мозаика и состав сообществ разного сукцессионного статуса, представленных в основном мелколиственно-темнохвойными лесами различных типов, на междуречных пространствах в большинстве случаев определяются наложением разновременных воздействий друг на друга.

Сплошнолесосечные вырубки привели к выпадению из состава сообществ на обширных площадях теневыносливых видов: ели и пихты и к повсеместному господству пионерных древесных видов: березы, осины и сосны. Повреждения напочвенного покрова, а иногда и палы, повлекли за собой его полную деградацию, включая уничтожение подроста теневыносливых видов деревьев. Подобные воздействия на больших площадях (вырубки достигали 100 гектаров) надолго замедлили восстановление зональных сообществ ввиду значительной удаленности от источников зачатков и сильного нарушения экотопов.

Выборочные рубки без применения тяжелой техники способствовали сохранению имевшегося и приживанию нового подроста теневыносливых

темнохвойных и широколиственных видов благодаря сохранению на участках лесной среды (Ярошенко, Потапов, Турубанова, 2001). При этом осветление способствовало внедрению пионерных древесных видов и травянистых видов луговой, прибрежноводной и высокотравной ЭЦГ (Браславская, Тихонова, 2006).

Проявления последствий выборочной рубки в некоторой степени подобны естественным ветровалам, которые отмечены в описанных лесах (начиная со стадии 3 в сукцессионных рядах (табл. 4_2)), где начинают формироваться окна в пологе леса за счет выпадения из древостоя раннесукцессионных видов.

Восстановление лесной растительности после выборочных рубок более сходно с естественными процессами и происходит значительно быстрее, чем после сплошных рубок. Примерами этого являются леса, описанные нами в северных и восточных частях исследованной территории, где в составе сообществ, наряду с пионерными видами, принимают значительное участие позднесукцессионные виды: ель, пихта и липа (сукцессионный ряд 3). Некоторые исследователи связывали распространение таких сообществ в таежной зоне, особенно в центральных частях междуречных пространств, с эдафическим фактором – наличием богатых карбонатами отложений (Сабуров, 1972; Прилепский, 1993). В краевых частях междуречий наличие таких лесов с участием высокотравных нитрофильных и бореальных видов, а также неморальных видов связывают с близостью долинных пожарных рефугиумов, сдерживающих пожары на прилегающих участках и являющихся источниками семян для расселения перечисленных групп видов (Мирин, 2003).

Анализ собранного в этой работе материала позволяет сделать вывод, что описываемые сообщества не обнаруживают явной экотопической приуроченности и отмечены как в долинных местообитаниях, так и в разных частях междуречий; они более широко распространены на суглинистых отложениях (как обогащенных карбонатами, так и нет), но встречаются и на песчаных или двучленных отложениях.

Большая распространенность пиогенных сообществ 1 сукцессионного ряда (бореальных сосновых лесов с елью) на песчаных и супесчаных флювиогляциальных отложениях обусловлена их литологическими свойствами, более способствующими распространению пожаров, нежели суглинки, благодаря их небольшой трофности,

высокой кислотности, плохой водоудерживающей способности и редким формированием сезонной верховодки (Кулагина, 1982). Наблюдаемое после пожаров ухудшение некоторых свойств почв, сформировавшихся на легких отложениях, приводящее к снижению почвенного плодородия, также во многом определяет видовой состав сообществ.

Таким образом, исторически связанный с этими сообществами пирогенный фактор воздействия может быть определен геоморфологическим строением территории, а современный облик лесной растительности является производным от совокупности антропогенных и экотопических факторов.

ГЛАВА 5. ВКЛАД ЭКОТОПИЧЕСКИХ И АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ В ФОРМИРОВАНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ПОЧВ ПОЗДНЕСУКЦЕССИОННЫХ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ КОЛОГРИВСКОГО КЛЮЧЕВОГО УЧАСТКА

5.1. Типология и характеристика лесных сообществ

Для характеристики растительности Кологривского ключевого участка были составлены общая сводная таблица, включающая 222 описания, а также отдельные таблицы для каждой группы типов леса с указанием характерного обилия и константности видов, особенностей структуры сообществ, описанием местообитания, почв и почвообразующих пород. На первом этапе обработки из массива данных были удалены описания с высоким покрытием сфагновых мхов (более 40%), недавние (до 20 лет) вырубки и лесные культуры ели. Остальные описания анализировались по проективному покрытию мохово-лишайникового яруса, по доминантам древесного яруса, соотношению эколого-ценотических групп видов травяно-кустарничкового яруса и по присутствию диагностических групп видов, что позволило установить соответствие выделенных групп типов леса и эколого-флористических ассоциаций в системе Ж. Браун-Бланке (Миркин, Наумова, 1998).

На основе анализа геоботанических описаний выделено пять групп типов леса, представляющих поздние и завершающие стадии описанных в главе 4 сукцессионных рядов: (1) темнохвойная мелкотравно-зеленомошно-бореальная (ГТЛ 1), (2) темнохвойная мелкотравно-неморально-бореальная (ГТЛ 2), (3) мелколиственная мелкотравно-неморально-бореальная (ГТЛ 3), (4) широколиственно-темнохвойная неморально-бореальная (ГТЛ 4), (5) широколиственно-темнохвойная высокотравная неморально-бореальная (ГТЛ 5).

ГТЛ 1 продолжает пирогенный сукцессионный ряд (ряд 1 в главе 4), ГТЛ 2 и 3 – сукцессионный ряд после сплошных рубок (ряд 2 в главе 4), а ГТЛ 4 и 5

характеризуют завершающие стадии сукцессионного ряда после давних выборочных рубок (ряд 3 в главе 4).

Наряду с этим, обработка описаний, проведенная по системе Ж. Браун-Бланке, позволила установить соответствие между ГТЛ и синтаксонами эколого-флористической классификации. Лесные сообщества были отнесены к двум классам: ***Vaccinio-Piceetea*** (евро-сибирские хвойные бореальные леса) и ***Quercu-Fagetea*** (гемибореальные восточноевропейские хвойно-широколиственные леса).

Продромус лесной растительности Кологривского ключевого участка:

Класс ***Vaccinio-Piceetea*** Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939

Порядок ***Piceetalia excelsae*** Pawlowski in Pawlowski, Sokolowski et Wallisch 1928 (син. ***Vaccinio-Piceetalia*** Br.-Bl. 1939 em. K.-Lund 1967)

Союз ***Vaccinio-Piceion*** Br.-Bl., Siss., Vlieger 1939

Подсоюз ***Melico-Piceenion*** K.-Lund 1981

Ассоциация ***Melico nutantis-Piceetum abietis*** (Caj. 1921) K.-Lund 1981 (ГТЛ 2, 3)

Подсоюз ***Eu-Piceenion*** K.-Lund 1981

Ассоциация ***Maianthemo bifoliae-Piceetum abietis*** Korotkov 1986 (ГТЛ 1)

Класс ***Quercu-Fagetea*** Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 em. Klika 1939

Порядок ***Fagetalia sylvaticae*** Pawl. in Pawl., Sokol. et Wallish. 1928

Подпорядок ***Fagenalia sylvaticae*** Korotkov 1991

Союз ***Quercu-Tilion*** Solomesc et Laivinsh in Solomesc 1993

Ассоциация ***Rhodobryo rosei-Piceetum abietis*** Korotkov 1986 (ГТЛ 4)

Союз ***Aconito septentrionalis-Piceion obovatae*** Solomeshch et al. 1993

Сообщество ***Pulmonaria obscura-Picea abies*** (ГТЛ 5)

В связи с сильной нарушенностью территории, особенно масштабными механизированными лесозаготовками середины XX века, находить участки леса значительного (150-200 лет и старше) возраста представлялось сложной задачей. Часто это были недорубы среди вырубок на разных стадиях зарастания, семенники, не вырубленные участки на краю обширных вырубок, леса, где заметны следы

только выборочных рубок. При геоботаническом описании учитывались воздействия, которым подвергались лесные массивы, такие как вывал или усыхание деревьев на участках, примыкающих к вырубкам, интенсивное возобновление мелколиственных видов деревьев в окнах после выборочных рубок и пр. Именно по причине резких и часто неоднозначно трактуемых различий в древостое за основу классификации принято членение по видам травяно-кустарникового яруса.

1. Темнохвойная мелкотравно-зеленомошно-бореальная группа типов леса (ГТЛ 1). Это наиболее бедные в видовом и структурном отношении еловые леса, сомкнутые (табл. 5_1), без крупных окон в древостое, с небольшим проективным покрытием валежа начальных стадий разложения (Луговая, 2007). В них доминирует ель (*Picea abies*) и ее гибридные формы с *Picea obovata*, встречаются отдельные маяковые сосны (*Pinus sylvestris*). Подрост развит слабо, он состоит из *Picea abies* и редко *Abies sibirica*, изредка присутствуют *Betula pubescens* и *Populus tremula*; наиболее типичный вид в ярусе В – *Sorbus aucuparia*.

Покров травяно-кустарникового яруса не очень высокое, в нем обычно содоминируют виды комплекса трав бореального мелкотравья (*Linnaea borealis*, *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*) и бореальных кустарничков (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*). Высокой встречаемостью характеризуются виды *Dryopteris carthusiana*, *D. dilatata*, *Equisetum sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Calamagrostis arundinacea*, но обилие их, как правило, невелико (рис. 5_1). Покров мохово-лишайникового яруса значительно, достигает 95%, доминируют *Pleurozium schreberi*, *Dicranum majus* и др.

По доминантной классификации к этой группе типов леса из описанных сообществ относятся ельники кустарничково-зеленомошные, мелкотравно-зеленомошные, мелкопапоротниковые с доминированием черники, брусники, кислицы, седмичника европейского и др.

Сообщества этой группы типов леса занимают область умеренного и повышенного увлажнения, самого низкого среди всех описанных групп почвенного плодородия, включая содержание почвенного азота, и среднего и повышенного уровня кислотности почв (рис. 5_2).

Таблица 5_1

Показатели видового разнообразия групп типов леса

Группа типов леса (число описаний)		1 (34)	2 (107)	3 (23)	4 (17)	5 (9)
Диапазон проективного покрытия ярусов, %	A	40-90	70-80	0-90	40-80	40-70
	B	5-30	30-70	30-90	30-60	20-50
	C	30-80	60-80	50-90	80-90	70-80
	D	50-95	20-90	5-30	0-10	10-20
Видовое богатство		34	155	110	97	93
Видовое богатство (взвешенное)*		4.2	16.7	14.2	13	13.7
Число видов разных жизненных форм	деревья	7	10	7	9	6
	кустарники	6	6	13	7	10
	травы и кустарнички	21	139	90	81	77
Средняя видовая насыщенность трав и кустарничков на 100 кв. м		10	23	22	26	31

* Видовое богатство (взвешенное)* – с поправкой на общую площадь = $ВБ/\ln(\text{число площадок} \cdot 100 \text{ м}^2)$. Обозначения групп типов леса приведены на стр. 94.

Темнохвойные мелкотравно-зеленомошно-бореальные леса в основном описаны на выровненных частях междуречий, пологих склонах моренных холмов на двучленных склоново-флювиогляциальных супесях и суглинках, подстилаемых тяжелыми и средними моренными суглинками, на плоских частях водно-ледниковых и речных террас (рр. Сеха, Кисть), на флювиогляциальных супесях и песках (рис. 5_3, табл. 5_2). В зависимости от положения в рельефе и подстилания почвенный покров в настоящее время представлен следующими типами. На двучленных склоново-флювиогляциальных супесях и суглинках развиваются подзолы контактно-оглеенные (бассейн р. Кисть) или дерново-слабоподзолистые почвы, на флювиогляциальных супесях и песках (мощностью более 75 см) подзолы иллювиально-(гумусово)-железистые, иногда с признаками оторфования и выраженной биогенной турбацией (бассейн р. Сеха). Перегнойно-аккумулятивный (гумусовый) горизонт, как правило, отсутствует; в случае наличия переходного гумусово-подзолистого горизонта, его мощность мала (табл. 5_3).

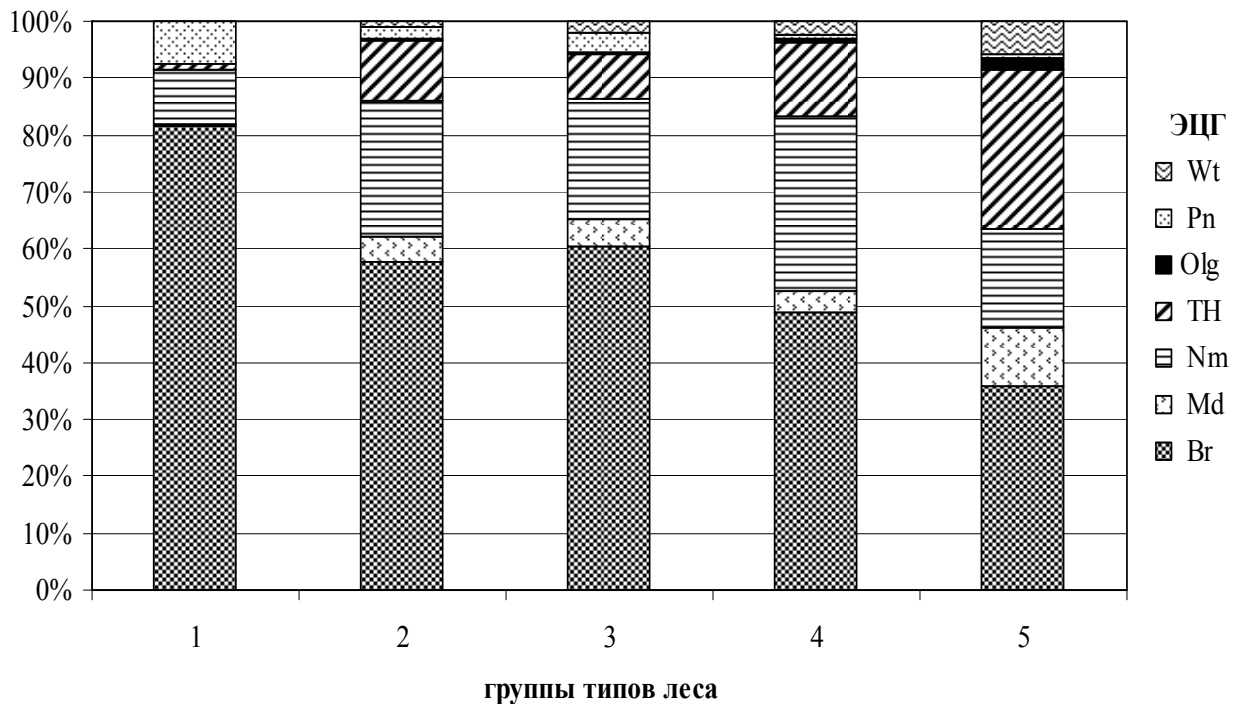


Рис. 5_1. Эколого-ценотическая структура травяно-кустарничкового яруса сообществ в % от общего числа видов яруса С. Обозначения эколого-ценотических групп приведены на рис. 4_2. Обозначения групп типов леса приведены на стр. 94.

Оценка антропогенных воздействий показала, что сообщества, отнесенные к данной группе типов леса, образовались после пожарной обработки территории, зачастую катастрофическим пожаром, о чем свидетельствуют, например, сплошные слои углей или отдельные скопления крупных углей разной степени разложения в нижней части почвенной подстилки, затянутые следы углей по ямам вывалов, обгоревший валеж, группы крупных сосен старше 200 лет. Наблюдается следующая закономерность: там, где следы пожаров выражены слабее, моховой покров развит наиболее слабо (5-20%), в напочвенном покрове доминируют кустарнички и бореальное мелкотравье; на площадках со сплошным слоем или скоплениями крупных углей в почвенной подстилке, покрытие мохового яруса составляет от 60 до 95%.

2. Темнохвойная мелкотравно-неморально-бореальная группа типов леса (ГТЛ 2). Сообщества этой группы типов леса характеризуются большим видовым и структурным разнообразием, чем предыдущей (табл. 5_1). В древостое, кроме

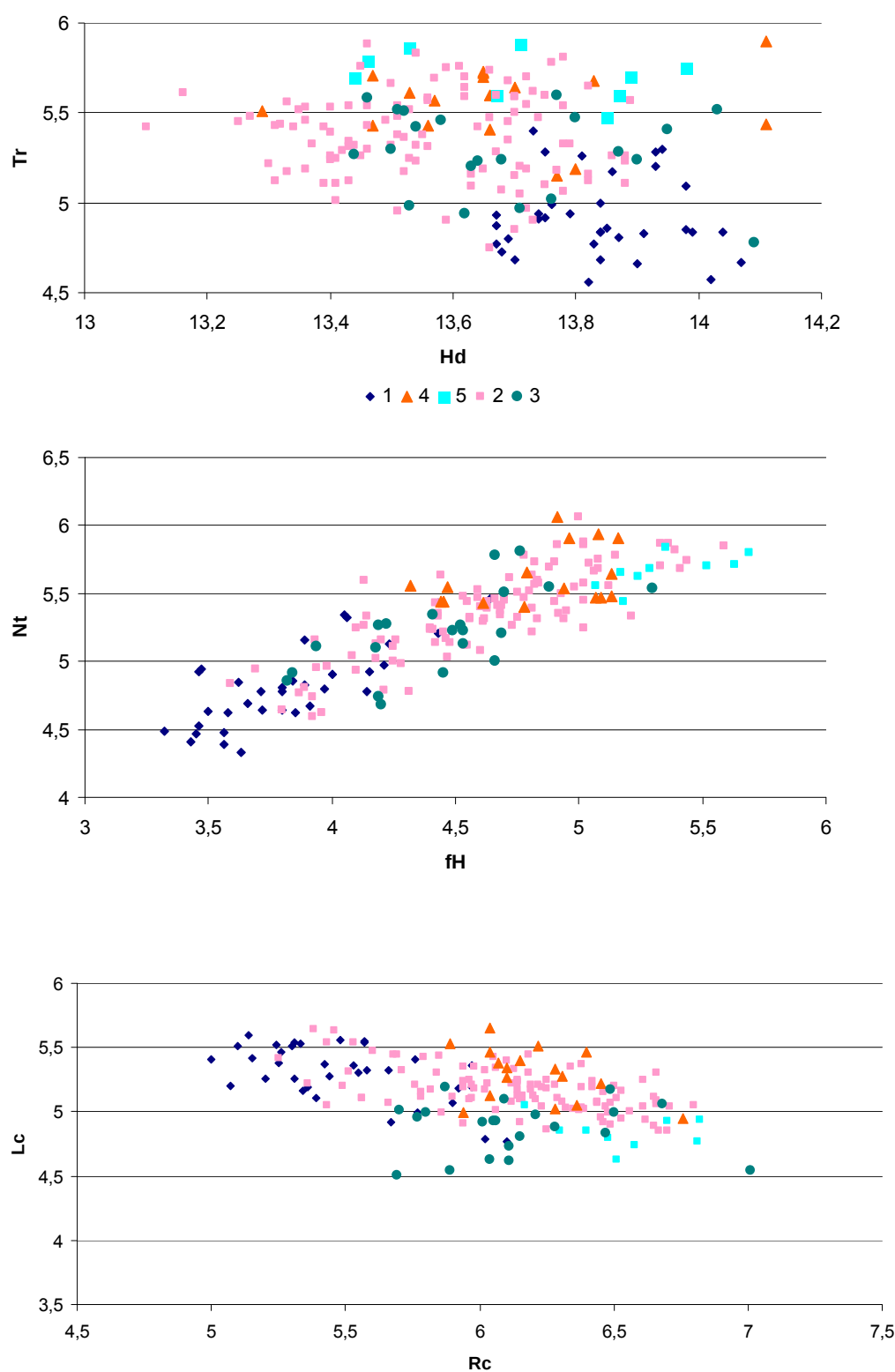


Рис. 5_2. Положение геоботанических описаний исследованных сообществ в осях экологических факторов.

Экологические факторы по Цыганову: *Hd* – влажность почвы, *fH* – переменность увлажнения почвы, *Nt* – обеспеченность почвы азотом, *Rc* – кислотность почвы, *Tr* – температурный режим почвы, *Lc* – освещенность. Метки по осям соответствуют балловым оценкам экологических факторов. Обозначения групп типов леса приведены на стр. 94.

доминирующей *Picea abies*, присутствуют *Betula pubescens* и *Populus tremula*, редко *Abies sibirica*. В структурном отношении древостой отличается наличием довольно крупных (до 150 м²) окон и валежа деревьев разной степени разложения. В таких окнах на валеже хорошо возобновляются *Picea abies* и *Abies sibirica*, редко *Tilia cordata*, в случае сильного осветления – *Betula pubescens* и *Alnus incana*; на почве развиваются высокотравье и крупные папоротники. Ярус подлеска представлен *Sorbus aucuparia*, реже *Padus avium* и *Lonicera xylosteum*.

Для сообществ этой группы типов леса характерно преобладание по суммарному покрытию бореальных трав (по сравнению с бореальными кустарничками) и, вместе с тем, присутствие неморальных видов с малым обилием и встречаемостью. Характерно преимущественно небольшое покрытие мохового яруса, что отличает их от сообществ ГТЛ 1. Травяно-кустарничковый ярус в сообществах ГТЛ 2 состоит из разных вариантов в зависимости от сочетания видов-доминантов и встречаемости отдельных видов. В основном в этой группе типов леса описаны кисличные и мелкопапоротниковые ельники, часто со значительным участием неморальных видов, хвощей, отдельных видов высокотравья. В ней доминирует *Oxalis acetosella* вместе с другими видами бореального мелкотравья, среди которых чаще всего – *Trientalis europaea*, *Rubus saxatilis*, *Linnaea borealis*, *Fragaria vesca*, *Maianthemum bifolium*, *Solidago virgaurea*. Бореальные кустарнички встречаются с небольшим обилием, часто отдельными куртинами. Высокой константностью характеризуются *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus idaeus*, из неморальных видов – *Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea*. В окнах развиты виды папоротников *Dryopteris carthusiana*, *Athyrium felix-femina*, *Phegopteris connectilis*, в микропонижениях – виды нитрофильного высокотравья *Aconitum septentrionale*, *Filipendula ulmaria* (рис. 5_1). Внутри этой группы типов леса можно выделить сообщества, как с невысоким проективным покрытием мхов, так и со значительным (до 80-90%).

Темнохвойные мелкотравно-неморально-бореальные леса занимают хорошо дренированные местообитания с умеренным увлажнением и относительно богатыми почвами. В целом, эта группа типов охватывает довольно большой диапазон условий (рис. 5_2).

В основном сообщества ГТЛ 2 занимают плоские выровненные части междуречий и пологие эрозионные склоны моренных увалов, подстилаемые средними моренными и легкими суглинками, озерно-ледниковыми супесями и легкими суглинками или двучленными поверхностными отложениями (рис. 5_3, табл. 5_2) (Столповский, Луговая, 2007). В этих условиях под сообществами формируются дерново-слабоподзолистые почвы с разной степенью развития подзолистого процесса; соотношение дернового и подзолистого горизонтов варьирует в зависимости от состава почвообразующей породы (табл. 5_3). Для сообществ этой группы типов леса характерно наличие маломощного гумусового и переходного гумусово-подзолистого горизонта. Часть сообществ описана на высоких поймах малых рек на легких суглинках и алевритистых песках, где доминируют дерново-аллювиальные, аллювиальные дерновые почвы с признаками слабого оподзоливания, аллювиальные дерново-глеевые иловато-суглинистые почвы. На первых надпойменных террасах мелкотравно-неморально-бореальные ельники описаны на бедных подзолах иллювиально-гумусово-железистых на флювиогляциальных песках.

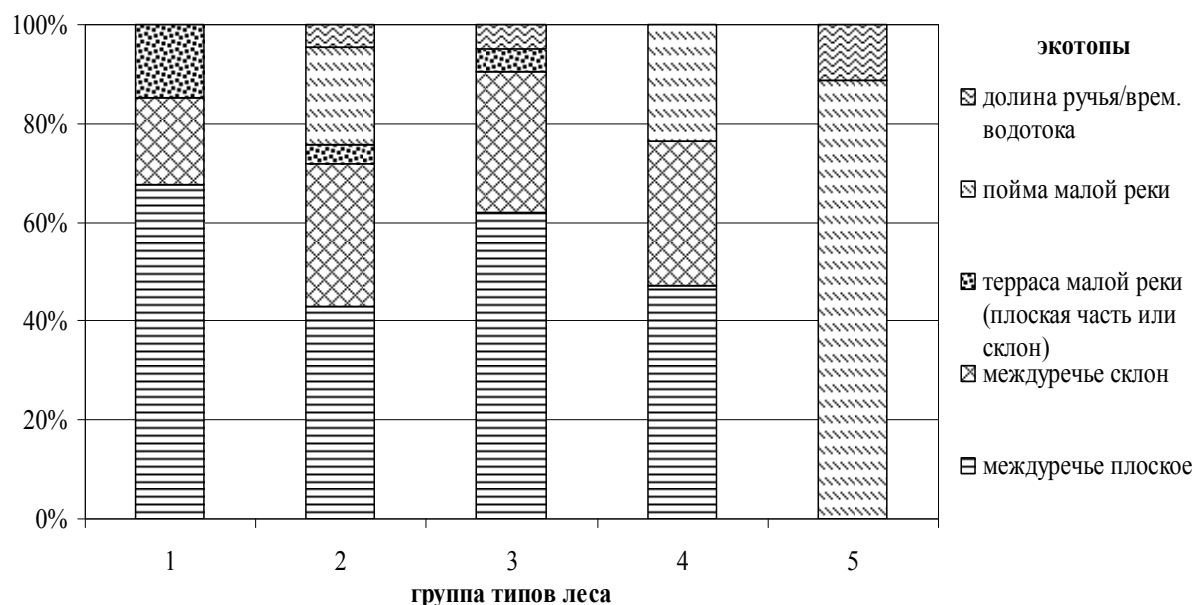


Рис. 5_3. Встречаемость сообществ разных групп типов леса на разных положениях в рельефе, %. Обозначения групп типов леса приведены на стр. 94.

Темнохвойные мелкотравно-неморально-бореальные леса – наиболее распространенная группа типов леса на исследованной территории среди описанных старовозрастных лесов. Сообщества ГТЛ 2 занимают небольшие участки, часто это недорубы внутри или на краю вырубок, семенники; в них отмечены следы выборочных рубок. Помимо вырубок, площади, занятые сообществами описываемого типа, в прошлом подвергались пожарам, но, вероятно, давним и не катастрофическим. В восточной части участка (бассейн р. Сеха), судя по углям разной степени разложения в верхних горизонтах почвы, пожарная обработка территории была гораздо сильнее. Это отразилось, например, в отсутствии или меньшем участии *Tilia cordata* и *Acer platanoides* в подросте, в большем участии бореального мелкотравья и кустарничков в травяно-кустарничковом ярусе, более выровненной возрастной структуре древостоя и, наконец, в несколько более высоком проективном покрытии видов мхов.

3. Мелколиственная мелкотравно-неморально-бореальная группа типов леса (ГТЛ 3). В эту группу вошли как молодые леса с доминированием *Betula pubescens* и реже *Populus tremula* (30-40 лет) и возобновлением *Picea abies*, так и средневозрастные мелколиственные леса из *Betula pubescens* и *Populus tremula* с примесью *Picea abies*. Молодые леса характеризуются отсутствием древесной синузии и высокой сомкнутостью яруса подроста В1-В2 – до 0,9, со временем сомкнутость падает до 0,4-0,7 в виду естественного изреживания, при этом сомкнутость средневозрастных лесов часто напрямую зависит от способов рубок. Валеж в основном свежий, тонкомерный, начальных и средних стадий разложения. Оконная структура не развита, отдельные окна образуются вследствие выпадения старых деревьев раннесукцессионных видов *Betula pubescens* и *Populus tremula*, реже *Picea abies* из яруса В. Подлесок густой, наиболее часто представлен *Sorbus aucuparia*, единична *Padus avium*. В сообществах этой группы типов леса постоянно присутствует подрост *Picea abies*, реже *Abies sibirica* и *Tilia cordata*, что зависит от наличия источника семян или от сохранности вегетативных зачатков. Так, например, сохраненный при некоторых выборочных рубках подрост *Abies sibirica* зачастую был в стланиковой форме из-за угнетения мелколиственными видами деревьев. Местами присутствует подрост *Salix caprea* и *Alnus incana*. Начинают формироваться

возрастные парцеллы, в окнах появляются скопления молодых виргинильных деревьев ели. В травяно-кустарничковом ярусе, среднее проективное покрытие которого составляет от 50 до 90%, доминируют или содоминируют виды бореального мелкотравья (в основном *Oxalis acetosella*) и злаки (*Calamagrostis arundinacea*), наиболее обычны такие виды, как *Maianthemum bifolium*, *Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea*, *Luzula pilosa*, *Trientalis europaea*, *Equisetum sylvaticum*. Велика константность неморальных видов: *Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea*, *Melica nutans*, *Milium effusum* и крупных папоротников *Dryopteris carthusiana*, *Athyrium filix-femina*, иногда значительную часть площадки занимают боровые и бореальные кустарнички (*Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus*). Проективное покрытие мхов не превышает 50%, в основном же мхами занято от 5 до 30% пробной площади.

Мелколиственные мелкотравно-неморально-бореальные леса описаны в местообитаниях с разным режимом увлажнения, в частности, иногда с повышенным увлажнением вследствие процессов заболачивания по вырубкам. Освещенность максимальная из всех описанных групп типов леса (рис. 5_2).

Таблица 5_2

Встречаемость сообществ разных групп типов леса на разных типах
почвообразующих пород

Группы типов леса	Междуречный комплекс				Долинный комплекс
	Средние и легкие моренные суглинки	Флювио- гляциаль- ные супеси и пески	Озерно- леднико- вые супеси и легкие суглинки	Двучленные флювиогляциаль- ные супеси, суглинки, подстилаемые моренными суглинками	Пойменные лег- кие суглинки и алевритистые пески; аллюви- альные суглинки
1					
2					
3					
4					
5					

Обозначения групп типов леса приведены на стр. 94.

Леса ГТЛ 3 описаны только в восточной части Кологривского ключевого участка (бассейн р. Сеха), в основном на плоских частях междуречий и склонах на средних сильно опесчаненных суглинках с редкими включениями гравия, на озерных алевритах, озерно-ледниковых и водно-ледниковых песках и супесях. Единично они встречаются на высоких поймах малых рек. Для них характерны дерново-слабоподзолистые намытые и дерново-среднеподзолистые почвы на моренных суглинках. На озерно-ледниковых песках и супесях и мощных водноледниковых песках формируются подзолы иллювиально-железистые, иногда карликовые (табл. 5_3). На отложениях озерных супесей и легких алевритистых суглинков под мелколиственными сообществами описаны слабоподзолистые и подзолистые почвы. В одном из описаний под осинником была описана старопашотная дерново-подзолистая почва на озерных алевритах и песках.

Таблица 5_3

Мощность почвенных горизонтов в сообществах разных групп типов леса

Группа типов леса	1	2	3	4	5
Наличие углей в подстилке и в почве	+	+	+	ед.	
A ₀		2-6	3-4 ед.	5-8	1-5
A _{0t}	3-10	3-10	3-10		
A ₁	3-5 ед.	3-12	3-11	12-17	7-20
A ₁ B					6-8
A ₁₋₂	3-6	3-14	3-6	5-10	
A ₂	10-16	6-17	5-17	4-10	
A ₂ B		12-14	13-25	8-18	
B	15-60	18-45	11-57	9-33	нет данных

Почвенные горизонты: подстилка (A₀), оторфованная подстилка (A_{0t}), перегнойно-аккумулятивный (гумусовый) (A₁), переходный гумусово-иллювиальный (A₁B), переходный гумусово-элювиальный (A₁₋₂), элювиальный (подзолистый) (A₂), переходный элювиально-иллювиальный (A₂B), иллювиальный (B). Ед. – отмечен единично. Обозначения групп типов леса приведены на стр. 94.

Леса мелколиственной мелкотравно-неморально-бореальной группы типов относятся к той же ассоциации в системе Браун-Бланке, что и темнохвойные

мелкотравно-неморально-бореальные леса ГТЛ 2. Отличия в видовом составе в основном состоят во встречаемости неморальных видов: в мелколиственных лесах отмечено меньше *Aegopodium podagraria*, *Lonicera xylosteum*, *Phegopteris connectilis*, *Pulmonaria obscura*, *Lathyrus vernus*, *Viola mirabilis*, *Galium triflorum*. Также в мелколиственных лесах крайне редок подрост *Abies sibirica* и *Tilia cordata*.

4. Широколиственно-темнохвойная неморально-бореальная группа типов леса (ГТЛ 4). Сообщества этой группы типов леса наиболее разнообразны в видовом и структурном отношении среди исследованных лесов междуречий. Сомкнутость древесного яруса различается в зависимости от возрастной и парцеллярной структуры древесной синузии (табл. 5_1). Содоминируют в разных пропорциях, как правило, *Picea abies*, *Abies sibirica* и *Tilia cordata*, иногда есть небольшая примесь *Betula pubescens* или *Populus tremula*. Часто формируется два древесных яруса (А1 – более 20 м, А2 – в среднем 15 м), в обоих принимает участие *Tilia cordata*. Отмечен валеж разных стадий разложения. Благодаря развитой в результате вывалов или, реже, выборочных рубок парцеллярной структуре хорошо возобновляются *Picea abies* и *Abies sibirica*, широколиственные виды деревьев (*Tilia cordata*, реже *Acer platanoides*, *Ulmus glabra*). В состав подлеска обычно входят *Frangula alnus*, *Lonicera xylosteum*, *Padus avium*, *Sorbus aucuparia*.

Покров травяно-кустарничкового яруса велик – 80-90%. Помимо доминирующего вида *Oxalis acetosella*, в качестве доминантов или содоминантов выступают виды неморального широкоотравья и крупных папоротников: описаны варианты с доминированием *Aegopodium podagraria*, *Pulmonaria obscura*, *Mercurialis perennis*, *Asarum europaeum*, *Dryopteris carthusiana*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris dilatata*. Иногда по нарушениям от выборочных рубок отмечены участки с *Calamagrostis arundinacea* и *Vaccinium myrtillus*. Окна заняты крупными папоротниками и *Filipendula ulmaria* (последней вид отмечен в микроусловиях временно повышенного увлажнения). Мохово-лишайниковый ярус развит слабо, покрытие зеленых мхов не превышает 20%.

Местообитания, занимаемые этой группой типов лесов, характеризуются максимальным из описанных почвенным плодородием, богатством почв азотом и минимальными значениями кислотности почв, а также значительным диапазоном

условий увлажнения (рис. 5_2). Некоторое совпадение диапазонов экологических факторов, характеризующих условия сообществ ГТЛ 4 и ГТЛ 2, показывает экологическую близость этих групп типов лесов.

В рельефе описанные сообщества не обнаруживают четкой приуроченности к каким-либо элементам и почвообразующим породам (табл. 5_2) и, как видно из рисунка 5_3, занимают как положения на вершинных и склоновых частях моренных холмов и увалов конечно-моренной гряды в умеренно дренированных и увлажненных местообитаниях на средних моренных суглинках средне и сильно опесчаненных или на флювиогляциальных песках, так и пологие склоны и поймы малых рек, где приобретают сходство с темнохвойными высокотравными неморально-бореальными лесами (ГТЛ 5) благодаря присутствию некоторых видов крупнотравья. Под лесами данного типа описаны дерново-подзолистые почвы с разной степенью развития подзолистого процесса (табл. 5_3). Особый интерес представляют светло-серые лесные слабо- и остаточн-оподзоленные почвы на моренных суглинках. В почвах этого подтипа блокирован подзолистый процесс, что при соотношении условий увлажнения и температурного режима региона исследования возможно только при очень высокой зольности опада, обеспечиваемой широколиственными видами деревьев и ширококостромом длительное время развития сообщества, и богатом субстрате, преобразуемом почвенной мезофауной. Почвы такого облика, обнаруженные более чем в ста километрах к северу от границы основного ареала зоны почв данного типа (Коломыц, 2005), представляют большой интерес для дальнейшего исследования. Учитывая эти особенности, а также единичное присутствие в почвенном профиле сильно разложившихся углей, можно сделать вывод, что такие леса долгое время не испытывали сильных нарушений, возможно, в них проводились лишь неинтенсивные выборочные рубки.

Нарушения в результате хозяйственной деятельности (чаще всего довольно давние) находят отражение в структуре сообществ данной группы. Сообщества с присутствием *Tilia cordata* в древостое и подросте в сочетании с обедненными видами травяно-кустарничковым ярусом несут следы давних очаговых пожаров и рубок; отсутствие *Tilia cordata* при максимальном видовом разнообразии трав и кустарничков может свидетельствовать о практиковавшихся ранее выборочных

рубках, в том числе, направленных на липу (см. Главу 3). На месте таких сообществ после однократных вырубок с оставлением напочвенного покрова хорошо восстанавливаются *Tilia cordata* и *Acer platanoides*.

Большее внутриценотическое разнообразие и сохранность по сравнению с сообществами других групп типов леса даже при анализе небольшой выборки свидетельствуют о том, что данные сообщества находятся на поздней стадии сукцессионного развития, близкие к зональному типу для южной тайги. Необходимо отметить уникальность этих сообществ для описываемого региона и южной тайги в целом в настоящее время; сходные участки описаны также восточнее и севернее – на территории бывшего памятника природы «Кологривский лес» (в настоящее время заповедника) (Дылис, Прокуронов, 1986; Кологривский лес, 1986; Коренные..., 1988).

5. Широколиственно-темнохвойная высокотравная неморально-бореальная группа типов леса (ГТЛ 5). На Кологривском ключевом участке леса, отнесенные к этой группе типов, представлены сообществами, в древостое которых доминирует *Picea abies* в сочетании с *Abies sibirica* и *Tilia cordata*, небольшое участие принимает *Betula pubescens*. Деревья высокого (I-II) бонитета. Сомкнутость варьирует в зависимости от возрастной структуры древостоя. Это леса со сложной парцеллярной структурой, высокой внутриценотической мозаичностью, определяемой микрорельефом и условиями увлажнения. В них хорошо возобновляются *Picea abies*, *Abies sibirica*, *Betula pubescens*, *Alnus incana*, *Tilia cordata*. Подлесок представлен *Sorbus aucuparia*, *Lonicera xylosteum*, *L. pallasii*, *Rosa majalis*, *Padus avium*, *Viburnum opulus*.

Облик травяно-кустарничкового покрова определяют преобладающие эколого-ценотические группы – неморальная и высокотравная (рис. 5_1), проективное покрытие высокое, до 70-80%. Доминантами или содоминантами травяно-кустарничкового яруса являются *Aconitum septentrionale*, *Aegopodium podagraria*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*, *Solidago virgaurea*, *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Athyrium filix-femina*, *Valeriana officinalis*, *Cirsium heterophyllum*, *Calamagrostis arundinacea*. Характерно наличие пониженных влажных участков с преобладанием прибрежно-водных видов и микроповышений с

неморальными и высокотравными видами травянистых растений и *Tilia cordata* в древостое. Весьма характерны гигрофильные виды *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Viola epipsila*. Одна из особенностей сообществ – участие сибирских элементов во флоре (*Cacalia hastata*, *Atragene sibirica*, *Crepis sibirica*). Мохово-лишайниковый ярус развит слабо, но иногда покрытие достигает 40%.

Сообщества широколиственно-темнохвойных высокотравных неморально-бореальных лесов занимают области с высоким почвенным богатством, максимально богатые азотом почвы с низкой кислотностью. Для местообитаний характерны значительные колебания в сезонном увлажнении (рис. 5_2). Занимаемая такими лесами область экологического пространства в большой степени перекрывается с областью широколиственно-темнохвойных неморально-бореальных лесов ГТЛ 4 и некоторой части темнохвойных мелкотравно-неморально-бореальных лесов ГТЛ 2.

Леса, отнесенные к этой группе типов, описаны только в западной части Кологривского ключевого участка и приурочены к малонарушенным долинным комплексам малых рек (бассейн р. Кисть). Они занимают пойменные местообитания на легких пылеватых опесчаненных суглинках, аллювиальных суглинках, мелкозернистых сильно пылеватых супесях без включений, речных супесях и суглинках, обогащенных органикой (рис. 5_3, табл. 5_2), в понижениях и логах – на пролювиальных супесях и суглинках. Под этими лесами формируются пойменные почвы с выраженным дерновым горизонтом, местами с очень сильной гумусированностью, со слабыми признаками глеево-подзолистых процессов на аллювиальных супесях и суглинках, на пролювиальных отложениях – перегнойно-глеевые почвы (табл. 5_3). Каких-либо следов пожаров, рубок или других воздействий на эти сообщества отмечено не было.

Исследованные на Кологривском ключевом участке долинные широколиственно-темнохвойные высокотравные неморально-бореальные леса проявляют значительное сходство с водораздельными и приручьевыми лесами, описанными в средней тайге европейской России (Смирнова и др., 2006). Это дает возможность предположить, что и в южной тайге возможно существование широколиственно-темнохвойных высокотравных неморально-бореальных лесов на междуречьях. Их отсутствие в южной тайге можно объяснить более интенсивным

природопользованием и, в частности, широким распространением подсечно-огневого земледелия.

Сопоставление с литературными данными (Заугольнова, Морозова, 2004а; 2004б) позволяют сделать заключение о единстве западной и восточной частей таежных лесов Европейской России, которое сейчас проявляется только в условиях малонарушенных долинных местообитаний. Широколиственно-темнохвойные высокотравные неморально-бореальные леса описаны также на северо-востоке Костромской области в Межевском, Павинском и Вохомском районах (Богданова, 2004а; 2004б; Браславская, Тихонова, 2006) и на севере Кировской области (Смирнова, 1954). Ограниченная площадь распространения таких лесов придает им особую природоохранную ценность.

Анализ флористического разнообразия групп типов леса

В таблице 5_1 представлены некоторые показатели биоразнообразия описанных групп типов леса. Наиболее бедные по значениям *видовой насыщенности* и *видового богатства* темнохвойные мелкотравно-зеленомошно-бореальные леса ГТЛ 1. Примерно одинаковы значения видовой насыщенности во флористически и сукцессионно близких темнохвойных мелкотравно-неморально-бореальных (ГТЛ 2) и мелколиственных лесах (ГТЛ 3), максимально оно в широколиственно-темнохвойных высокотравных неморально-бореальных лесах (ГТЛ 5). В то же время видовое богатство (вычисленное с поправкой на площадь) больше всего в ельниках мелкотравно-неморально-бореальной группы, что, вероятнее всего, связано с большим числом описаний и широким распространением таких сообществ на ключевом участке. Широколиственно-темнохвойные высокотравные неморально-бореальные леса характеризуются наибольшими значениями видовой насыщенности.

Анализ варьирования объема парциальной флоры в группах типов леса затруднен тем, что этот показатель сильно зависит от числа описаний в выборке. Очевидно, что нашими описаниями не был выявлен полный объем парциальных флор лесных сообществ (видовое богатство), хотя состав фоновых видов, видимо, удалось выявить достаточно хорошо.

Анализ спектров видов травяно-кустарничкового яруса по *эколого-ценотическим группам* четко показал некоторые закономерности, подтверждающие выявленные методом ординации градиенты варьирования флористического состава. Группа темнохвойных мелкотравно-зеленомошно-бореальных лесов (ГТЛ 1) почти полностью представлена бореальной группой видов, включающей бореальное мелкотравье, кустарнички и вечнозеленые травы, лишь небольшая часть видов относится к неморальным травам. Также в этой группе наибольшее участие в сравнении с другими принимают мезоксерофильные боровые травы. Эколого-ценотические спектры видов травяно-кустарничкового яруса сообществ ГТЛ 2 и 3 очень сходны, большую часть также составляют бореальные виды, при этом значительную роль играют и неморальные, и нитрофильные травы. Представлена также группа луговых трав, а присутствие боровых трав меньше. Качественно по-другому выглядит спектр сообществ широколиственно-темнохвойных неморально-бореальных лесов (ГТЛ 4): бореальные виды уже не играют ведущей роли, а делят позиции, как с неморальными, так и нитрофильными травами. Минимальна доля луговых и опушечных трав, отсутствуют боровые травы. Именно это позволило отнести изучаемую группу сообществ к классу *Querc-Fagetea*. Спектр широколиственно-темнохвойных высокотравных неморально-бореальных лесов (ГТЛ 5) включает все анализируемые эколого-ценотические группы, за исключением группы боровых трав. Участие бореальных видов минимально по сравнению с сообществами других групп типов леса и примерно равно участию нитрофильных трав.

Жизненность подроста ели обыкновенной в различных группах типов леса

Отдельные элементы демографического анализа состояния ценопопуляции ели как основного эдификатора темнохвойных и широколиственно-темнохвойных лесов могут быть использованы как один из показателей для оценки сукцессионного статуса сообществ (Смирнова и др., 2006). В анализе представлены все группы типов леса за исключением мелколиственной мелкотравно-неморально-бореальной (ГТЛ 3).

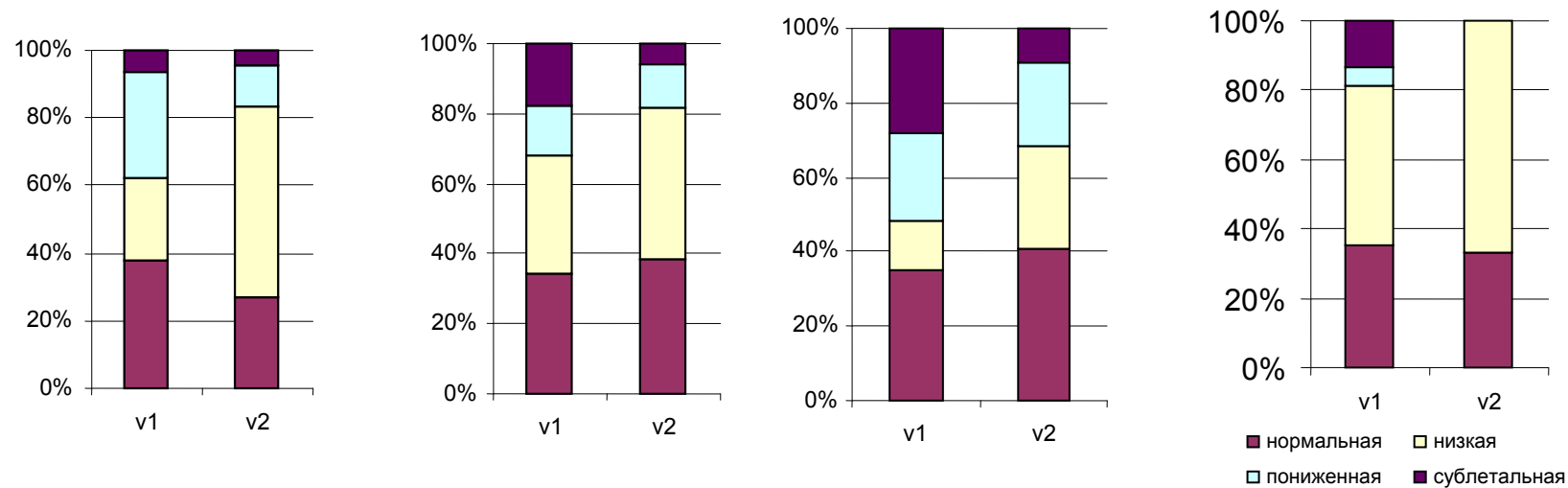
В сообществах ГТЛ 1 в первом древесном ярусе, как правило, обильны деревья генеративного (второго) состояния нормальной жизненности примерно

одинакового абсолютного возраста; скорее всего, это первое поколение ели, занявшее территорию в результате сукцессионной смены сосны после пожарной обработки территории. Развита вторая ярусная древостой из виргинильных (вторых) деревьев. В среднем по всем описаниям особей ели в виргинильном (втором) состоянии значительно больше, чем в виргинильном (первом). В нижних ярусах подрост развивается слабо, значительная его часть низкого уровня жизненности, поскольку находится в условиях дефицита освещенности, более половины – сублетального уровня жизненности или уже отмершие растения (рис. 5_4). Число деревьев нормальной жизненности ели в ярусе подроста составляет всего 1-2 на площадке.

В сообществах ГТЛ 2 основная часть особей ели в древесном ярусе имеют нормальную и пониженную жизненность. Число особей в нижних ярусах леса значительно, виргинильные (первые) преобладают; до 40% всех особей – нормальной и пониженной жизненности, остальная часть – деревья низкой жизненности с замедленными темпами развития. Велико число уже отмерших деревьев. Такие леса развивались, как правило, после вырубок, в процессе конкуренции ели с мелколиственными древесными видами.

В сообществах ГТЛ 4 и ГТЛ 5 основная часть деревьев ели в древесных ярусах имеют нормальную и пониженную жизненность, что свидетельствует о наличии нескольких жизнеспособных поколений. Однако в условиях конкуренции с широколиственными видами деревьев некоторое число виргинильных особей ели в нижних ярусах имеет низкий уровень жизненности, задерживаясь в развитии на начальных этапах (по приблизительным оценкам до ста и более лет), чем формирует резерв популяции.

Исследования показали, что в темнохвойных мелкотравно-зеленомошно-бореальных лесах (ГТЛ 1), при абсолютном доминировании ели среди древесных видов, число деревьев в подросте максимально, однако значителен и его естественный отпад. Это придает таким сообществам большое сходство с культурными посадками ели в районе исследований. В темнохвойных мелкотравно-неморально-бореальных лесах (ГТЛ 2) при хорошем развитии подроста значительная его часть находится в условиях угнетения. В широколиственно-темнохвойных лесах



Группы типов леса 1

2

3

4

Рис. 5_4. Доля виргинильных особей ели обыкновенной (первой и второй подгруппы) разной жизненности в сообществах групп типов леса.

Обозначения групп типов леса приведены на стр. 94.

ГТЛ 4 и 5 подроста больше в нижних ярусах, чем во втором ярусе древостоя; среди виргинильных (первых) деревьев максимальна доля особей нормальной и низкой жизненности, следовательно, подрост в целом наиболее благонадежный. При этом непосредственное число особей на площадках меньше, чем в сообществах первых двух типов, однако жизненное состояние их лучше.

5.2. Пространственная структура лесного покрова

Выделение ключевых элементов организации территории служит основой анализа пространственного распределения растительности. Для характеристики положения описаний в катенах выбраны: в междуречном комплексе – плоское междуречье, пологий склон на междуречье; в долинном комплексе – терраса малой реки, пойма малой реки, долина ручья или временного водотока. Классификация местоположений внутри комплексов основана на морфометрических признаках, причем, максимально упрощенных, поскольку именно они в первую очередь влияют на распределение влаги и питательных веществ.

На первичном этапе ранжирования сообществ в пространстве генезис формы рельефа и поверхностных отложений не учитывались для того, чтобы, во-первых, проанализировать состав лесных сообществ на разных местоположениях независимо от геоморфологических и почвенных условий, во-вторых, сопоставить их состав и структуру на сходных местоположениях с разными почвенными и ландшафтными характеристиками. В соответствии с картой четвертичных отложений (Геологическая карта СССР, 1973) и на основе собственных исследований на Кологривском ключевом участке выделено несколько типов рельефа, каждому из которых соответствуют определенные генетические формы. Территория Кологривского ключевого участка в геоморфологическом отношении представляет собой сопряженные элементы вторичной моренной равнины (московское оледенение), озерно-ледниковой равнины и водноледниковой равнины (зандр). В междуречном комплексе основные формы рельефа – пологосклонные моренные увалы и моренные холмы, а в долинном – аллювиальные террасы, поймы и днища долин малых рек и малых водотоков, в том числе, временных.

Территория ключевого участка в основном занята моренными суглинками московского оледенения, повсеместно перекрытыми покровными средними сильно алевритистыми суглинками с единичными зернами тонкого песка. Местами с поверхности покровные суглинки частично перекрыты озерами или флювиогляциальными потоками. В этом случае, как правило, образуется двучленный профиль отложений, где суглинок «одет» чехлом алевритов (ледниковое озеро) или супесей и песков мощностью от 15-20 см до метра и более, и почв (верхние горизонты A2, Bh, Bfe имеют облик подзолов, нижние – обычных подзолистых суглинистых почв). Часть территории занимают флювиогляциальные отложения из средне- и мелкозернистого песка (Мильков, 1953; Спиридонов, 1972; Максимович, 1973).

Особенности экологических режимов экотопов

Фитоиндикационный анализ по нескольким экологическим факторам среды (увлажнения почвы и переменного увлажнения почвы, богатства почвы, кислотности почвы, освещенности и богатства почвы азотом) показал, что по экологическим режимам экотопы различаются не сильно (рис. 5_5). Если экотопы междуречного комплекса занимают значительную область диапазона экологических условий в связи с разнообразием ландшафтных условий, то стоит отметить некоторые особенности экотопов долинного комплекса. Экологическое пространство экотопа террас малых рек смещено в сторону условий меньшей переменности увлажнения и, как следствие, большего почвенного увлажнения, в результате чего, с учетом характерных для этих местообитаний песчаных и супесчаных отложений, там развиваются наиболее бедные варианты сообществ, включая сфагновые ельники. По экологическим режимам выделяется также пойменный экотоп, центр экологических характеристик которого смещен в сторону факторов богатства местообитания – собственно богатства почвы, содержания в почве азота, низкой кислотности почвы, а также косвенно влияющей на эти свойства переменности увлажнения.

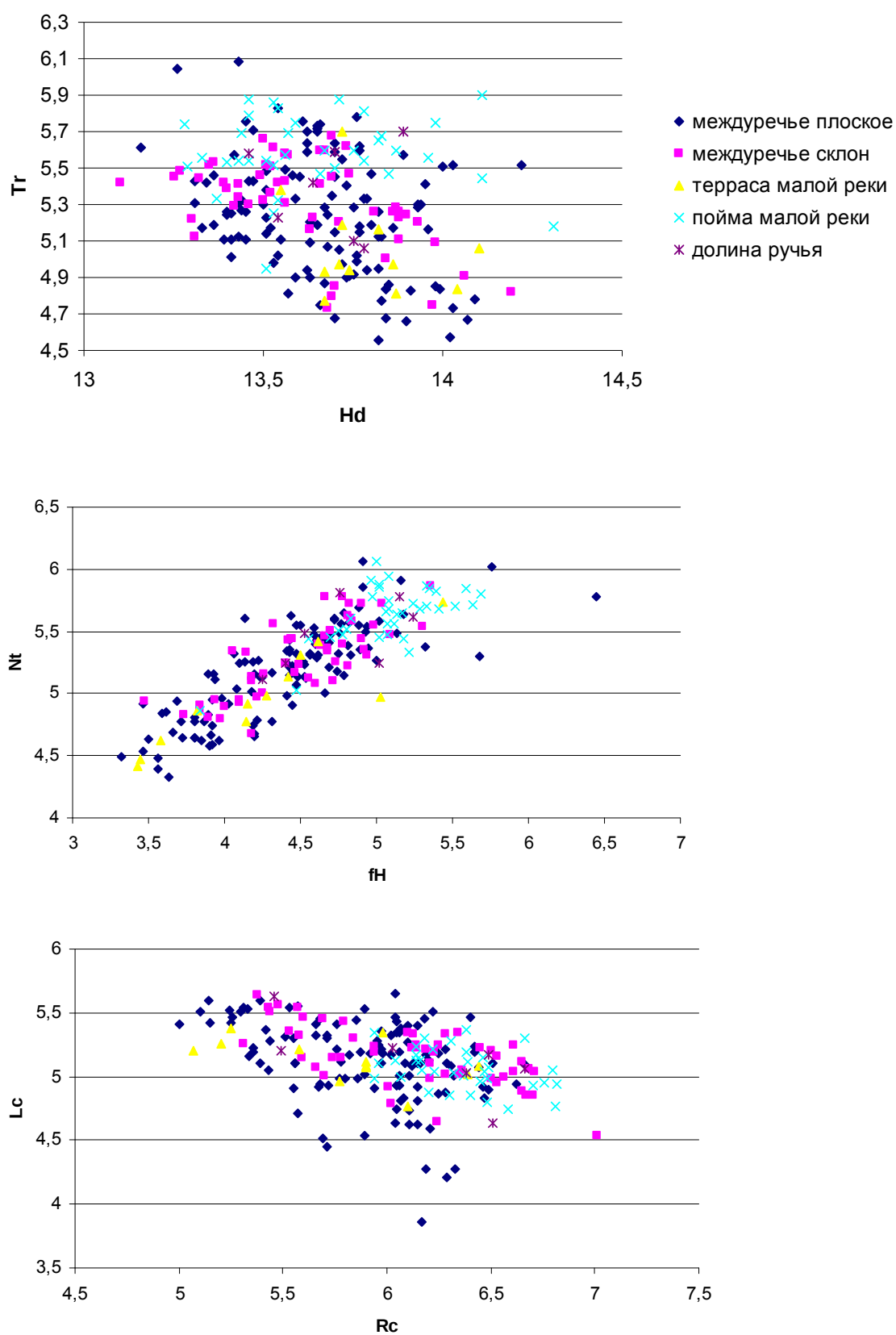


Рис. 5_5. Положение геоботанических описаний исследованных сообществ в осях экологических факторов
Условные обозначения см. рис. 5_2.

Распределение растительных сообществ по экотопам

Проанализировано распространение выделенных групп типов леса по экотопам (рис. 5_3). Темнохвойные мелкотравно-зеленомошно-бореальные леса (ГТЛ 1) распространены в основном на плоских поверхностях междуречий и террас рек в обедненных условиях, темнохвойные мелкотравно-неморально-бореальные (ГТЛ 2) и широколиственно-темнохвойные неморально-бореальные леса (ГТЛ 4) тяготеют как к плоским и склоновым частям моренных увалов, так и к высоким поймам малых рек. Вторичные мелколиственные мелкотравно-неморально-бореальные леса (ГТЛ 3) произрастают на плоских и пологосклонных участках междуречий, где леса в наибольшей степени подвергались рубкам. Резко отличаются по экотопической приуроченности широколиственно-темнохвойные высокотравные неморально-бореальные леса (ГТЛ 5), сохранившиеся только по поймам малых рек и в долинах временных водотоков.

Рисунок 5_6 позволяет оценить ценотическое разнообразие, свойственное каждому экотопу. Несмотря на резкое преобладание описаний мелкотравно-неморально-бореальных ельников (ГТЛ 2), описанных на всех экотопах, можно сделать некоторые выводы, согласующиеся с приведенными выше результатами анализа экологических режимов экотопов. Все экотопы довольно полно отражают набор описанных типов сообществ, т.е. наблюдается выравнивание комплекса ландшафтных условий на различных элементах рельефа. В наиболее бедных условиях (песчаные аллювиальные отложения, иногда застойное увлажнение на плоских частях) на террасах рек отсутствуют самые богатые сообщества ГТЛ 4 и ГТЛ 5, описана значительная часть сообществ ГТЛ 1 и почти все сфагновые ельники. В поймах и долинах малых водотоков, куда, как правило, не распространяются сильные пожары, не встречаются бедные мелкотравно-зеленомошно-бореальные ельники (ГТЛ 1), а распространены наиболее типичные трансформированные рубками мелкотравно-неморально-бореальные темнохвойные и мелколиственные леса (ГТЛ 2 и 3) и широколиственно-темнохвойные неморально-бореальные (ГТЛ 4) и высокотравные неморально-бореальные леса (ГТЛ 5). Одно из важных заключений проведенного исследования – присутствие широколиственно-темнохвойных неморально-бореальных лесов (ГТЛ 4) со сходным составом и структурой сообществ

как в пойменных экотопах, так и в междуречных, на моренных холмах и увалах. Это демонстрирует относительную независимость растительных сообществ на поздних стадиях сукцессий от условий экотопа.

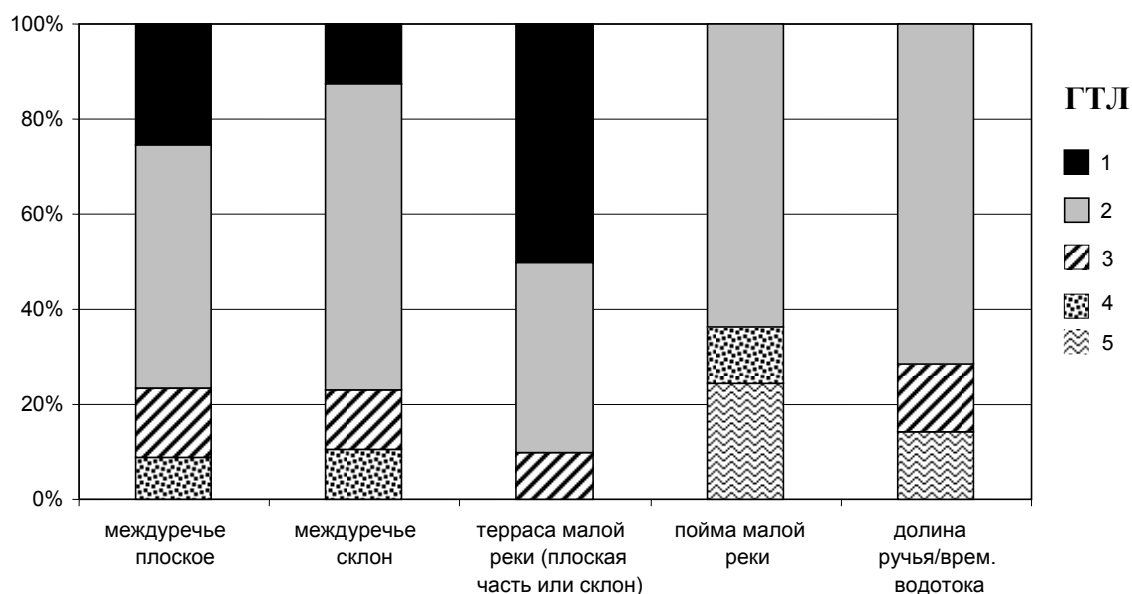


Рис. 5_6. Доля сообществ разных групп типов леса в каждом экотопе
Обозначения групп типов леса приведены на стр. 94.

5.3. Различия в видовом составе сообществ в зависимости от экотопических и антропогенных факторов

Анализ принадлежности исследованных лесных сообществ Кологривского ключевого участка к флористическим ассоциациям позволил определить их флористическую близость. Исследования подтверждают сукцессионную взаимосвязь этих ассоциаций (Ценофонд..., 2006), в связи с чем представляется интересным флористическое сравнение сообществ в зависимости от приуроченности к тем или иным вариантам экотопов и, таким образом, выявление тенденций их динамики. В пределах каждой ГТЛ было проведено сравнение видовых списков и встречаемости видов для всех ярусов (1) на разных местоположениях, (2) на одинаковых местоположениях, но на разных почвообразующих породах. Эти же параметры сравнивались для сообществ разных ГТЛ, описанных в (3) одинаковых

местоположениях и на одинаковых почвообразующих породах. Это позволило проследить динамику лесной растительности на локальном уровне в зависимости от основных параметров экотопа.

Условия, в которых описаны сообщества **темнохвойной мелкотравно-зеленомошно-бореальной группы типов леса (ГТЛ 1)**, различаются на локальном уровне. На севере Кологривского ключевого участка (бассейн р. Понга) они описаны на плоских частях междуречий на двучленных, супесчаных и песчаных отложениях, реже на пологих склонах холмов и увалов на средних и тяжелых суглинках, в бассейнах р. Сеха и, частично, р. Кисть на плоских частях надпойменных террас этих рек. Проведено сравнение видового состава сообществ ГТЛ 1 на вариантах междуречных экотопов: на суглинистых и на супесчаных и двучленных отложениях. Сильных различий в видовом составе практически не выявлено, отмечено, однако, что в бассейне р. Понга, где под этими лесами преобладают моренные суглинки, леса более старшего возраста, а на более легких почвах и почвообразующих породах в бассейне р. Сеха они моложе, в составе древесного яруса существенно больше березы, вероятно, в результате выборочных рубок, а еловый подрост развит слабее.

Леса **мелкотравно-неморально-бореальной темнохвойной (ГТЛ 2) и мелколиственной (ГТЛ 3) групп типов**, несмотря на различия в составе древесного яруса, по видам травяно-кустарничкового яруса относятся к одной ассоциации в системе Браун-Бланке. При сходстве диагностических и характерных видов наблюдаются различия во встречаемости неморальных видов.

По разным выборкам проведен анализ видовых списков сообществ ГТЛ 2 и ГТЛ 3 в различных вариантах экотопических условий на междуречьях. Так, на средних и тяжелых суглинках в мелколиственных лесах практически отсутствует возобновление *Abies sibirica* (ярусы В и С, имматурное и виргинильные состояния).

При сравнении видового состава сообществ тех же групп, описанных на междуречных пространствах, но на супесчаных, песчаных, двучленных, а также легко- и среднесуглинистых сильно опесчаненных отложениях и почвах, отмечены тенденции гораздо меньшего присутствия неморальных видов в березняках и осинниках, чем в темнохвойных лесах. Заметно ниже встречаемость таких видов, как *Aegopodium podagraria*, *Lonicera xylosteum*, *Lathyrus vernus*, *Pulmonaria obscura*,

Pyrola rotundifolia, *Aconitum septentrionale*, *Athyrium filix-femina*, *Carex digitata*, *Phegopteris connectilis*, *Asarum europaeum*, *Galium triflorum*, *Melica nutans*, *Viola mirabilis*, *Paris quadrifolia*. Также присутствует меньше влаголюбивых видов, таких как *Padus avium* и *Ribes rubrum*. При оценке жизненности древесных видов отмечено, что состояние подроста *Abies sibirica* и *Tilia cordata* (в случае его наличия) значительно хуже в сообществах ГТЛ 3 (более ранняя стадия сукцессии), чем в сообществах ГТЛ 2. Его наличие индицирует отсутствие ограничений по экотопической принадлежности (в том числе составу поверхностных отложений и почв) для внедрения и развития как широколиственных видов (в основном *Tilia cordata*), так и *Abies sibirica*, начиная с ранних стадий сукцессионного развития, в случае наличия источников зачатков.

Темнохвойная мелкотравно-неморально-бореальная группа типов леса (ГТЛ 2) включает наибольшее разнообразие описанных сообществ. В виду этого проанализированы различия в видовом составе внутри группы, связанные с разным проективным покрытием мохово-лишайникового яруса (ярус D), положением в рельефе и механическим составом почвообразующих пород и почв.

Сообщества с проективным покрытием мхов <50% на междуречьях распространены на средних суглинках и двучленных отложениях с песком или супесью на суглинках, на высоких поймах и террасах малых рек и в долинах временных водотоков – на легких суглинках и супесях. Описания с покрытием мхов >50% вне зависимости от экотопа распространены в основном на легких суглинках (редко на средних). По всей видимости, замоховение в сообществах этой группы типов в целом больше распространено на легких почвах, вне зависимости от экотопа. Это может быть связано с пожарами, которым более подвержены лесные сообщества на отложениях легкого механического состава. В тех описаниях, где покрытие мхов <50%, следов пожаров почти не отмечено, тогда как в зеленомошных вариантах их гораздо больше. Таким образом, замоховение интенсивнее развивается после обработки территории пожаром, которая, совместно с другими нарушениями, приводит к изменению режима увлажнения почвы на локальном уровне и к вымыванию питательных минеральных веществ. Прямой зависимости проективного покрытия мохового покрова от механического состава почв и почвообразующих

пород нет, но приуроченность зеленомошных вариантов к отложениям и почвам легкого состава, обычно с выраженным подзолистым или глеевым процессом и следами пожаров, позволяет говорить о влиянии на этот показатель совокупности факторов.

Зафиксированы некоторые различия во встречаемости видов в зависимости от местоположения темнохвойных мелкотравно-неморально-бореальных сообществ (ГТЛ 2): на поймах меньше таких бореальных видов, как *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Linnaea borealis*, а также некоторых неморальных: *Stellaria holostea*, *Luzula pilosa*, *Carex digitata*. В то же время чаще встречаются неморальные виды *Phegopteris connectilis*, *Aegopodium podagraria*, *Pulmonaria obscura*, *Galium triflorum*.

Поскольку эта группа типов сообществ в значительной степени описана в междуречных комплексах (рис. 5_3), целесообразно было сравнить изменения видового состава в зависимости от локальных экотопических условий. В целом внутри группы видовой состав описаний на междуречьях в зависимости от состава почвы и почвообразующей породы различается незначительно. Отличия выражаются лишь в несколько меньшей встречаемости *Stellaria holostea* и бореальных кустарничков *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* на легких суглинках и песках, чем на суглинках. В то же время на легких отложениях и почвах чаще отмечены *Aegopodium podagraria* и *Dryopteris carthusiana* (V класс встречаемости). Отдельно следует отметить худшее возобновление *Abies sibirica* на более легких почвах (ярусы В и С), возможно, связанное с большей подверженностью их пожарам. Подрост *Tilia cordata* (ярус В) встречается как на суглинках, так и на супесях, причем на легких суглинках и супесях даже немного чаще.

В сообществах мелколиственной мелкотравно-неморально-бореальной группе типов леса (ГТЛ 3), распространенных лишь на междуречьях (рис. 5_3) на почвах легкого механического состава, меньше встречаемость неморальных видов *Melica nutans*, *Athyrium filix-femina*, *Lonicera xylosteum*, *Phegopteris connectilis*, *Pulmonaria obscura*, значительно меньше влаголюбивых и требовательных к почвенному богатству видов (на песках единичны) *Aconitum septentrionale*, *Geranium sylvaticum*, *Cirsium oleraceum*, *C. heterophyllum*, также *Asarum europaeum*, исчезает *Atragene sibirica*. Несмотря на эти различия, те или иные виды разных эколого-

ценотических групп встречаются во всем разнообразии рассматриваемых условий и нельзя выделить четких зависимостей их распространения.

Сравнение видового состава сообществ **темнохвойной мелкотравно-неморально-бореальной группы типов лесов (ГТЛ 2)** (описанных в поймах малых рек) и **широколиственно-темнохвойных высокотравных неморально-бореальных лесов (ГТЛ 5)** показало значительное видовое сходство этих групп. В сообществах ГТЛ 2 значительно реже встречаются виды группы высокотравья *Valeriana officinalis*, *Cirsium heterophyllum*, *Cirsium oleraceum*, *Crepis paludosa*, некоторые неморальные виды *Athyrium filix-femina*, *Lathyrus vernus*, *Stellaria bungeana*, *Actaea erythrocarpa*, *Circaea alpina*, *Daphne mezereum*, *Glechoma hederacea*, *Prunella vulgaris* и влаголюбивые *Filipendula ulmaria*, *Angelica sylvestris*, *Viburnum opulus*, *Viola epipsila*, *Urtica dioica*, *Veronica longifolia*. В поймах встречаются сибирские элементы флоры, приуроченные к самым сухим участкам поймы, либо к узкой полосе прямо над руслом, либо по пойменным грядам. Лимитирующим фактором для неморальных видов является увлажнение: постоянное переувлажнение в тыловых швах поймы или в понижениях существенно снижает их встречаемость. Так, на пойменных супесях неморальные виды в целом встречаются чаще, чем на пойменных суглинках, что также зависит от влагоудерживающих свойств субстрата.

Сходство с широколиственно-темнохвойными высокотравными неморально-бореальными лесами (ГТЛ 5) есть даже у мелколиственной группы мелкотравно-неморально-бореальных лесов (ГТЛ 3) в пойменных экотопах, где виды травяно-кустарничкового яруса сохранились лучше (пожарная тень, отсутствие тяжелой техники при рубках).

Сукцессионное состояние лесных сообществ

Проведенный анализ типологического, структурного и таксономического разнообразия, положения в экологическом пространстве факторов среды, приуроченности к тем или иным позициям в рельефе и особенностям антропогенных воздействий выявил значительное структурное и видовое разнообразие исследованных лесов. В современной литературе высказано представление о том, что в ходе восстановительных смен в таежных лесах по мере смены поколений

древесных видов увеличивается структурное (формирование мозаики окон возобновления (возрастных парцелл) и ветровально-почвенных комплексов) и видовое разнообразие. На завершающих этапах сукцессий таежные леса характеризуются максимальным биологическим разнообразием, богатыми почвами, и в них практически отсутствуют следы недавних антропогенных воздействий (Оценка..., 2000; Смирнова и др., 2006). Сравнение наших данных с литературными сведениями о сукцессиях в бореальных и гемибореальных лесах позволяет рассматривать первые три из описанных группы типов лесов как сукцессионные этапы формирования лесов зонального типа (рис. 5_7). Группа типов темнохвойных мелкотравно-зеленомошно-бореальных лесов (ГТЛ 1) объединяет, скорее всего, сообщества, которые представляют собой один из этапов восстановления широколиственно-темнохвойных неморально-бореальных лесов (ГТЛ 4), в основном, из посадок ели или после довольно давних пожаров. Об этом свидетельствуют, например, различия в проективном покрытии мохового покрова и доли неморальных видов в лесах различного возраста в разных условиях в пределах данной группы.

Менее производительные, по сравнению с другими типами, древостои ельников чернично-зеленомошных характеризуются как меньшей возрастной амплитудой, так и меньшим средним возрастом (Яковлев, 1983а). Это обусловлено меньшей продолжительностью жизни деревьев и более частой сменой возрастных поколений по сравнению с мелкотравными и травяными ельниками. Не отличаясь значительно по высоте, имея меньшую толщину и более поверхностную корневую систему, ель старших поколений в ельниках чернично-зеленомошных сильнее подвержена ветровалу.

Наличие в почвенном профиле выраженного осветленного (подзолистого или элювиального) горизонта связано, прежде всего, с действием экзогенных факторов деградации – природными катастрофами и хозяйственной деятельностью – приводящих к поверхностному перемыву и осветлению почв (Бобровский, 2004).

В южной тайге такие сообщества могут формироваться в посадках ели 70-80-летнего возраста, созданных на месте хвойно-широколиственных лесов. Длительные наблюдения в подобных сообществах показывают, что покрытие мохового яруса там снижается с 90 до 20%, а травяного – возрастает с 20 до 80%, одновременно

Ряд 1 – сосновые бореальные леса с елью на песчаных и супесчаных отложениях

Ряд 2 – мелколиственно-еловые неморально-бореальные леса на суглинистых отложениях

Ряд 3 – мелколиственно-еловые леса с пихтой и широколиственными видами деревьев неморально-бореальные на суглинистых отложениях

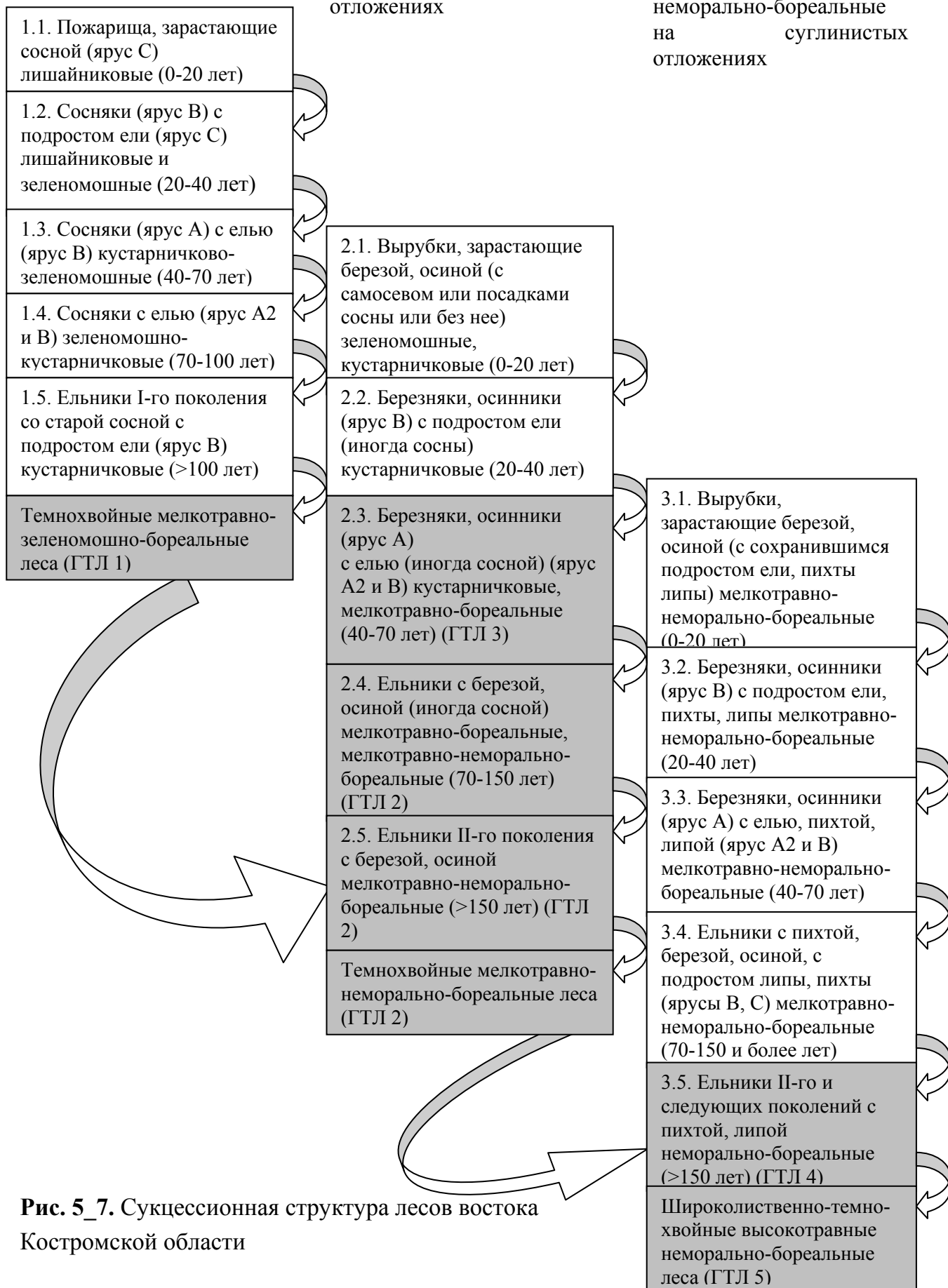


Рис. 5_7. Сукцессионная структура лесов востока Костромской области

появляются неморальные травы. Таким образом, подтверждается реальная возможность постепенного восстановления сообществ с некоторыми признаками исходного типа (широколиственно-темнохвойных неморально-бореальных и высокотравных неморально-бореальных лесов) на месте мелкотравно-зеленомошно-бореальных ельников. Типы лесов, отнесенные к этой группе, можно рассматривать как экотопические субквазиклиматксы, возникшие вследствие существенного преобразования почвенного покрова пожарами, который в условиях бореальной полосы имеет очень длительный срок восстановления (Бобровский, 2004).

Осинники и березняки мелкотравно-неморально-бореальные (ГТЛ 3) имеют антропогенное происхождение и наиболее часто возникают на месте вырубок, зарастающей пашни или гарей. Поскольку они имеют явное флористическое сходство с мелкотравно-неморально-бореальными ельниками асс. *Melico nutantis-Piceetum abietis*, можно уверенно говорить о том, что эта группа мелколиственных лесов возникает на их месте. Успешное внедрение ели свидетельствует о возможности восстановления ельников указанного типа. В настоящее время обширные пространства Кологривского ключевого участка заняты лесами такого облика, поскольку практически все междуречные участки в наибольшей степени подверглись вырубкам.

Темнохвойные мелкотравно-неморально-бореальные леса (ГТЛ 2) можно рассматривать как более близкий промежуточный этап восстановления широколиственно-темнохвойных неморально-бореальных лесов (ГТЛ 4). Именно такие сообщества индицируют наиболее подходящие местообитания для восстановления фоновых лесных экосистем южной тайги с высоким флористическим разнообразием. Процессы восстановления широколиственно-темнохвойных лесов непосредственно прослеживаются в разных вариантах сообществ ГТЛ 2, в структуре почвенного покрова; особенно четко это видно на примере послепожарных вариантов, приуроченных к песчаным почвам. В связи с этим, особенно при наличии данных об истории хозяйственной деятельности на территории, сообщества группы типов темнохвойных мелкотравно-неморально-бореальных лесов могут служить главным объектом при изучении динамики южнотаежных лесов на современном этапе. Сообщества этой группы типов,

описанные на северо-востоке области, характеризуются сходным составом и большим участием сибирских элементов, а также липы, что может свидетельствовать об отсутствии климатических факторов, препятствующих развитию липы в древостое. Неполная представленность набора древесных видов, произрастающих на смежных территориях в сходных условиях, свидетельствует о нарушениях, повлекших за собой утрату источников семян и временной возможности возобновления этих видов.

Сообщества широколиственно-темнохвойных неморально-бореальных лесов (ГТЛ 4) – наиболее разнообразные в типологическом и богатые во флористическом отношении леса территории, представляющие поздние сукцессионные стадии. Судя по мощности гумусового горизонта (табл. 5_3), присутствию почвенной мезофауны и следов биогенных педотурбаций (Бобровский, 2004), эти сообщества описаны на длительно лесных участках, никогда ранее не вовлекавшихся в сельскохозяйственный оборот. Высокая возобновительная способность и жизненность основных древесных эдификаторов свидетельствует об устойчивости их популяций. В настоящее время такие сообщества представляют собой большую редкость в региональном масштабе (Смирнова, 2004). Есть основания предположить, что это единично сохранившиеся участки зональных лесов и на данный момент это крайняя северо-восточная точка, где описаны сообщества с подобной структурой.

Наиболее богатые леса, описанные и в других подзонах тайги, – ельники и пихто-ельники с липой высокотравные неморально-бореальные (ГТЛ 5) – наиболее близки к представлению о квазиклимаксовых таежных лесах (Восточноевропейские..., 2004; Смирнова и др., 2006). В районе исследований сообщества ГТЛ 5 представлены в поймах рек и приручьевых местообитаниях, в подзонах средней и северной тайги высокотравные бореальные ельники встречаются не только в поймах, но и на междуречьях. Возможно, что подобное распределение связано с большей степенью антропогенной нарушенности лесов на междуречьях и речных террасах в южной тайге. Диапазоны экологических факторов, которыми описываются широколиственно-темнохвойные высокотравные неморально-бореальные леса (ГТЛ 5), в значительной степени совпадают с таковыми для широколиственно-темнохвойных неморально-бореальных лесов (ГТЛ 4), и для видов

лесной флоры, сохранившихся в высокотравных ельниках, нет препятствий для распространения на соседние, более дренированные экотопы.

Сочетание ландшафтных условий и антропогенных факторов обуславливают формирование разных сообществ и демутационных смен в одинаковых экотопических условиях и сходных сообществ при различном сочетании абиотических факторов. С другой стороны, отсутствие антропогенных воздействий, позволяющих растительности развиваться в спонтанном режиме и не изменяющих экотоп, приводят к тому, что полночленные, квазиклимаксные сообщества формируются в различных ландшафтных и экотопических условиях и на некотором этапе автономизируются от абиотической компоненты.

Определено, что при сходстве динамических трендов описанных сукцессионных рядов восстановление биологического разнообразия быстрее реализуется на суглинистых поверхностных отложениях, а также в пойменных местоположениях и прилегающих к ним участках междуречий, чем на отложениях легкого механического состава и на участках междуречий, удаленных от водотоков. Можно сделать заключение, что сообщества ГТЛ 1 и 2 – маркеры местообитаний, в которых в течение жизни 1-2 поколений темнохвойных видов наиболее вероятно восстановление близких к зональным широколиственно-темнохвойных неморально-бореальных (ГТЛ 4) и высокотравных неморально-бореальных (ГТЛ 5) лесов южной тайги в разных экотопических условиях. Основным фактором, замедляющим или откладывающим на неопределенный срок формирование квазиклимаксных лесов, является степень преобразования территории предшествующими хозяйственными воздействиями, приведшими к отсутствию диаспор некоторых видов, деградации местообитаний и почв, а также к нарушениям гидрологического режима.

5.4. Прогноз динамики лесного покрова Кологривского ключевого участка при естественном развитии

Анализ изменений лесного покрова во второй половине XX в. по данным лесной таксации

Для анализа динамики лесного покрова Кологривского ключевого участка во второй половине XX в. были использованы материалы регулярно проводимых учетов лесного фонда. Привлечены материалы лесной таксации 1954, 1965, 1977, 1987 и 1997 гг. по Кологривскому (с 1977 г. Варзенгскому) лесничеству Кологривского лесхоза (Объяснительная записка..., 1954, 1965, 1977, 1987, 1997). Общая площадь лесничества составляет 41955 га. Протяженность лесничества с севера на юг – 20 км; с запада на восток – 28 км.

Анализ лесотаксационных схем и описаний показал, что в сложении лесного покрова принимали участие в основном темнохвойные леса из ели с примесью пихты, мелколиственные леса из березы с примесью осины, сосновые леса и лесные культуры ели.

В 50-е гг. XX в. большую часть территории лесничества покрывали ельники VI-VIII, иногда IX групп возраста (100-180 лет), в основном черничного типа. В характеристике даются указания на неравномерность полноты насаждений таких возрастов, среди причин указываются как естественные (ветровалы), так и антропогенные (выборочные рубки), характерно наличие окон, реди и большого количества валежа. С конца 50-х гг. началось экстенсивное освоение лесного массива на междуречье рр. Унжа и Вига. За 20 лет площади старовозрастных ельников сильно сократились, ими было занято не более 20% площади лесничества. Вырубленные массивы замещались лесными культурами ели и сосны, молодыми мелколиственными древостоями из березы и осины. К середине 80-х гг. практически повсеместно старовозрастные темнохвойные леса были вырублены. К настоящему времени они сохранились только в верховьях р. Вонюх (бывший памятник природы «Кологривский лес» в южной части лесничества), в истоках р. Понга (рр. Сеха, Лондушка), по долинам малых рек и ручьев, локальными участками на междуречьях (рис. 5_8).

Леса Варзенгского лесничества Кологривского лесхоза в настоящее время по запасу состоят из 40% березы, 35% ели, 20% осины, 2% сосны, 2% ольхи, менее 1% липы и пихты. Среди перечисленных видов сосна обыкновенная, березы бородавчатая и пушистая, ольха серая, осина и древовидные ивы относятся к раннесукцессионным видам, ель европейская, пихта сибирская и липа сердцевидная – к позднесукцессионным видам. Как видно, в анализируемом массиве господствуют раннесукцессионные виды; в целом они составляют 64% по запасу, а среди позднесукцессионных абсолютное господство принадлежит ели европейской, а участие единственного широколиственного вида – липы сердцевидной – минимально.

Прогноз динамики лесного покрова при естественном развитии на 1000 лет на основе модели FORRUS-S

Моделирование сукцессионной динамики насаждений на длительный срок, вплоть до достижения климаксового состояния – эталонного в отношении выполнения основных экологических функций – используется для оценки потенциальных возможностей местообитаний для формирования насаждений. Решение этой задачи необходимо для организации природопользования, ориентированного на сохранение существующего разнообразия.

При отсутствии внешних воздействий, прерывающих ход сукцессии (аллогенное развитие) или постоянно искажающих ход естественной динамики (дигрессии) сукцессия завершается переходом экосистемы в климаксовое состояние, т.е. такое состояние при котором спонтанно осуществляется процесс поддержания потоков поколений в популяциях всех видов биоты (Смирнова, 2004). Исследование законов спонтанного развития необходимо для оценки современных возможностей насаждения восстановить природный состав и структуру при существующем положении вещей: нарушении гидрологического и почвенного покрова, больших разрывов ареалов видов деревьев-эдификаторов.

Для моделирования динамики лесного покрова Кологривского ключевого участка используется разработанная ранее модель динамики лесного массива

FORRUS-S. Расчет сукцессионного статуса насаждения посредством данной модели основан на популяционной концепции сукцессий и климакса.

Краткое описание модели

В настоящей работе используется имитационная модель прогноза динамики разновозрастных разновидовых насаждений FORRUS-S (FORest of RUSSia - Stand), которая предназначена для моделирования и анализа динамических процессов, протекающих в лесных массивах бореальных и гемибореальных лесов (Chumachenko et al., 1996; Чумаченко и др., 1997; Чумаченко, Паленова, Коротков, 2001; Chumachenko et al., 2003; Восточноевропейские..., 2004). Модель характеризуется трехмерным пространством моделируемых элементов и реализована в технике эколого-физиологического (объясняющего) имитационного моделирования.

Входными данными модели FORRUS-S являются стандартные таксационные описания выделов и планы лесных насаждений. Каждому анализируемому элементу модели присваиваются свойства выдела, которому он принадлежит: видовой (породный) и возрастной состав, средние высоты и диаметры для каждого элемента леса, запас, полнота, тип лесорастительных условий (ТЛУ) и пр.

Модель «Естественное развитие» насаждений имитирует существенные процессы, протекающие в лесных насаждениях при спонтанном развитии: прирост, спонтанное изреживание и естественное возобновление древостоя. В ходе моделирования прогнозируются изменение средних таксационных характеристик насаждений (высоты, диаметра, возраста, запаса и др.), изменение видового (породного) и возрастного состава каждого выдела.

Каждый шаг работы модели «Естественное развитие» начинается с расчета световых условий произрастания насаждений, который с учетом полноты и породно-возрастного состава насаждений рассчитывает доступную ФАР (фотосинтетически активную радиацию) для каждой ячейки каждого элемента моделируемого пространства. Значение доступной ФАР определяется положением ячейки в древостое (в модельном представлении – свойствами соседних ячеек). Далее с учетом полученных данных о световых условиях с учетом ТЛУ (типа лесорастительных условий) вычисляется текущий прирост насаждений: прирост в

высоту, по диаметру и прочие основные характеристики древостоя. Полученные результаты обрабатываются в субмодели естественного изреживания древостоя, далее, с учетом всех предыдущих шагов, определяются новые световые условия насаждения, на основе которых вычисляются параметры естественного возобновления.

После каждого шага моделирования (5 лет) формируются данные по видовому (породному) и возрастному составу древостоя и его биометрическим показателям для всех выделов моделируемого объекта. Рассчитываются видовой состав, число стволов на выделе, возраст, средняя высота дерева и средняя высота прикрепления кроны, средний диаметр ствола, площадь проекции и форма кроны, достигнутый бонитет. Кроме того, рассчитываются сведения о запасе и полноте насаждения.

Алгоритм (принципиальная схема) расчета сукцессионного статуса

С позиций популяционной биологии оценка роли особей того или иного древесного вида в лесных сообществах определяется не только календарным, но и биологическим возрастом, т.е. этапом индивидуального развития и типом популяционной стратегии. Оценка этапов индивидуального развития (онтогенеза) проводится на основе комплекса биологических признаков. Описания онтогенезов разных видов деревьев восточноевропейских лесов опубликованы ранее (Диагнозы..., 1989; Романовский, 2001; Популяционные..., 2002).

В зависимости от вида дерева длительность онтогенетических состояний различна. В модели используются установленные соотношения между онтогенетическим состоянием и календарным возрастом и числом классов возраста для каждого вида деревьев в конкретных условиях.

Алгоритм оценки сукцессионного состояния насаждения основан, во-первых, на представлениях о соотношении возрастной и онтогенетической периодизации развития насаждения; во-вторых, на представлениях о ранне- и поздне-сукцессионных видах, т.е. о видах R и K-стратегий; в-третьих, на оценке в насаждении валежа разных стадий разложения.

В работе используется построенная на основе этих представлений схема сукцессионного развития насаждений из разных начальных состояний (рис. 5_9).

Схема основана на трех наиболее типичных начальных состояниях потенциально лесных территорий центра европейской России, на которых начинается восстановление и развитие насаждений. Первые два начальных состояния: после верхового пожара и после распашки сходны в том отношении, что здесь отсутствуют какие-либо фрагменты предшествующих насаждений и предшествующего напочвенного покрова, а темпы внедрения лесных видов разных жизненных форм определяются как дальностью источников семян (Удра, 1990), так и пригодностью экотопов для внедряющихся видов. Третье начальное состояние – сплошная рубка, где сохранность лесной растительности и почв обычно значительно выше, чем в предыдущих состояниях (Деградация..., 1991; Восточноевропейские..., 2004).

Схема сукцессионного развития насаждений (рис. 5_9) построена для варианта спонтанного развития – автогенная сукцессия по Ю. Одуму (1975), которое представляется эталоном, позволяющим оценить максимальные возможности насаждения в отношении видового разнообразия и продуктивности. Выявление основных механизмов спонтанного развития позволяет совершенствовать способы экологически ориентированного природопользования: максимально возможное сохранение биоразнообразия в сочетании с наиболее рентабельным лесовыращиванием.

Моделирование сукцессионной динамики насаждений Варзенгского лесничества проведено по типу вторичной автогенной послерубочной сукцессии – спонтанного (естественного, без внешних воздействий) развития насаждений. При этом за начальное состояние принят вариант ($7.R_0$), который соответствует чистым насаждениям видов R-стратегии: сосны, березы, осины или их различными сочетаниями в зависимости от типа лесорастительных условий.

Все предполагаемые варианты дальнейшего развития этого насаждения ($7.R_0$) отражены на рис. 5_9.

На основе разработанного алгоритма было определено современное сукцессионное состояние насаждений в пределах моделируемого массива лесов

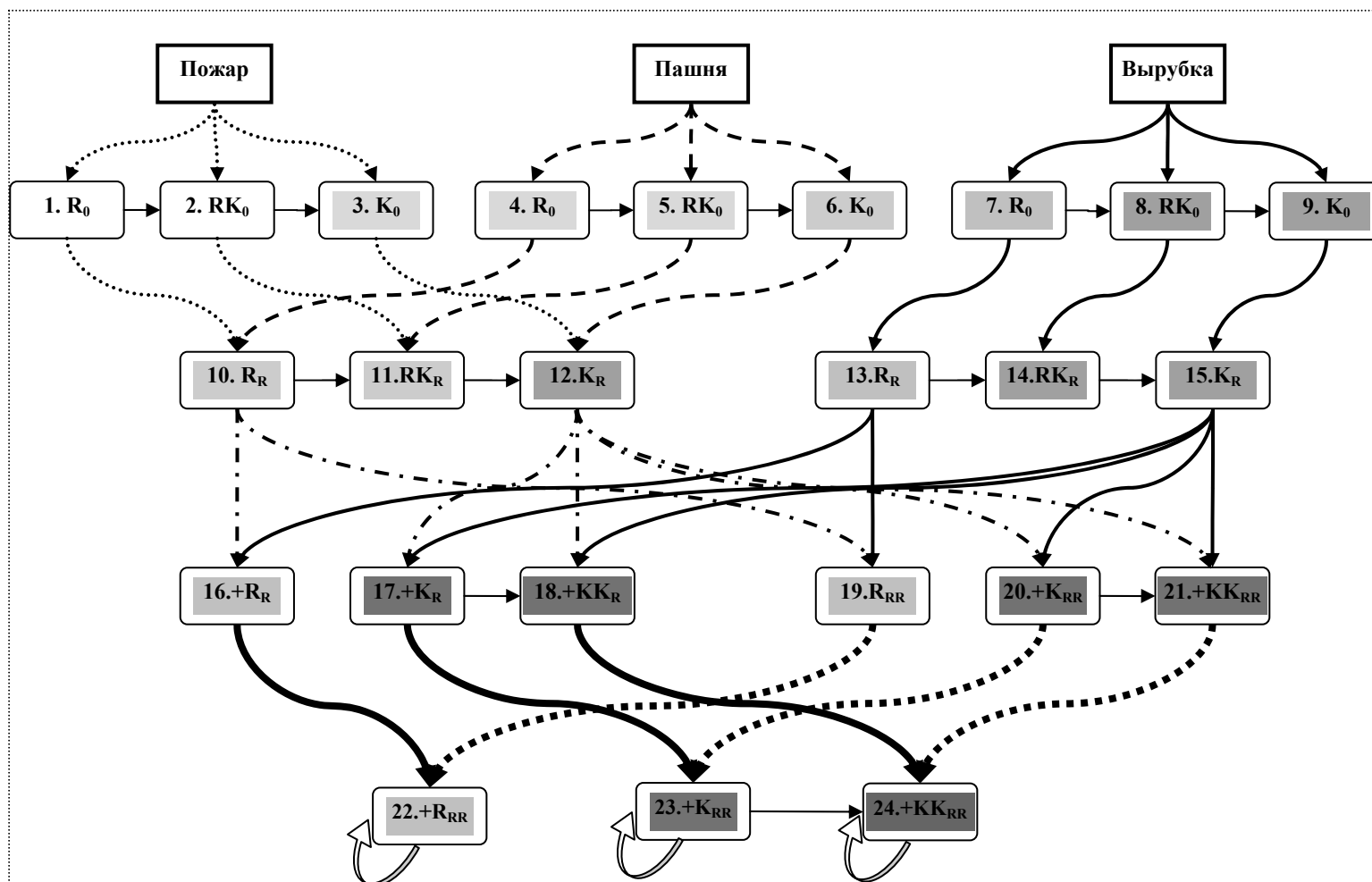


Рис. 5_9. Основные направления сукцессионной динамики лесных насаждений при разных начальных состояниях. R -раннесукцессионные виды, K -позднесукцессионные виды. R_0 и K_0 - одновозрастные насаждения, R_R и K_R - разновозрастные насаждения, R_{RR} и K_{RR} абсолютно разновозрастные насаждения; $+R_R$, $+R_{RR}$ и $+K_R$, $+K_{RR}$ насаждения с валежом всех пяти стадий разложения. Стрелки разного типа нарисованы для пояснения возможных путей развития.

Варзенгского лесничества (табл. 5_4). Из таблицы 5_4 видно, что оно может быть оценено набором из шести вариантов, причем заметное участие в насаждении (более половины) принимает только **8.RK₀**, в меньшей степени представлены состояния **7.R₀** и **14.RK_R**. По таким признакам, как одновозрастность, доминирование или содоминирование R-видов и отсутствие валежа их состояние может быть оценено как раннесукцессионное (для **7.R₀** и **8.RK₀**) и как переходное от ранне- к среднесукцессионному (для **14.RK_R**) в связи с тем, что насаждение имеет разряд разновозрастного. Из проведенных вычислений видно (табл. 5_4), что большая часть лесного массива находится на ранней стадии сукцессии. В соответствии с проведенным ранее анализом, большую часть территории занимают сообщества мелколиственной мелкотравно-неморально-бореальной группы типов леса.

Модельный эксперимент показал, что через 500 лет естественного развития произошли весьма существенные изменения в сукцессионном состоянии насаждений лесного массива Чухломского лесхоза (табл. 5_5). Во-первых, число вариантов сукцессионного состояния насаждений увеличилось с 6 (табл. 5_4) до 8 (табл. 5_5). Во-вторых, очень сильно сократилась доля насаждений с раннесукцессионными видами, особенно одновозрастными, и смешанных одновозрастных насаждений с ранне- и позднесукцессионными видами. В то же время сильно возросла доля насаждений с позднесукцессионными видами – елью европейской и липой сердцевидной (рис. 5_10), причем не только одновозрастных, но и в большей степени разновозрастных (**15.K_R**), и абсолютно разновозрастных (**20.+K_{RR}**). Из проведенных вычислений видно, что большая часть массива находится на средней стадии сукцессии. Натурными исследованиями одновозрастные насаждения видов К-стратегии описаны сообществами темнохвойной мелкотравно-зеленомошно-бореальной группы типов леса; разновозрастные представлены сообществами темнохвойной мелкотравно-неморально-бореальной группы типов леса.

Через 1000 лет моделирования практически не осталось насаждений с раннесукцессионными видами и одновозрастных насаждений из позднесукцессионных видов. Практически весь массив занимают разновозрастные (**18.+KK_R**) и абсолютно разновозрастные (**23.+K_{RR}**) насаждения (табл. 5_6) ели европейской

Таблица 5_4

Исходное сукцессионное состояние насаждений Варзенгского лесничества Кологривского лесхоза
Костромской области и частота переходов из одного сукцессионного состояния (СС)
в другое для начального состояния насаждения

СС	Доля в СС на начало шага	Частота перехода за 5 лет в СС:														
		7.R ₀	8.RK ₀	9.K ₀	13.R _R	14.RK _R	15.K _R	16.+R _R	17.+K _R	18.+K _{KR}	19.R _{RR}	20.+K _R	21.+K _{KRR}	22.+R _R	23.+K _R	24.+K _{KRR}
7.R ₀	0,16	0,98	0,008		0,01											
8.RK ₀	0,66	0,09	0,85	0,06		0,0006										
9.K ₀	0,02			1												
13.R _R	0,03				1											
14.RK _R	0,13	0,007	0,36	0,04	0,02	0,57	0,007									
15.K _R	0,04			0,45			0,55									
16.+R _R	0															
17.+K _R	0															
18.+KK _R	0															
19.R _{RR}	0															
20.+K _{RR}	0															
21.+KK _{RR}	0															
22.+R _{RR}	0															
23.+K _{RR}	0															
24.+KK _{RR}	0															
Доля в СС на конец шага		0,22	0,61	0,06	0,03	0,07	0,003	0	0	0	0	0	0	0	0	0

В пределах серого квадрата сосредоточено 99% насаждений

Таблица 5_5

Сукцессионное состояние насаждений Варзенгского лесничества Кологривского лесхоза Костромской области
через 500 лет естественного развития и частота переходов из одного сукцессионного состояния (СС)
в другое за 5 лет развития насаждения

СС	Доля в СС на начало шага	Частота перехода за 5 лет в СС:														
		7.R ₀	8.RK ₀	9.K ₀	13.R _R	14.RK _R	15.K _R	16.+R _R	17.+K _R	18.+KK _R	19.R _{RR}	20.+K _{RR}	21.+KK _{RR}	22.+R _{RR}	23.+K _{RR}	24.+KK _{RR}
7.R ₀	0,006	0,94			0,06											
8.RK ₀	0,00															
9.K ₀	0,08			0,77			0,2			0,02		0,01				
13.R _R	0,009	0,04			0,82			0,04				0,1				
14.RK _R	0,0039		0,1			0,69			0,1			0,1				
15.K _R	0,55			0,04			0,78			0,04		0,13	0,005		0,002	0,002
16.+R _R	0,00															
17.+K _R	0,00															
18.+KK _R	0,00															
19.R _{RR}	0,0004										0,0004					
20.+K _{RR}	0,33			0,003	0,003	0,001	0,21			0,004		0,76	0,003		0,02	
21.+KK _{RR}	0,02						0,14					0,05	0,8			0,02
22.+R _{RR}	0,00															
23.+K _{RR}	0,00															
24.+KK _{RR}	0,00															
Доля в СС на конец шага		0,006	0,00	0,09	0,009	0,0031	0,52	0,00	0,00	0,00	0,0004	0,32	0,02	0,00	0,00	0,00

В пределах серого квадрата сосредоточено 88% насаждений

Таблица 5_6

Сукцессионное состояние насаждений Варзенгского лесничества Кологривского лесхоза Костромской области
через 1000 лет естественного развития и частота переходов из одного сукцессионного состояния (СС)
в другое за 5 лет развития насаждения

СС	Доля в СС на начало шага	Частота перехода за 5 лет в СС:														
		7.R ₀	8.RK ₀	9.K ₀	13.R _R	14.RK _R	15.K _R	16.+R _R	17.+K _R	18.+KK _R	19.R _{RR}	20.+K _{RR}	21.+KK _{RR}	22.+R _{RR}	23.+K _{RR}	24.+KK _{RR}
7.R ₀	0,007	0,007														
8.RK ₀	0															
9.K ₀	0,06	0,006		0,7			0,19			0,03		0,04			0,006	
13.R _R	0															
14.RK _R	0,0004					0,0004										
15.K _R	0,02			0,16						0,69					0,16	
16.+R _R	0,004	0,1						0,68							0,23	
17.+K _R	0															
18.+KK _R	0,45			0,03						0,72					0,25	0,01
19.R _{RR}	0															
20.+K _{RR}	0,003			0,13						0,3					0,6	
21.+KK _{RR}	0															
22.+R _{RR}	0,0004													0,0004		
23.+K _{RR}	0,43			0,005					0,0009	0,22					0,77	0,004
24.+KK _{RR}	0,02									0,18						0,82
Доля в СС на конец шага		0,008	0	0,06	0	0,0004	0,012	0,0027	0	0,44	0	0,003	0	0,0004	0,45	0,02

В пределах серого квадрата сосредоточен 91% насаждений

сердцевидной с валежом всех стадий разложения (рис. 5_11). Таким образом, большая часть массива представлена позднесукцессионными и квазисубклимаксовыми сообществами широколиственно-темнохвойной неморально-бореальной и широколиственно-темнохвойной высокотравной неморально-бореальной групп типов леса, которые в настоящее время занимают лишь небольшие участки.

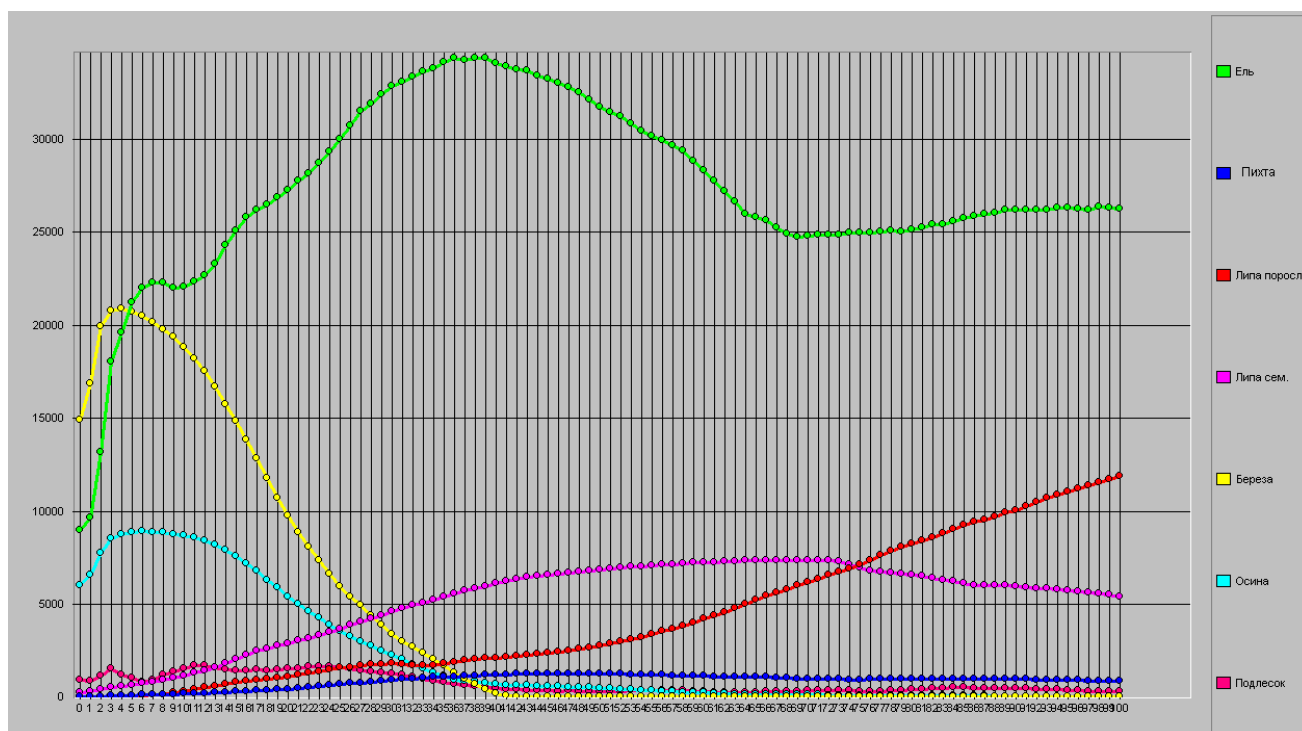


Рис. 5_10. Изменение площадей древостоев (га) Варзенгского лесничества по видам деревьев с 0 по 100 шаг моделирования (0 – 500 лет) при естественном развитии. Ось абсцисс – шаги моделирования, ось ординат – гектары.

Проведенный модельный эксперимент подтверждает предположения, сделанные на основе натурных исследований растительности и почв южной тайги, о том, что устойчивое состояние насаждения может быть достигнуто в результате последовательной смены нескольких поколений позднесукцессионных видов (Восточноевропейские..., 2004). Восстановление природных позиций пихты сибирской при столь малом участии ее в лесном массиве естественным путем практически невозможно (рис. 5_11).

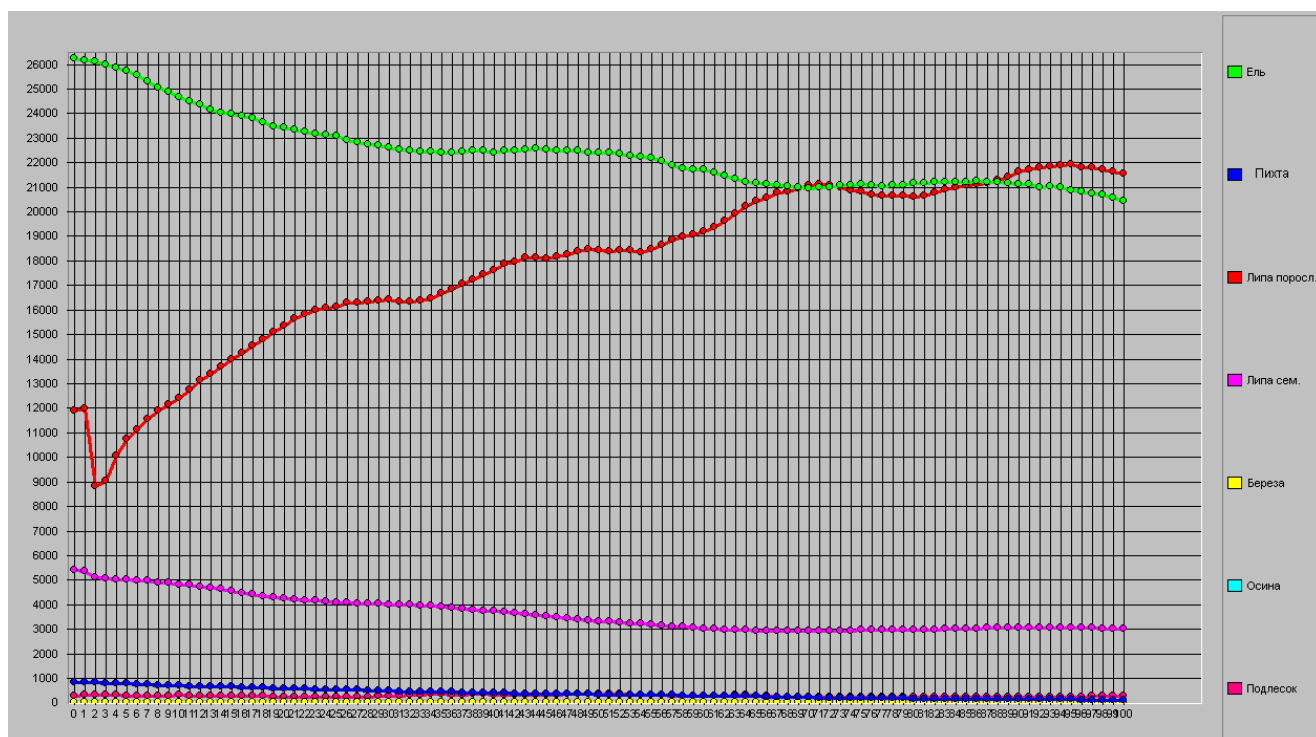


Рис. 5_11. Изменение площадей древостоев (га) Варзенгского лесничества по видам деревьев с 100 по 200 шаг моделирования (500 – 1000 лет) при естественном развитии. Ось абсцисс – шаги моделирования, ось ординат – гектары.

ВЫВОДЫ

1. Обобщение историко-архивных и литературных данных показало, что в исследованном регионе до начала антропогенных преобразований доминирующее положение в лесном покрове занимали зональные широколиственно-хвойные леса. В результате традиционного подсечно-огневого земледелия, антропогенно инициированных пожаров и рубок разного типа эти леса были почти полностью уничтожены и сохранились только в рефугиумах биологического разнообразия, требующих тщательного изучения и особой охраны.
2. Разнообразие лесных сообществ востока Костромской области объединено в три сукцессионных ряда: 1 – сосновые леса с елью бореальные на песчаных и супесчаных отложениях, пирогенные, 2 – мелколиственно-еловые неморально-бореальные леса на суглинистых отложениях, после сплошных рубок, 3 – мелколиственно-еловые леса с пихтой и широколиственными видами деревьев неморально-бореальные на суглинистых отложениях, после выборочных рубок. На начальных и средних этапах сукцессий состав и структуру сообществ в основном определяют условия экотопа (положение в рельефе и поверхностные отложения) и антропогенные воздействия, на поздних стадиях – средопреобразующее воздействие биоты.
3. Явно выраженная зависимость между растительностью, почвами и особенностями экотопов поздне-сукцессионных сообществ отсутствует. При длительном отсутствии нарушений абиотические условия не препятствуют формированию широколиственно-темнохвойных высокотравных неморально-бореальных лесов в разных экотопических условиях Кологривского ключевого участка. Основной фактор, откладывающий восстановление сообществ на неопределенное время, – способ и степень преобразования территории предшествующими хозяйственными воздействиями, определившими отсутствие диаспор ключевых видов и деградацию экотопов.
4. Модельный эксперимент показал, что через 1000 лет естественного развития лесов преобладающая часть площади ключевого участка будет занята разновозрастными и абсолютно разновозрастными насаждениями ели европейской и

липы сердцевидной с валежом всех стадий разложения. Таким образом, за 1000 лет спонтанного развития могут быть восстановлены широколиственно-хвойные липово-еловые леса. Восстановление природных позиций пихты сибирской естественным путем практически невозможно.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Абатуров А.В. Из истории лесов Подмосковья // Динамика хвойных лесов Подмосковья. – М.: Наука, 2000. – С. 22-32.
2. Абатуров А.В., Кочевая О.В., Янгутов А.И. 150 лет Лосиноостровской лесной даче. Из истории национального парка «Лосиный остров». – М.: Аслан, 1997. – 228 с.
3. Александрова В.Д. Геоботаническое районирование Нечерноземья Европейской части РСФСР. – Л., 1989. – 61 с.
4. Александрова В.Д. Динамика растительного покрова // Полевая геоботаника. – 1964. – Т. 3. – С. 300-402.
5. Алехин В.В. Растительность СССР в основных зонах. – 2-е (испр. и доп.) изд. – М.: Сов. наука, 1951. – 512 с.
6. Антипов А.Н., Федоров В.Н. Ландшафтно-гидрологическая организация территории. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2000. – 254 с.
7. Ареалы деревьев и кустарников СССР. // Соколов С.Я., О.И. Связева, В.А. Кубли. Л.: Наука, 1977-1986. – 1977. т. 1. – 163 с.; - 1980. т. 2. – 142 с.; - 1986. т. 3. – 179 с.
8. Арнольд Ф.К. Русский лес. – СПб.: Изд-во А.Д. Маркса, 1891. – Т. 2. Ч. 1. – 705 с.
9. Атлас Костромской области. – М.: Изд-во ГУГК СССР. 1975. – 32 с.
10. Атлас малонарушенных лесных территорий России / Д.Е. Аксенов, Д.В. Добрынин, М.Ю. Дубинин и др. – М.: Изд-во МСоЭС; Вашингтон: Изд. World Resources Inst., 2003. – 186 с.
11. Белозеров П.И. Изучение растительности и флоры Костромской области в прошлом и в настоящее время // Учен. зап. Костромск. пед. ин-та. Биол. науки. – Ярославль, 1965. – Вып. 11. – С. 13-26.
12. Белозеров П.И. Изменение флоры и растительности Костромской области за последние 50 лет // Бот. журн. – 1966. – Т. 51. № 9. – С. 1341-1344.

13. Биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия / О.И. Евстигнеев, В.Н. Коротков, К.В. Беляков и др. Под ред. О.В. Смирновой. – Брянск, 1999. – 176 с.
14. Бобровский М.В. Сравнительный анализ влияния традиционных систем земледелия (подсека, перелог, трехполье) на почвенный покров Центральной России // Экология и почвы. Избранные лекции X Всероссийской школы. Том IV. – Пушкино: ОНТИ ПНЦ РАН, 2001. – С. 136 – 145.
15. Бобровский М.В. Козельские засеки: (Эколого-исторический очерк). – Калуга: Изд-во Н. Бочкаревой, 2002. – 92 с.
16. Бобровский М.В. Лесные почвы: биотические и антропогенные факторы формирования // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность – М.: Наука. 2004. Кн.1. – С. 381-427.
17. Богданова Д.Л. Особенности растительного покрова долин малых рек северо-востока Костромской области // Материалы докладов пятнадцатой Коми республиканской молодежной научной конференции (в 2-х томах), Т. II: Одиннадцатая молодежная научная конференция Института биологии Коми НЦ УРО РАН «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 19-23 апреля 2004 г.). – Сыктывкар, 2004а. – С. 33-34.
18. Богданова Д.Л. Оценка биоразнообразия растительного покрова долин малых рек северо-востока Костромской области // Материалы VIII Молодежной конференции ботаников в Санкт-Петербурге (17-21 мая 2004 года). – СПб., СПГУТД, 2004б. – С. 157-158.
19. Борсук О.А., Симонов Ю.Г. Морфосистемы, их устройство и функционирование // Вопр. геогр. – Сб. 104. 1977. – С. 170-178.
20. Браславская Т.Ю., Тихонова Е.В. Оценка биоразнообразия южно-таежных лесов (на примере северо-востока Костромской области // Лесоведение. – 2006. – № 2. – С. 34-50.
21. Булдаков К.А. Костромской край: учеб. Пособие по истории для 7-8 классов. – Ярославль: Верх.-Волж. кн. изд-во, 1992. – 96 с.
22. Вакуров А.Д. Лесные пожары на севере. – М.: Наука, 1975. – 100 с.

23. Васильев Я.Я. Взаимоотношения пихты и ели в Европейской части СССР // Сов. Ботаника. – 1935. – № 2. – С. 68-74.
24. Васильевская В.Д. Почвы южнотаежного Заволжья в пределах Костромской области // Структура и динамика экосистем южнотаежного Заволжья. – М., 1989. – С. 5-35.
25. Васильевская В.Д., Иванов В.В., Тимошенко Е.Е. Особенности подзолистых почв южнотаежного Заволжья // Тезисы докладов III съезда Докучаевского общества почвоведов (11-15 июля 2000 г., Суздаль). – М.: Почв. ин-т им. В.В. Докучаева РАСХН, 2000. кн. 3. – С. 18-19.
26. Восточноевропейские широколиственные леса / Под ред. О.В. Смирновой – М.: Наука. – 1994. – 364 с.
27. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Под. ред. Смирновой О.В. – М.: Наука, 2004. Кн.1. – 479 с., Кн. 2. – 575 с.
28. География почв и почвенное районирование Центрального экономического района. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1972. – 468 с.
29. Геологическая карта СССР (Карта четвертичных отложений) 1:200 000. листы 0-38-VIII, 0-38-XV. – М.: Всесоюзный аэрогеологический трест, Министерство геологии СССР, 1973.
30. Геоморфолого-неотектоническое районирование Нечерноземья / В.И. Бабак, В.И. Башилов, Е.А. Гаврюшкова и др. // Почвенно-геологические условия Нечерноземья. – М.: Изд-во МГУ, 1984. – С. 41-78.
31. Герасимова М.И., Губин С.В., Шоба С.А. Микроморфология почв природных зон СССР. – Пущино: ОНТИ ПНЦ РАН, 1992. – 215 с.
32. Глазовская М.А., Геннадиев А.Н. География почв с основами почвоведения: Учеб. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1995. – 400 с.
33. Государственная почвенная карта 1:1 000 000. Лист О-38 «Горький». – М.: Изд-во ГУГК СССР, 1953.
34. Готье Ю.В. Замосковский край в XVII веке. Опыт исследования по истории экономического быта Московской Руси. – М.: Соцэкгиз, 1937. – 410 с.
35. Громцев А.Н. Пожарный режим в спонтанных лесах ландшафтов северо-запада тайги // Экология. – 1993. – № 3. – С.22-26.

36. Гуман В.В. К биологии пихты сибирской. // Изв. Петроградск. лесн. ин-та. – 1917. – Вып. 31. – С. 26-31.
37. Деградация и восстановление лесных почв. – М.: Наука. 1991. – 281 с.
38. Джонгман Р.Г.Г., Тер Браак С.Дж.Ф., Ван Тонгерен О.Ф.Р. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. – М., 1999. – 305 с.
39. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений, деревья и кустарники. Методические разработки. – М.: Прометей. – 1989. – 104 с.
40. Длатовский (Дло(я)товский А.А.?) Взгляд на состояние лесов в Костромской губернии // Лесной журнал. – 1840. – Ч. 3. Кн. 1. – С. 8-30.
41. Дудин В.А. История костромских лесов. – Кострома: ДиАр, 2000. – 256 с.
42. Дылис Н.В. Лиственница. – М.: Лесн. пром-ть, 1981. – 96 с.
43. Дылис Н.В., Прокуронов И.Б. О структуре коренного типа елового леса южной тайги // Кологривский лес (экологические исследования). – М.: Наука, 1986 – С. 6-22.
44. Дюбюк Е. Ф. Леса и лесное хозяйство Костромской губернии. Ч. 1 // Материалы для оценки земель Костромской губ. – Кострома, 1912. – Т. 13. Вып. 1. – 215 с.
45. Дюбюк Е.Ф. Леса, лесное хозяйство и лесная промышленность Костромской губернии // Труды Костромского научного общества по изучению местного края. Второй лесной сборник. – Кострома, 1918. – Вып. 10. – С. 3-164.
46. Дюбюк Е.Ф. Леса и лесной хозяйство Костромской губернии. Хозяйство в казенных лесах // Материалы по статистике Костромской губернии. – Кострома, 1920. – Т. 13. Ч. 3. Вып. 2. – 52 с.
47. Елина Г.А., Лебедева Р.М. Голоценовая динамика ландшафтных зон Северо-Запада Европейской части СССР // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. – М.: Наука. 1982. – С. 148-154.
48. Жадовский А.Е. Ботанические исследования в Костромской губернии летом 1913 года // Тр. Костромск. науч. о-ва по изуч. местного края. – Кострома, 1914. – Вып. 2. – С. 1-100.
49. Жадовский А.Е. К флоре Ветлужского края. Отчет о ботанических экскурсиях летом 1914 года // Тр. Костромского научного общества по изучению местного края. – Кострома, 1915. Вып. 4. – С. 13-62.

50. Жадовский А. Е. Растительность Костромской губернии // Тр. по установлению губерн., уезд. и волост. границ по экономич. признакам. – Кострома, 1920. – Вып. 4. – С. 3-18.
51. Жилкин Б.Д. Лубенское учебно-опытное лесничество Татарской республики. – Казань, 1928. – 252 с.
52. Зарубин П. Н. Заметки о Варнавинском уезде // Русский вестник. – 1856. – Т. 5. Кн. 1. – С. 27-48.
53. Заугольнова Л.Б. Малый речной бассейн как ландшафтная единица для мониторинга биоразнообразия растительных сообществ / Мониторинг биоразнообразия. – М., 1997. – С. 133-139.
54. Заугольнова Л.Б. Современные представления о структуре растительного покрова: концепция иерархического континуума // Успехи совр. биол. 1999. – Т.119. №3. – С. 115-127.
55. Заугольнова Л.Б. Структура лесных катен в полосе неморально-бореальных лесов // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. – М.: Наука, 2004. Т. 2. – С. 89-107.
56. Заугольнова Л.Б., Есипова Е.С. Влияние экологических факторов и фитоценотической обстановки на видовое разнообразие в лесной фитокамене // Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках европейской России. – М.: Научный мир, 2000. – С.76-87.
57. Заугольнова Л.Б., Морозова О.В. Распространение и классификация неморально-бореальных лесов // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. – М.: Наука. 2004а. Кн. 2. – С. 13-61.
58. Заугольнова Л.Б., Морозова О.В. Классификация и характеристика сообществ бореальных лесов // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. – М.: Наука, 2004б. Кн. 2. – С. 298-330.
59. Заугольнова Л.Б., Морозова О.В. Типология и классификация лесов Европейской России: методологические подходы и возможности их реализации // Лесоведение. – 2006. – № 1. – С. 34-48.

60. Заугольнова Л.Б., Платонова Е.А. Анализ лесных катен для выявления их функциональной организации // Методы полевых и лабораторных исследований растений и растительного покрова. Петрозаводск, 2001. С. 199-210.
61. Зозулин Г.М. Исторические свиты растительности Европейской части СССР // Бот. журн. – 1973. – Т. 58. № 8. – С. 1081-1092.
62. Зональные типы биомов России: Антропогенные нарушения и естественные процессы восстановления экологического потенциала ландшафтов. Коллектив авторов. Под редакцией докт. географ. наук, проф. К.М. Петрова. – СПб, 2003. – 246 с.
63. Зонн С.В. Краткие методические указания к изучению почв при лесотипологических исследованиях // Методические указания к изучению типов леса. – М.: Изд-во АН СССР, 1957. – С. 76-104.
64. Иваненко Б. И. Лесорастительное районирование Костромской области // Рубки и восстановление хозяйственно ценных хвойных пород в южнотаежной подзоне европейской части РСФСР: Сборник научн. трудов Костромской лесной опытной станции. – М.: Гос. комитет лесн. хоз-ва Совмина СССР, ВНИИ лесоводства и механизации лесн. хоз-ва, 1973. – С. 21-32.
65. Информационно-аналитическая система для оценки сукцессионного состояния лесных сообществ / Л.Б. Заугольнова, Л.Г. Ханина, А.С. Комаров и др. – Пушкино: Пушкинский научн. центр. – 1995. – 50 с.
66. Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология. – СПб.: Изд. СПбГУ, 1999. – 315 с.
67. Исаченко А.Г. Ландшафтоведение и физико-географическое районирование. – М., Высшая школа, 1991. – 366 с.
68. Исаченко А.Г., Резников А.И. Динамика ландшафтов северо-восточной тайги в европейской России, 1996.
69. Исполатов Е.И. Кустарниковая пихта Удорского края // Изв. Бот. сада. – 1931. – Т. 30. В. 5-6. – С.16-21.
70. Караваева Н.А., Жариков С.Н., Кончин А.С. Пахотные почвы Нечерноземья: процессно-эволюционный подход к изучению // Почвоведение. – 1985. – № 11. – С. 114 – 125.

71. Катенин А.Е. Классификация неоднородных территориальных единиц растительного покрова на примере растительности тундровой зоны // Бот. журн. – 1988. – Т.73. №2. – С.186-197.
72. Квещинский В. О типах лесонасаждений в Изосимовской Нагорной и Заречной дачах Кологривского уезда Костромской губернии // Труды Костромского научного общества по изучению местного края. – Кострома, 1917. – Вып. 6. – С. 85-108.
73. Кологривский лес: (Экологические исследования). – М.: Наука, 1986. – 126 с.
74. Коломыц Э.Г. Бореальный экотон и географическая зональность: атлас-монография. – М., Наука, 2005. – 390 с.
75. Коренные темнохвойные леса южной тайги (резерват «Кологривский лес») / Ю.Д. Абатуров, А.В. Письмеров, А.Н. Орлов и др. / Под. ред. А.В. Письмерова – М.: Наука, 1988. – 220 с.
76. Коротков В.Н. Новая парадигма в лесной экологии // Биологические науки. – 1991. – № 8. – С.7-20.
77. Коротков В.Н. Природно-исторический заповедник-леспаркхоз Горки // Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках европейской России. – М.: Научный мир, 2000а. – С. 46-72.
78. Коротков В.Н. Таксационная характеристика лесных насаждений как отражение истории природопользования // Мониторинг состояния природно-культурных комплексов Подмосковья. - М.: ВНИИЦлесресурс, 2000б. - С. 93-101.
79. Корчагин А.А. Происхождение «пихтового стланца» темнохвойных лесов северо-востока европейской части СССР // Сов. Бот. – 1936. – № 5. – С. 49-53.
80. Корчагин А.А. К вопросу о взаимоотношении между елью и пихтой // Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. – Л., 1940. – Т. 68. Вып. 3. – С. 196-203.
81. Корчагин А.А. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожара на европейском Севере // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3 (Геоботаника). Вып. 9. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – С. 75-149.
82. Костромская область. Топографическая карта. Масштаб 1:200 000. – М.: 439-я центр. эксперим. военно-картограф. ф-ка им.В.К.Дунаева, 1997.

83. Крживоблоцкий Я.С. Материалы для географии и статистики России, собранные офицерами Генерального штаба. Костромская губерния. – СПб., 1861. Т. 6. – 638 с.
84. Кулагина М.А. Влияние низового пожара на биогенную миграцию элементов питания в сосняке багульниково-брусничном // Эколого-фитоценотические особенности лесов Сибири. – Красноярск: Ин-т леса и древесины, 1982. – С. 24-37.
85. Кулешова Л.В., Коротков В.Н. Пожары в заповедниках Российской Федерации: многолетняя динамика и географические особенности // Антропогенные воздействия на природные комплексы заповедников. Проблемы заповедного дела. Вып. 9. – М.: Комиссия РАН по заповедному делу, 1998. – С. 4-37.
86. Курнаев С.Ф. Дробное лесорастительное районирование нечерноземного центра. – М.: Наука, 1982. – 120 с.
87. Кучкин В.А. Формирование государственной территории Северо-Восточной Руси в X – XIV вв. – М.: Наука, 1984. – 350 с.
88. Лавренко Е.М. Зональное и провинциальное ботанико-географическое разделение европейской части СССР // Известия ВГО. – 1976. – Т.108. Вып.6. – С. 469-483.
89. Ласточкин А.Н. Морфологическая основа систематики и картографирования контролируемых рельефом компонентов ландшафта // Изв. АН СССР. Сер. геогр. – 1991. – № 3. – С. 7-18.
90. Леса Костромской области: современное состояние и перспективы лесопользования: учебное пособие / В.В. Шутов, В.С. Сажин, А.Н. Новиков и др. / Под ред. В.В. Шутова – Кострома: Изд-во КГТУ, 2006. – 179 с.
91. Луговая Д.Л. Типологическая и сукцессионная характеристика лесных сообществ севера центральной части Костромской области // Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа-конференция. I часть. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. – С. 319-323.
92. Луговая Д.Л. Разнообразие растительных сообществ после пожаров и рубок в лесах Костромской области // Лесоведение, 2008. – № 4. – С. 34-43.

93. Максимович С.В. Почвенное районирование Костромской области // Рубки и восстановление хозяйственно-ценных хвойных пород в южнотаежной подзоне европейской части РСФСР: Сборник научн. трудов Костромской лесной опытной станции. – М.: Гос. комитет лесн. хоз-ва Совмина СССР, ВНИИ лесоводства и механизации лесн. хоз-ва, 1973. – С. 32-46.
94. Малые реки волжского бассейна. Под ред. Н.И. Алексеевского. – М.: Изд-во МГУ, 1998. – 234 с.
95. Масалев М.М. Физико-географическое положение и климат Костромской области // Природа Костромской области и ее охрана. – Ярославль: Верх.-Волж. кн. изд-во, 1973. – Вып.1. – С. 19-30.
96. Матренинский В. Леса Кологривского уезда в естественно-историческом отношении // Труды Костромского научного общества по изучению местного края. – Кострома, 1917. Вып. 6. – С. 165-332.
97. Материалы для оценки земель Костромской губерний. Определение доходности земельных угодий. Вып. 1. Запас и прирост лесных насаждений Костромской губернии. – Кострома, 1908. – 33 с.
98. Мейерович М.Г. Так начинался Ярославль. – Ярославль: Верх.-Волж. кн. изд-во, 1984. – 63 с.
99. Мелехов И.С. О взаимоотношениях между сосной и елью в связи с пожарами в лесах Европейского Севера СССР // Бот. журн. – 1944. – Т. 29. № 4. – С. 131-135.
100. Мелехов И.С. Леса севера Европейской части СССР // Леса СССР. Т 1. – М.: Наука, 1966. – С. 60-69.
101. Мелехов И.С., Корконосова Л.И., Чертовский В.Г. Руководство по изучению типов концентрированных вырубок. – М.: Наука, 1965. – 180 с.
102. Мильков Ф. Н. Воздействие рельефа на растительность и животный мир. (Биогеоморфологические очерки). — М.: Географгиз, 1953. — 164 с.
103. Мильков Ф.Н. Среднее Поволжье. Физико-географическое описание. – М.: Изд-во АН СССР. 1953. – 261 с.
104. Мильков Ф. И. Словарь справочник по физической географии. — М.: Географгиз, 1960. — 271 с.

105. Миндовский В. А. Древесные породы Костромского края // Тр. Костромск. науч. о-ва по изуч. местного края. – Кострома, 1924. Вып. 33. – С. 63-65.
106. Мирин Д.М. Комплексы фитоценозов в долинах ручьев // Ботан. журн. – 2003. - Т. 88. № 5. – С. 93-111.
107. Миркин Б.М. Вопросы динамики биогеоценозов речных пойм // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. – 1967. – Т.72. Вып. 2. – С.56-65.
108. Миркин Б.М. О типах эколого-ценотических стратегий у растений // Журн. общей биол. – 1983. – Т.44. № 5. – С.603-611.
109. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности. – 1998. Уфа: Гилем. – 413 с.
110. Миркин, Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. – М.: Наука. 1989. – 223 с.
111. Мониторинг биологического разнообразия лесов России: методология и методы / Отв. ред. А.С. Исаев. Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН. – М.: Наука, 2008. – 458 с.
112. Морозов Г.Ф. Учение о лесе / Избранные труды. Т.1. – М.: Лесная пром-ть, 1970. – 509 с.
113. Морозова О.В., Кожаринов А.В. Влияние исторических факторов на распределение видового богатства флоры Восточной Европы // Известия РАН. Серия геогр. – 2001. – №5. – С. 39-50.
114. Москвитин А.И. Четвертичные отложения и история формирования долины р. Волги в ее среднем течении. – М.: Изд-во АН СССР, 1958. – 210 с.
115. Немчинова А.В. Дифференциация лесных фитоценозов бассейна р. Понга на примере ландшафтов «Кологривского леса»: Автореф. дис...канд. биол. наук. – Сыктывкар, 2005. – 23 с.
116. Нешатаев Б.Н. Пихта сибирская на западной границе своего ареала // Бот. журн. – 1963. – Т. 48. № 1. – С. 96-98.
117. Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. – 1969. – Т. 54. № 7. – С. 1002-1014.
118. Объяснительная записка и проектные ведомости по Варзенгскому лесничеству. Лесоустройство 1997 г. Федеральная служба лесного хозяйства России.

Центральное государственное лесоустроительное предприятие
«Центрлеспроект», 2-я Московская лесоустроительная экспедиция.

119. Объяснительная записка и проектные ведомости по Варзенгскому лесничеству. Лесоустройство 1987 г. Министерство лесного хозяйства РСФСР. Костромское управление лесного хозяйства.
120. Объяснительная записка и проектные ведомости по Варзенгскому лесничеству. Лесоустройство 1977 г. Костромское управление лесного хозяйства. Брянская аэрофотолесоустроительная экспедиция Центрального лесоустроительного предприятия В/О «Леспроект».
121. Объяснительная записка и проектные ведомости по Кологривскому лесничеству. Лесоустройство 1954, 1965 г. Министерство лесного хозяйства РСФСР.
122. Одум Ю. Экология. – М.: Мир. 1975. – 740 с.
123. Опп Х. Некоторые отношения между структурой и процессами на катенах // География и природные ресурсы. – 1985. – № 2. – С. 132-135.
124. Организация, состав и генезис дерново-палево-подзолистой почвы на покровных суглинках. Аналитическое исследование / В.О. Таргульян, Г.А. Соколова, А.Г. Бирин и др. – М., 1974. – 109 с.
125. Орлов А.Я. Почвенно-экологические основы лесоводства в южной тайге. – М.: Наука, 1991. – 104 с.
126. Орлов А.Я., Абатуров Ю.Д., Письмеров А.В. Последний участок девственных еловых лесов южной тайги на Русской равнине // Лесоведение. – 1980. – № 4. – С. 38-45.
127. Особенности строения почв и почвенного покрова заказника «Кологривский лес» / О.А. Дворников, Л.О. Карпачевский, М.Н. Строганова и др. // Почвоведение. – 1987. – № 9. – С. 40-51.
128. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / Под ред. Л.Б.Заугольновой. – М.: Научный мир. 2000. – 185 с.
129. Палеогеография Северной Евразии в позднем голоцене-плейстоцене и географический прогноз. – М.: Наука, 1978. – 76 с.

130. Пианка Э. Эволюционная экология. – М.: Мир. 1981. – 399 с.
131. Письмеров А.В. Лесной резерват «Кологривский лес» // Природа Костромской области и ее охрана. – Ярославль: Верх.-Волж. кн. изд-во, 1987. – С. 7-10.
132. Письмеров А.В., Асанова В.К. Лесорастительное районирование Костромской области // Тез. докл. Первого всесоюз. совещ. по проблеме районирования лесного фонда СССР. – Красноярск: Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 1977. – С. 73-75.
133. Пономаренко Е.В. Методические подходы к анализу сукцессионных процессов в почвенном покрове // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. / Под ред. О.В.Смирновой, Е.С.Шапошникова. – СПб.: РБО, 1999. – С. 34–57.
134. Популяционные и фитоценотические методы анализа биоразнообразия растительного покрова / О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, Л.Г. Ханина и др. // Сохранение и восстановление биоразнообразия. Учебно-методическое издание. – М.: Изд-во НУМЦ. 2002. – С. 145-194.
135. Прилепский Н.Г. К истории ботанического изучения Костромской области (губернии): XVIII век – 20-е годы XX века // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 1992а. – Т. 97. Вып. 5. – С. 118-128.
136. Прилепский Н.Г. К истории ботанического изучения Костромской области: (с 20-х годов XX века до наших дней) // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 1992б. – Т. 97. Вып. 65. – С. 125-135.
137. Прилепский Н.Г. Растительный покров северо-востока Костромской области (бассейн р. Вохма): Автореф. дис...канд. биол. наук. – М., 1993. – 21 с.
138. Прилепский Н.Г., Карпухина Е.А. Флора северо-востока Костромской области (бассейн р. Вохмы) // Бюл. МОИП. Отд. Биол. – 1994. – Т. 99; Вып. 5. – С. 77-95.
139. Проблемы антропогенного почвообразования. Международная конференция 16 – 21 июня 1997 г. Т. 1 – 3. М.: Госсельхозакадемия, 1997. 458 с.
140. Работнов Т.А. Изучение ценологических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов растений // Бюл. МОИП. Отд Биол. – 1975. – Т.80. Вып. 2. – С. 5-17.

141. Развитие ландшафтов и климата Северной Евразии: поздний плейстоцен и голоцен, элементы прогноза. – М.: Наука, 1993. – 102 с.
142. Разумовский Ф.М. Костромской лес. – Кострома: Кн. изд-во, 1957. – 80 с.
143. Растительность Европейской части СССР. – Л.: Наука, 1980. – 420 с.
144. Редько Г.И., Бабич Н.А. Корабельный лес во славу флота российского. – Архангельск, 1993. – 93 с.
145. Реймерс Н.Ф. Природопользование. Словарь-справочник. – М.: Мысль, 1990. – 638 с.
146. Рельеф среды жизни человека (экологическая геоморфология) / Отв. ред. Э.А. Лихачева, Д.А. Тимофеев. – М.: Медиа-ПРЕСС, 2002. – 640 с.
147. Роде А.А. Генезис почв и современные процессы почвообразования. – М.: Наука. 1984. – 256 с.
148. Рожновский С. Кологривский уезд Костромской губернии // Сельское хозяйство и лесоводство. – 1867а. – Ч. 95. Кн. 2. – С. 343-364.
149. Рожновский С. О буреломном лесе в Костромской губернии // Сельское хозяйство и лесоводство. – 1867б. – Ч. 96. Кн. 2. – С. 395-413.
150. Рожновский С. Лесохозяйственные очерки Костромской губернии. // Лесн. журн. – 1872. – Вып. 1. – С. 1-16. Вып. 2. – С. 1-19.
151. Романовский А. М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (*Pinaceae*) в Брянском полесье // Бот. журн. – 2001. – № 8. – С. 72-85.
152. Рысин Л.П., Савельева Л.И. Еловые леса России. – М.: Наука, 2002. – 335 с.
153. Рычагов Г.И. Общая геоморфология. – М.: Изд-во МГУ. 2006. – 416 с.
154. Рябинин Е.А. Костромское Поволжье в эпоху средневековья. – Л.: Наука, 1986. – 160 с.
155. Сабуров Д.Н. Леса Пинеги. – Л.: Наука, 1972. – 173 с.
156. Самбук Ф.В. Ботанико-географический очерк долины р. Печоры // Тр. Ботанич. музея АН СССР. – 1930. – Вып. 22. – С. 49-145.
157. Санников С.Н. Лесные пожары как фактор преобразования структуры, возобновления и эволюции биогеоценозов // Экология. – 1981. – № 6. – С. 23-33.
158. Санников С.Н. Циклически эрозионно-пирогенная теория естественного возобновления сосны обыкновенной // Экология. – 1983. – № 1. – С. 10-20.

159. Санников С.Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. – М.: Наука, 1992. – 264 с.
160. Сапожников А.П. Роль огня в формировании лесных почв // Экология. – 1976. – №1. С. – 42-46.
161. Сведения о лесах Костромской губернии. // Газета лесоводства и охоты. – 1859. – № 10. – С. 109-118.
162. Селиверстов Ю.П. Пространственно-временная организация геоморфологических систем. – ЛГУ. 1990. – 291 с.
163. Селиверстов Ю.П. Морфология рельефа и геоморфологические катены // Морфология рельефа. – М. Науч. мир. 2004. – С. 11-19.
164. Сербина К.Н. Крестьянская железодельная промышленность северо-западной России XVI – первой половины XIX в. – Л.: Наука, 1971. – 263 с.
165. Славяне и их соседи в первой половине I тысячелетия н.э. // Археология СССР с древнейших времен до средневековья. Т. 13. – М.: Наука, 1982. – 303 с.
166. Смирнов В.Э., Ханина Л.Г. Методы анализа состояния растительного покрова // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. – М.: Наука. – 2004. Т. 1. – С. 290-313.
167. Смирнов В.Э., Ханина Л.Г., Бобровский М.В. Обоснование системы эколого-ценотических групп видов растений на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 2006. – Т. 111. № 1. – С. 36-47.
168. Смирнов И.А., Литвинова Е.М. Дубовые леса в XVIII веке на современной территории Новгородской области по архивным данным // Бот. журн. – 2001. – Т.86. № 9. – С. 90-95.
169. Смирнов Ю.В. Судиславль и его окрестности. – Судиславль: Костромское отделение фонда культуры РСФСР, 1992. – 138 с.
170. Смирнова А.Д. Типы еловых лесов Крайнего Севера Кировской области. Ч. 2 // Уч. зап. Горьк. ун-та. – 1954. – Вып. 25. – С. 191-226.
171. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. – М.: Наука. 1987. – 205 с.

172. Смирнова О.В. Методологические подходы и методы оценки климаксового и сукцессионного состояния лесных экосистем (на примере восточноевропейских лесов) // Лесоведение. – 2004. – № 3. – С. 15-27.
173. Смирнова О.В., Бобровский М.В. Онтогенез дерева и его отражение в структуре и динамике растительного и почвенного покрова // Экология. – 2001. – № 3. – С. 177-181.
174. Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. Сукцессионный статус старовозрастных темнохвойных лесов Европейской России // Успехи современной биологии. – 2006. – № 1. – С. 26-48.
175. Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г. Оценка потерь флористического разнообразия в лесной растительности (на примере заповедника «Калужские засеки») // Лесоведение. – 1997. – № 2. – С. 27-42.
176. Смирнова О.В., Турубанова С.А., Бобровский М.В., Коротков В.Н., Ханина Л.Г. Реконструкция истории лесного пояса Восточной Европы и проблема поддержания биологического разнообразия // Успехи современной биологии. – 2001. – Т. 121. № 2. – С. 144-159.
177. Смирнова О.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. Эколого-ценотические группы в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. – М.: Наука. 2004. Т. 1. – С. 165-175.
178. Солнцев Н.А. В чем различие между фацией и биоценозом // Вестн. Моск ун-та. Сер. геогр. – 1967. – № 2. – С. 144-145.
179. Солнцев Н.А. Учение о ландшафте (избр. труды). – М.: Изд-во Моск. ун-та. – 2001. – 384 с.
180. Состав, продуктивность и динамика еловых лесов Костромской области / Н.В. Рыжова, В.В. Шутов, С.И. Кожурин, В.И. Дудин и др. – Кострома: Изд-во КГТУ, 2003. – 129 с.
181. Сотникова С.И. Картографические документы генерального межевания как массовый источник // Массовые документы и проблемы архивоведения. Сборник научных трудов. – М.: Изд-во ВНИИДАД, 1986. – С. 93-109.

182. Сочава В.Б. Вопросы классификации растительности, типологии физико-географических фаций и биогеоценозов // Вопросы классификации растительности. Свердловск: Уральский филиал АН СССР. – 1961. – С. 5–22.
183. Спиридонов А.И. Краевые образования московского оледенения в центральных областях Русской равнины // Краевые образования материковых оледенений. (Сб. статей) – М.: Наука, 1972. – С. 94-100.
184. Спиридонов А.И. Геоморфология Европейской части СССР. – М.: Высшая школа, 1978. – 338 с.
185. Статистический справочник по районам Костромской губернии 1926-28 гг. – Кострома. Костр. губ. плановая комиссия, 1929. – 229 с.
186. Столповский А.П., Луговая Д.Л. Особенности почвенно-растительного покрова на северной границе смешанных лесов (север Костромской области) // Лесное почвоведение: Итоги, проблемы, перспективы. Тезисы докладов Международной научной конференции. Сыктывкар, 2007. – С. 59.
187. Стороженко В.Г. Датировка разложения крупных древесных остатков в лесах различных природных зон // Лесоведение. – 2001. – № 1. – С. 49-51.
188. Структура и динамика экосистем южнотаежного Заволжья. – М.: Наука, 1989. – 189 с.
189. Сукачев В.Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. – Л.: Гослестехиздат, 1934. – 614 с.
190. Сукачев В. Н. Основы теории биогеоценологии // Юбилейный сборник, посвященный 30-летию Великой Октябрьской социалистической революции. Ч. 2. – М.-Л., 1947. – С. 283-304.
191. Сукачев В. Н. Биогеоценоз как выражение взаимодействия живой и неживой природы на поверхности Земли: соотношение понятий «биогеоценоз», «экосистема», «географический ландшафт» и «фация» // Основы лесной биогеоценологии / под ред. В. Н. Сукачева, Н. В. Дылиса. – М.: Наука, 1964. – С. 5-49.
192. Сукачев В.Н. Избранные труды. Проблемы фитоценологии. – Л.: Наука. – 1975. Т.3. – 543 с.

193. Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. О.В.Смирновой, Е.С.Шапошникова. – СПб.: РБО, 1999. – 549 с.
194. Теории и методы физики почв / Под ред. Е.В. Шеина и Л.О. Карпачевского. – М.: «Гриф и К», 2007. – 616 с.
195. Тихонова Е.В. Структура лесного покрова водосборного бассейна малой реки в подзоне хвойно-широколиственных лесов центра Русской равнины: Автореф. дис...канд. биол. наук. – М., 2006. – 28 с.
196. Труды Костромского научного общества по изучению местного края. – Кострома. Вып. 1, 1914; Вып. 2, 1914; Вып. 4, 1915; Вып. 6, 1917; Вып. 10, 1918; Вып. 11, 1919; Вып. 16, 1920; Вып. 25, 1921; Вып. 27, 1921; Вып. 33, 1924.
197. Турков В.Г., Шлыков А.Н., Троицкий А.Г. Регуляция численности и состав естественного возобновления в первобытных пихтово-еловых лесах, как предпосылка смены кондоминантов в них // Информационные материалы Средне-Уральского горно-лесного биогеоценотического стационара. – Свердловск, 1977. – Ч. 2. – С. 25-29.
198. Турсина Т.В. Микроморфология естественных и антропогенных почв: Автореф. дис...док. биол. наук. – М., 1988. – 51 с.
199. Тюлина Л.Н. К фитосоциологии елового леса // Журн. Русск. бот. об-ва. – 1930. – Т. 15. Вып. 1-2. – С. 18-23.
200. Удра И.Ф. Расселение и миграция древесных растений в умеренном поясе Евразии. Науч. докл. на соис. уч. ст. д.б.н. М., 1990. 39 с.
201. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы – М.: Прогресс, 1980. – 196 с.
202. Физико-географическое районирование Нечерноземного Центра / Под ред. Н.А. Гвоздецкого и др. – М.: Изд-во МГУ, 1963. – 465 с.
203. Фирсова В.П., Ржанникова Г.К. Почвы южной тайги и хвойно-широколиственных лесов Урала и Зауралья // Тр. ин-та экологии растений и животных. – 1972. – Вып. 85. – С. 88-107.
204. Форст А. Типы насаждений Екатерининской дачи Ветлужского уезда. // Тр. Костр. научн. об-ва по изуч. местн. края. – Кострома, 1917. – Вып. 6. – С. 129-164.

205. Ханина Л.Г., Глухова Е.М., Шовкун М.М. Информационная система по сосудистым растениям Центральной России // Информационно-поисковые системы в зоологии и ботанике. Тр. междун. симп., 23-28 мая. – СПб., 1999. – С. 62-63.
206. Ханина Л.Г., Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Смирнов В.Э., Бобровский М.В. База данных «Флора сосудистых растений Центральной России». – 2001 (<http://www.impb.ru/pdf/ecg.xls>).
207. Ханина Л.Г., Смирнов В.Э., Бобровский М.В. Новый метод анализа лесной растительности с использованием многомерной статистики (на примере заповедника «Калужские засеки») // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2002. – Т. 107. № 1. – С. 40-48.
208. Хмелев К.Ф. История развития растительного покрова Центрального Черноземья в голоцене // Биол. науки. – 1979. – № 1 (181). – С. 57-67.
209. Холод С.С. Классификация фитокатен горных склонов Центральной Чукотки. Морфологический аспект // Ботан. журн. – 1991. - Т.76. № 9. - С.1239-1249.
210. Хорошев А.В., Немчинова А.В., Синицын М.Г., Авданин В.О. Ландшафтно-географические принципы проектирования сети особо охраняемых природных территорий Костромской области // Ландшафтоведение: теория, методы, региональные исследования, практика: Материалы XI Международной ландшафтной конференции / Ред. Коллегия: К.Н. Дьяконов (отв. ред.), Н.С. Касимов и др. – М.: Географический факультет МГУ, 2006. – С. 700-703.
211. Цветков М.А. Изменение лесистости Европейской России с конца XVIII столетия по 1914 год. – М.: Изд-во АН СССР, 1957. – 213 с.
212. Ценофонд лесов европейской России. – 2006 (<http://mfd.cepl.rssi.ru/flora>).
213. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. – М., 1983. – 196 с.
214. Чарнецкий В.М. Из Костромской губернии. Пределы распространения дуба // Русское лесное дело. – 1893. – № 12. – С. 559-561.
215. Чарнецкий В.М. Естественное лесовозобновление в казенных дачах Костромской губернии // Лесопромышленный вестник. – 1899. – № 30. – С. 373-375.

216. Чарнецкий В.М. Очерк истории выделения корабельных рощ из казенных дач в Костромской губернии // Очерки состояния Костромско-Ярославского управления земледелия и гос. имуществ. – Кострома. 1913. – Вып. 2. – С. 32-131.
217. Чарнецкий В.М. Границы распространения некоторых древесных пород в Костромской губернии // Тр. Костромск. научн. об-ва по изуч. местного края. – Кострома, 1914. – Вып. 1. – С. 146-147.
218. Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. – СПб: Мир и семья, 1995. – 990 с.
219. Черных Д.В. Ландшафтные катены как формы пространственной организации геосистем в горах // География и природные ресурсы. – 2002. – № 4. – С. 141-143.
220. Чудников Н.И. Влияние пожаров на возобновление лесов Урала. – Сельколхозгиз, 1931. 258 с.
221. Чумаченко С.И., Паленова М.М., Коротков В.Н. Прогноз динамики таксационных показателей лесных насаждений при разных сценариях ведения лесного хозяйства: модель динамики лесных насаждений FORRUS-S // Экология, мониторинг и рациональное природопользование / Научн. тр. – Вып. 314 (ФЦП «Интеграция»). – М.: МГУЛ, 2001. – С. 128-146.
222. Чумаченко С.И., Сысуев В.В., Паленова М.М., Бредихин М.А., Коротков В.Н. Моделирование динамики древостоев с учетом лесохозяйственного воздействия / Труды VII ежегодной конференция МАИБЛ. Устойчивое развитие бореальных лесов. – М. 1997. – С. 184-190.
223. Шахова М. Проведение столыпинской земельной реформы в Костромской губернии // Краеведческие записки. – Кострома, 1993. – Вып. 5. – С. 41-47.
224. Шиманюк А.П. Естественное возобновление в лиственнично-сосновых борах // Лесн. хоз. – 1950. – Вып. 6. С. 15-22.
225. Широков А.И. Экологические особенности, внутриценотическая структура и динамика пихтово-ельников липовых в условиях южной тайги низменного Заволжья: Автореф. дис...канд. биол. наук. – Нижний Новгород, 1998. – 16 с.

226. Экологические функции лесных почв в естественных и антропогенно нарушенных ландшафтах. Материалы международной научной конференции. – Петрозаводск: Институт леса КарНЦ РАН, 2005. – 345 с.
227. Энциклопедия лесного хозяйства: в 2-х томах. – М.: ВНИИЛМ, 2006. – Т. 1. – 424 с.
228. Яковлев Г.В. Возрастная структура древостоев южной тайги Европейской части СССР // Лесоведение. – 1983а. – № 5. – С. 33-40.
229. Яковлев Г.В. Особенности строения разновозрастных еловых древостоев южной тайги // Лесное хозяйство. – 1983б. – № 3. – С. 18-21.
230. Янчевский Э.Ф. О лиственнице в Костромской губернии // Лесопр. вестник. – 1899. – В. 3. – С.5-12.
231. Ярошенко А.Ю., Потапов П.В., Турубанова С.А. Малонарушенные лесные территории европейского Севера России. – М. Гринпис, 2001. – 75 с.
232. Ahti T., Hamet-Anti L., Jalas J. Vegetation zones and their section in northwestern Europe // Ann. Bot. Fenn. – 1968. – V. 5. – P. 69-211.
233. Chumachenko S. I., Korotkov V. N., Palenova M. M., Politov D.V. Simulation modelling of long-term stand dynamics at different scenarios of forest management for conifer - broad-leaved forests // Ecol. Modeling, Vol. 170, 2003. – P. 345-361.
234. Chumachenko S.I., Syssouev V.V., Palyonova M.M., Bredikhin M.A., Korotkov V.N. Imitation modeling of heterogeneous uneven-aged stands spatial dynamics taking into account silvicultural treatment. IUFRO Conference, Copenhagen, 1996. p. 484-492.
235. Clements F.E. Nature and structure of the climax //Journal of Ecology, 1936. Vol. 24 P. 254-282.
236. Connell J.H., Slatyer R.O. Mechanism of successions in natural communities and their role in community stability and organization // Amer. Nat. 1977. V. 111. P.1119-1144.
237. Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Gottingen, 1974. 97 s.
238. Forest succession: Concept and Application. Berlin, N.-Y.:Springer, 1981. 517 p.
239. Grime J.P.Plant strategies and vegetation processes. N.Y. 1979. 222p.
240. Harper J.L. Population biology of plants. NY: Acad. Press. 1977. 892 p.

241. Hurlbert, S.H. The non-concept of species diversity: a critique and alternative parameters / S.H.Hurlbert // Ecology. 1971. V. 52. P. 577-586.
242. Jongman R.H.G., C.J.F. ter Braak, and O.F.R. van Tongeren. Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press, Cambridge. 1995.
243. Landolt E. Okologische Zeigerwerte zur Sweizer Flora // Veroff. Geobot. Inst. ETH. Zurich. 1977. H. 64. S. 1-208.
244. Legendre L., Legendre P. Numerical ecology. Amsterdam: Elsevier Science BV. 1998. 853 p.
245. McCune B., Mefford M.J. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data. Version 3.20. MjM Software Design. Gleneden Beach, Oregon, USA. 1997. 126 p.
246. Milne G. Some suggested of classification and mapping particularly for East African Soils // Soil Research. 1935. V. 4, № 3. P. 183-198.
247. Noble L.R., Slatyer R.O. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances // Plant Ecology. 1980. Vol. 43, N 1-2. P. 5-21.
248. Olson D.M., Dinerstein E. The Global 200: A representation approach to conserving the Earth's most biologically valuable ecoregions // Conservation Biology. – 1998. – # 12. – P. 502-515.
249. Persson S. Ecological indicator values as an aid in the interpretation of ordination diagrams // J. Ecol. 1981. V. 69. P. 71-84.
250. Spurr H.S. Forest ecology. N.Y., The Ronald Press Co., 1964, 352 p.
251. Tansley A.G. The use and abuse of vegetation concept and terms // Ecology 1935. Vol 16 P. 284-307.
252. The mosaic-cycle concept of ecosystem. (ed Remmert H.) Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, N-Y. 1991. 168p.
253. Veber H.E., Moravec J., Theourillat D.-P. International code of phytosociological nomenclature. 3rd edition // J. Veget. Sci. 2000. Vol. 11, № 5. P. 739-768.
254. Vera F.W.M. Grazing ecology and forest history. Oxon-New York: CABI Publishing, 2000. 506 p.
255. Watt A.S. Pattern and process in plant communities // Journal of Ecology. 1947. V.35, N 1. P.1-22.

256. Westhoff, V. & Van der Maarel, E. The Braun-Blanquet approach. In: Classification of plant communities (ed. by R. H. Whittaker), 1978. pp. 287-399.
257. Whittaker R.H. Gradient analysis of vegetation // Biol.Revs. 1967. V.42. №2. P. 207-264.
258. Whittaker R.H. Evolution and measurement of species diversity // Taxon. 1972. V. 21, № 2-3. P. 213-251.

АРХИВНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

259. Атлас Кологривского уезда в 7-ми частях. М – 2 В. РГАДА. Фонд 1356. Опись 1. Ед. хр. 130-136/1629-1635.
260. Генеральный план Кологривского уезда. М – 1 В. 1788. РГАДА. Фонд 1356. Опись 1. Ед. хр. 125/1624.
261. Геометрическая карта Костромской губернии Кологривского уезда. М – 4 В. РГАДА. Фонд 1356. Опись 1. Ед. хр. 127/1626.
262. Кологривский уезд. Экономические примечания. Краткий табель. РГАДА. Фонд 1355. Опись 2. Ед. хр. 37/86.
263. Материалы Генерального и Специального межеваний по Костромской губернии. Кологривский уезд. Полевые записки. 1771-1797. РГАДА. Фонд 1315. Опись 1. Ч. 4. Ед. хр. 3141, 3864-13011.
264. Специальное межевание, XIX в. Экономические примечания 1929 г. Кологривский уезд (1773-1783 гг.). РГАДА. Фонд 1355. Опись 1. Ед хр. 517.