

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИХ И БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОБЛЕМ
ПОЧВОВЕДЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи



Грозовская Ирина Сергеевна

**ОЦЕНКА БИОМАССЫ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ
ГРУППИРОВОК ВИДОВ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА В
БОРЕАЛЬНЫХ ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСАХ**

Специальность 03.02.08 – экология (биология)

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
д.б.н., доцент М.В. Бобровский

Владимир 2014

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	9
1.1. Вертикальная и горизонтальная структура лесных экосистем	9
1.2. Понятие микрогруппировки как элемента пространственной структуры напочвенного покрова лесных экосистем	10
1.3. История изучения продуктивности лесных экосистем	14
1.4. Основные компоненты биологической продуктивности лесных экосистем и влияющие факторы	22
1.5. Методы определения первичной продукции напочвенного покрова лесных экосистем	33
1.6. Запасы фитомассы и продуктивность таежных еловых лесов	39
ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА И ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ ...	47
2.1. Физико-географические условия района исследования	47
2.2. Старовозрастные темнохвойные леса Костромской области	52
2.3. Объекты исследования	57
ГЛАВА 3. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	66
3.1. Методы сбора полевого материала по биомассе напочвенного покрова	66
3.2. Методы выделения микрогруппировок видов в напочвенном покрове исследованных типов леса	68
3.3. Методы анализа растительности	71
3.4. Методы статистической обработки полевых данных по биомассе	72
ГЛАВА 4. ТИПОЛОГИЯ И ОЦЕНКА БИОРАЗНООБРАЗИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ИССЛЕДОВАННЫХ ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ	74
4.1. Классификация растительных сообществ и ординация описаний	74
4.2. Оценка биоразнообразия растительности исследованных типов леса	79

ГЛАВА 5. ОЦЕНКА БИОМАССЫ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА В ИССЛЕДОВАННЫХ ТИПАХ ЛЕСА	83
5.1. Характеристика микрогруппировок видов, выделенных в напочвенном покрове исследованных типов леса	83
5.2. Биомасса вариантов микрогруппировок, выделенных по доминированию видов сосудистых растений	88
5.3. Биомасса микрогруппировок, выделенных по доминированию эколого- ценотических групп видов	93
5.4. Биомасса напочвенного покрова в исследованных типах леса	103
ГЛАВА 6. БАЗА ДАННЫХ «БИОМАССА» И ЕЕ АНАЛИЗ	107
6.1. Структура и содержание базы данных «Биомасса»	107
6.2. Анализ базы данных «Биомасса»	113
ВЫВОДЫ	121
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	123
ПРИЛОЖЕНИЕ	155

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Современный этап развития представлений о структурно-функциональной организации лесных экосистем предполагает необходимость учета всех его основных компонентов, в том числе напочвенного покрова, под которым будем понимать травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы лесного растительного сообщества. Напочвенный покров определяет реализацию множества экосистемных функций биоты (Лукина и др., 2008a; Orlova et al., 2013), является индикатором лесорастительных условий, регулятором микроклиматических и микробиологических процессов (Тужилкина, 2012), важным компонентом круговорота органического вещества в лесной экосистеме (Ремезова, 1964; Аткин, Аткина, 1984; Лукина и др., 2008a; Тужилкина, 2011, 2012); обладая высокой зольностью, он способствует повышению активности биологического круговорота веществ (Аткин, Аткина, 1984). Вместе с тем, нижние ярусы растительности, в отличие от древесного яруса, долгое время не учитывали при оценках общей депонирующей емкости лесов. В настоящее время ситуация изменилась в связи с осознанием важности этих компонентов для функционирования лесных экосистем, понимания механизмов изучения последствий глобальных процессов изменения климата, увеличения атмосферных азотных выпадений, изучения вопросов сохранения биоразнообразия, проблем устойчивости наземных экосистем к катастрофическим природным и антропогенным нарушениям (Bakkenes et al., 2006; Мониторинг..., 2008; Bobbink et al., 2010; De Vries et al., 2010; Смирнова и др., 2011).

В связи с перечисленными задачами, особенно актуальными становятся вопросы учета вклада напочвенного покрова при моделировании динамики лесных экосистем. В отличие от древостоя, напочвенный покров включает достаточно большое число видов растений, поэтому для моделирования его динамики необходимо выделение групп видов, сходных по биомассе и химическому составу, потребностям в элементах минерального питания, воде и свете, скорости разложения (Комаров и др., 2007). Выделение групп видов

напочвенного покрова по биомассе является одной из первых задач в этом ряду. Компоновка видов в группы может осуществляться с учетом пространственного признака. В этом случае группу образуют виды, произрастающие совместно и представляющие собой единицы напочвенного покрова, т.е. микрогруппировки видов, которые могут быть выделены по разным принципам (Ярошенко и др., 1931; Раменский, 1937 и др.). Одним из подходов к выделению групп видов растений, в том числе пространственных, является эколого-ценотический подход (Ниценко, 1965; Смирнова и др., 2004б).

Цель работы – уточнить состав и охарактеризовать биомассу групп видов растений, выделенных с использованием эколого-ценотического подхода в напочвенном покрове бореальных темнохвойных лесов.

Для достижения поставленной цели решали следующие **задачи**:

1. Собрать полевые (экспериментальные) данные по надземной и подземной биомассе видов и групп видов растений в напочвенном покрове старовозрастных темнохвойных лесов, расположенных в подзоне южной тайги.
2. Провести количественный анализ собранных экспериментальных данных, дать сравнительную оценку надземной, подземной и общей биомассы видов и групп видов сосудистых растений и мохообразных в напочвенном покрове исследованных лесов.
3. Оценить вариацию биомассы напочвенного покрова исследованных лесов на разных пространственных уровнях организации растительности.
4. Рассчитать общую, надземную и подземную биомассу сосудистых растений напочвенного покрова разных типов темнохвойных лесов северо-востока Костромской области.
5. Разработать базу данных по биомассе лесного напочвенного покрова на основе сведений из литературных источников и данных авторских полевых исследований.
6. Провести сравнительный анализ авторских и литературных данных по биомассе групп видов напочвенного покрова бореальных лесов.

Объектом исследования являются еловые и пихто-еловые леса северо-востока Костромской области.

Научная новизна. Для темнохвойных лесов северо-востока Костромской области впервые проведено изучение пространственной структуры напочвенного покрова с применением эколого-ценотического подхода. Впервые собран и проанализирован материал по биомассе напочвенного покрова микрогруппировок, выделенных в напочвенном покрове по доминированию видов разных эколого-ценотических групп в исследованных лесных сообществах. Получены данные, которые дополняют литературные сведения по редким типам темнохвойных лесов – высокотравным и крупнопапоротниковым. На основе литературных и авторских полевых данных разработана оригинальная база данных по биомассе лесного напочвенного покрова.

Защищаемые положения. Разработанная база данных «Биомасса», источниками которой послужили сведения из научных публикаций и результаты авторских научных исследований, обобщает и структурирует собранную информацию по биомассе напочвенного покрова бореальных лесных экосистем Европейской России. Унификация информации, собранной по биомассе растений напочвенного покрова, позволяет провести ее анализ на разных уровнях пространственного членения растительности.

Микрогруппировки, выделенные в напочвенном покрове по доминирующей эколого-ценотической группе видов, различаются между собой по биомассе сосудистых растений. Значения биомассы напочвенного покрова типа леса зависят, в первую очередь, от состава типов микрогруппировок, составляющих напочвенный покров, и, только во вторую очередь, – от общих условий, связанных с типом леса.

Практическая значимость. Обобщенный в базе данных материал по биомассе напочвенного покрова лесных экосистем, приведенный к единой структуре и в форме, доступной для анализа, может использоваться для дальнейшей обработки всего массива данных с различными целями и задачами. Выделенные микрогруппировки напочвенного покрова вместе с

характеристиками их биомассы можно использовать в качестве элементарных пространственных единиц при включении напочвенного покрова в модели круговорота лесных экосистем.

Личный вклад автора. Все полевые исследования выполнены непосредственно автором: в 2011–2013 гг. проведены геоботанические описания растительности и собран материал по биомассе сосудистых растений и мохообразных в семи типах леса. Автором отобран материал по биомассе напочвенного покрова лесных экосистем из литературных источников; собранные экспериментальные и литературные данные внесены автором в базу данных «Биомасса». Автор принимал непосредственное участие в разработке структуры базы данных, в расчетах и анализе собранного материала. По результатам анализа автором сделаны выводы, написан текст диссертации. По теме исследования подготовлены и опубликованы статьи и доклады.

Апробация результатов работы. Материалы диссертации представлены на 12 конференциях: Международной научной конференции, посвященной 110-летию А.А. Уранова «Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики» (Кострома, 2011); XIX Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2012); XVI Международной Пущинской школе-конференции молодых ученых «Биология – наука XXI века» (Пушино, 2012); IV Всероссийской школе-конференции «Актуальные проблемы геоботаники» (Уфа, 2012); Международной научной конференции «Регионы в условиях неустойчивого развития» (Кострома, 2012); II(X) Международной ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 2012); XVII Международной Пущинской школе-конференции молодых ученых «Биология – наука XXI века» (Пушино, 2013); Первой Всероссийской молодежной школе-конференции «Современные концепции и методы лесной экологии» (Томск, 2013); V Всероссийской научной конференции по лесному почвоведению (Пушино, 2013); XXI Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии», посвященной 70-летию

А.И. Таскаева (Сыктывкар, 2014); Всероссийской научной конференции «Научные основы устойчивого управления лесами» (Москва, 2014); V Международной конференции «Математическая биология и биоинформатика» (Пушино, 2014).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 16 работ, из них 5 статей в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК, 8 работ в сборниках материалов конференций, 3 работы в сборниках тезисов.

Связь с научными программами и плановыми исследованиями. Работа выполнена при поддержке программы № 30 фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа», проект «Экосистемные функции живого почвенного покрова бореальных лесов Европейской России».

Структура и объем работы. Работа состоит из введения, шести глав, выводов, списка литературы и приложений. Работа изложена на 169 страницах, содержит 24 таблицы, 18 рисунков. Работа включает 322 источника литературы, в том числе 79 на иностранных языках.

Благодарности. Автор сердечно благодарит своего научного руководителя д.б.н., доцента М.В. Бобровского за всестороннюю помощь, поддержку и ценные советы во время работы над диссертацией. Выражаю благодарность заведующему лабораторией моделирования экосистем ИФХиБПП РАН д.б.н., профессору А.С. Комарову за активную помощь и проведенные консультации по теме диссертации. Автор выражает искреннюю благодарность Л.Г. Ханиной, В.Э. Смирнову, М.С. Романову, Е.М. Глухой за совместную работу и помощь в обсуждении методики сбора материала, его дальнейшей обработке и анализе. Хочу поблагодарить к.б.н., ведущего научного сотрудника А.М. Ермолаева за проведенные консультации и важные замечания по работе. Выражаю благодарность д.т.н., профессору кафедры химии факультета естествознания КГУ им. Н.А. Некрасова О.П. Акаеву за предоставленную возможность проведения работ на базе лаборатории. Также выражаю благодарность Е.В. Терентьевой, Н.В. Ивановой, М.П. Шашкову, С.А. Грозовскому за помощь в организации и проведении полевых работ.

ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Вертикальная и горизонтальная структура лесных экосистем

В фитоценологии под структурой растительного сообщества понимают его строение в пространстве (Шенников, 1964; Работнов, 1983). Изучением пространственной структуры растительных сообществ занимается наука синморфология. Синморфология – раздел фитоценологии о пространственном размещении растений (и их частей) в растительном сообществе (Миркин, Наумова, 2012).

Под структурой фитоценоза также понимается количественное соотношение слагающих его ценопопуляций, их размещенность в пространстве и изменение этих параметров во времени в результате обратимой сезонной и многолетней изменчивости (Наумова, 1995). Временная изменчивость структуры сообщества связана с его способностью перестраиваться под воздействием меняющихся факторов среды (сезонные изменения климата). Такие изменения носят циклический, а не направленный характер.

Когда говорят о пространственной структуре фитоценоза, то дополнительно различают вертикальную и горизонтальную структуру растительного сообщества. Вертикальная структура фитоценоза может быть непрерывной или дискретной. Непрерывная вертикальная структура растительного сообщества встречается чаще, чем дискретная. К фитоценозам с непрерывной вертикальной структурой относятся дождевые тропические леса, некоторые широколиственные леса и травяные сообщества, масса и листовая поверхность которых по вертикали размещена равномерно (Работнов, 1992).

Дискретность в вертикальной структуре лесного фитоценоза определяется наличием ярусности (Миркин, Наумова, 2012). Существуют два основных подхода к определению ярусов: 1) ярус как совокупность растений одной или сходных жизненных форм; 2) ярус как слой концентрации надземных органов растений (Онипченко, 2013). Выделять ярусы в растительном сообществе целесообразно только тогда, когда имеются резкие различия растений по высоте,

биомассе, площади листовой поверхности и др. Ярусность характерна для лесов умеренной зоны, где различают ярусы деревьев, подлеска, подроста, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов растительности. Наиболее ярко ярусность выражена в лесах бореальной зоны (Онипченко, 2013).

Горизонтальная структура растительного сообщества чаще связана с ее гетерогенностью (мозаичностью). Первым исследователем, обратившим внимание на горизонтальное расчленение растительных сообществ, был Б.А. Келлер (Димо, Келлер, 1907). В дальнейшем изучением этого вопроса занимались А.А. Гроссгейм (1929), П.Д. Ярошенко (1931), Л.Г. Раменский (1937). Изучением мозаичности напочвенного покрова занимались многие авторы (Ярошенко, 1931; Ниценко, 1971; Корчагин, 1976; Работнов, 1978, 1992; Матвеева, 1979, 1998; Норин, 1979; Василевич, 1983; Ипатов и др., 1996; Мирин, 2000, 2012; Ulanova, 2000 и др.).

1.2. Понятие микрогруппировки как элемента пространственной структуры напочвенного покрова лесных экосистем

В фитоценологии существует множество понятий, используемых при разных способах пространственного членения растительного покрова. Единицу функциональной или синморфологической структуры фитоценоза называют ценоэлементом. К ценоэлементам, определяющим функциональную структуру растительного сообщества, относят: 1) ценоячейки, 2) ценопопуляции, 3) синузии, 4) консорции. К ценоэлементам, определяющим синморфологическую структуру растительного сообщества, относят: 1) парцеллы, 2) микросайты, 3) микрогруппировки (Миркин и др., 1989) (Рис. 1).

Парцелла — структурная часть горизонтального членения биоценоза. Парцеллы отличаются друг от друга составом, структурой, свойствами компонентов, спецификой их связей (Дылис, 1969). В современном понимании парцеллами в лесных экосистемах называют элементы мозаичности, которые

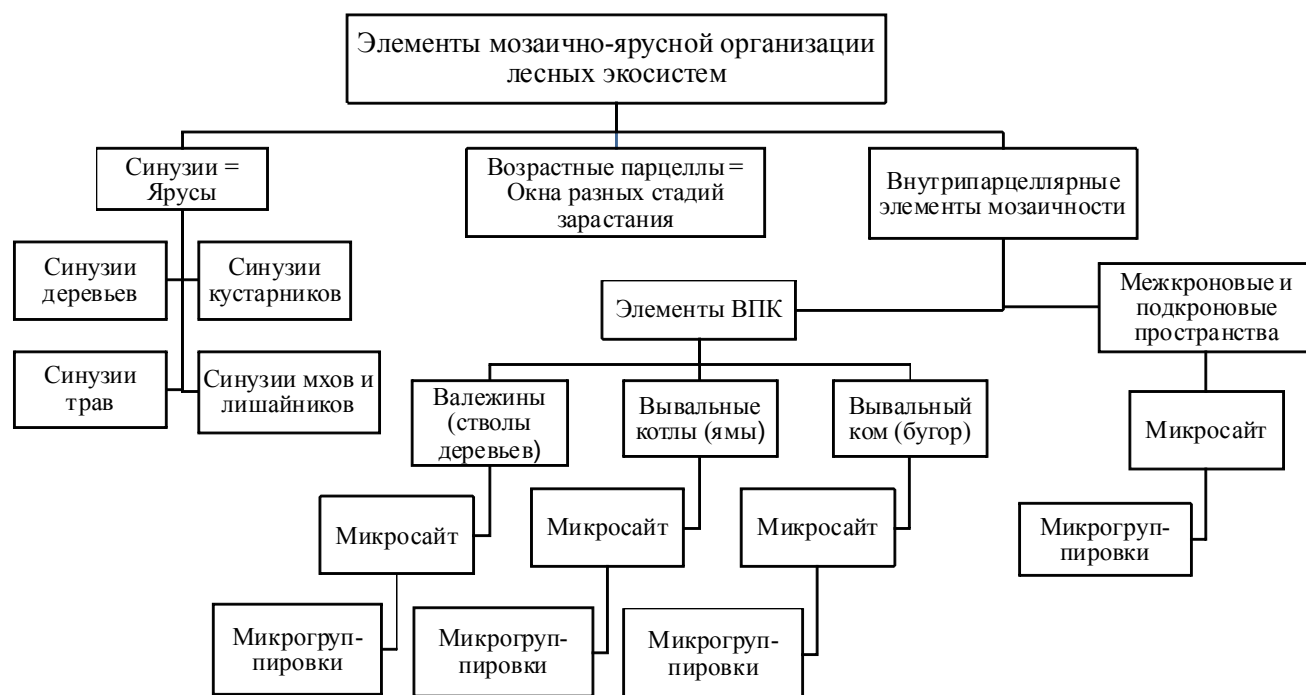


Рисунок 1 – Схема мозаично-ярусной организации
лесных экосистем

образуются в результате жизни и смерти видов деревьев-эдификаторов. К ним относятся возрастные парцеллы и внутрипарцеллярные элементы мозаичности напочвенного покрова (ветровальные почвенные комплексы (ВПК), подкroновые и межкroновые пространства) (Смирнова и др., 2004а; Смирнова, Бобровский, 2008).

Микросайты – неоднородности среды в пределах фитоценоза, образованные в результате воздействия биотических факторов среды (в процессе непосредственной жизнедеятельности самих растений) или экотопическими причинами (исходно неоднородные условия среды инициируют неоднородности растительного сообщества) (Миркин и др., 1989, С. 111). Неоднородности микрорельефа и микроусловий среды, создаваемые в образовавшихся парцеллах, также называют микросайтами.

Микрогруппировки – закономерно повторяющиеся пятна в горизонтальной структуре растительности, отличающиеся разным составом видов и их количественным соотношением, вызванных фитоценоотическими причинами (Ярошенко, 1961; цит. по: Наумова, 1995).

Термин «микрогруппировка» впервые был предложен П.Д. Ярошенко (1931) при исследовании пастбищных экосистем Азербайджана. П.Д. Ярошенко считал, что явление мозаичности характерно абсолютно для всех типов фитоценозов. Он полагал, что микрогруппировка может занимать довольно большую площадь, а фитоценоз, как бы он не был мал, всегда состоит из нескольких микрогруппировок. Эта точку зрения разделяли не все исследователи, указывая на наличие фитоценозов с гомогенной структурой растительности (Василевич, 1983).

Понятие микрогруппировки как структурного элемента растительного покрова используется многими авторами (Шенников, Боратынская, 1924; Гроссгейм, 1929; Ярошенко и др., 1931, 1958; Раменский, 1937, 1938). П.Д. Ярошенко (1969) включал в состав микрогруппировки лесного сообщества не только напочвенный покров (кустарнички, травы, мхи и лишайники), но и другие ярусы растительности (древесный подрост, кустарники и деревья). В настоящее время термин микрогруппировка принято использовать только при членении нижних ярусов растительности (травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов). Термин ценобиотическая микрогруппировка использовал Л.Г. Раменский (1938); возникновение микрогруппировок он связывал с результатом специфического воздействия определенных растений на различные режимы воздушной и почвенной среды. Одни виды растений вытесняют другие, и уживаются с видами, для которых создаваемые ими условия являются благоприятными. Границы микрогруппировок определяются распределением видов-доминантов (Лукина, 2010а).

В лесах мозаичность чаще всего имеет фитогенное происхождение, обусловленное микрофитоклиматическими условиями, например чередованием более затененных и более освещенных участков, неодинаковым влиянием различных видов деревьев и др. (Ярошенко, 1958). Микрогруппировки могут быть элементами мозаичности, связанной с жизнью деревьев, т.е. входить в состав возрастных парцелл или ВПК. Выделяют микрогруппировки и на относительно выровненных участках поверхности (межкronовых и подкronовых пространствах), визуальнo не затронутых вывалами деревьев.

По степени выраженности мозаичности напочвенного покрова П.Д. Ярошенко (1958) выделял следующие категории растительных сообществ: 1) сообщества с крайне мало выраженной, едва намечающейся мозаичностью; 2) сообщества с плавной мозаичностью; 3) сообщества с контурной мозаичностью.

При выделении мозаичности как варианта горизонтальной структуры сообщества руководствуются следующими критериями (Наумова, 1995):

1. Мозаичность возникает по фитоценотическим причинам, т.е. в результате жизнедеятельности самих растений;
2. В мозаичных фитоценозах формируются закономерно повторяющиеся сочетания видов – микрогруппировки. Микрогруппировки различаются между собой среднестатистически. Это означает, что при сравнении между собой двух разных типов микрогруппировок, две выборки из них по 10 или 20 микрогруппировок имеют значимые различия по обилию и (или) биомассе и постоянству хотя бы нескольких видов. При выделении микрогруппировок следует учитывать наличие в их составе не только доминирующего вида, но и появление или исчезновение сопутствующих видов.

По степени участия в сложении напочвенного покрова микрогруппировки делятся на: 1) основные, занимающие большую часть соответствующего фитоценоза, определяя его облик; 2) дополняющие, охватывающие относительно небольшие площади. В некоторых фитоценозах общее число дополняющих микрогруппировок может быть значительно, в совокупности они могут занимать до 30–40% от общей площади (Работнов, 1992).

Выявлением относительных размеров микрогруппировок занимался В.И. Василевич (1983). Он считал, что фитоценоз может быть больше размеров «ценокванта», а микрогруппировка – нет. Под ценоквантом В.И. Василевич понимал площадь описания растительного сообщества, охватывающего однородную часть фитоценоза, достаточную для статистически значимой оценки проективного покрытия видов (Миркин др., 1989). В качестве микрогруппировки он рассматривал лишь такое сочетание обилий видов, которое являлось

закономерным и повторяющимся и имело достаточно большие отличия от других участков сообщества, микрогруппировок.

При изучении микрогруппировок видов применяют фитоценотические методы исследования, которые приняты при изучении растительных сообществ. П.Д. Ярошенко (1958) в своих исследованиях использовал следующие критерии выделения микрогруппировок: 1) видовой состав; 2) обилие видов в микрогруппировках; 3) константность видов, образующих микрогруппировку; 4) коэффициенты флористического сходства для каждой пары выделенных микрогруппировок и др.

Основными признаками выделения микрогруппировок видов в напочвенном покрове фитоценоза являются: 1) наличие доминирующего вида определенной жизненной формы, определяющего внешний вид микрогруппировки; 2) наличие постоянных сопутствующих видов; 3) наличие различий в обилиях видов между разными типами микрогруппировок.

Наличие различий между микрогруппировками связано также с разницей значений таких показателей как: 1) числа видов растений, образующих микрогруппировку; 2) величины биомассы надземных органов растений; 3) величины биомассы подземных органов растений; 4) вертикального распределения надземных и подземных органов растений и др. (Работнов, 1992).

Из всего выше изложенного следует, что микрогруппировка является наиболее широко используемой элементарной единицей горизонтального членения напочвенного покрова, обладающей фитоценотическими свойствами. В своем исследовании мы тоже приняли микрогруппировку в качестве основной единицы горизонтального членения напочвенного покрова.

1.3. История изучения продуктивности лесных экосистем

Биологическую продуктивность лесов рассматривают как их основную характеристику, которая определяет ход обменных процессов в лесных экосистемах и используется при оценках депонирующей емкости лесов, для экологического мониторинга, для устойчивого ведения лесного хозяйства, при

моделировании продуктивности лесов с учетом глобальных изменений, для изучения структуры и биоразнообразия лесного покрова (Fowler et al., 2002; Усольцев, 2007).

В научной литературе имеется довольно обширный материал по продукционным характеристикам различных компонентов лесных экосистем. В России систематическими исследованиями по изучению продуктивности лесных экосистем начал заниматься в 50-х годах Н.П. Ремезов с сотрудниками и учениками; исследования проводили преимущественно на территориях заповедников. Цель, которая была поставлена перед исследователями – оценить биологическую продуктивность, потребление и аккумуляцию элементов минерального питания и азота в ненарушенных (наименее нарушенных) лесах Русской равнины. Объектами исследований были леса хвойно-широколиственной зоны и зоны лесостепи. Материалы были обобщены в монографии (Ремезов и др., 1959). В 60-х годах Л.Е. Родиным и Н.И. Базилевич была опубликована монография по продуктивности и биогеохимическим циклам растительных формаций мира, куда вошли леса бывшего СССР (Базилевич, Родин, 1965). Много работ было посвящено изучению биомассы лесных сообществ (Базилевич, Родин, 1954; Лавренко и др., 1955; Пьявченко, 1960; Левина, 1960; Молчанов, 1961; Манаков, 1961, 1962а, б; Марченко, Карлов, 1961; Паршевников, 1962 и др.).

В течение следующего десятилетия наблюдался рост числа исследований по оценке продуктивности почвенно-растительных формаций в рамках действовавшей в то время Международной биологической программы (МБП). Основной задачей МБП ЮНЕСКО являлось изучение в масштабе всей планеты биологической продуктивности естественных и искусственных сообществ растений и животных, а также природных факторов, ее определяющих (Биогеоценологические..., 1971; Биологическая продуктивность..., 1974; Базилевич, 1993; Базилевич, Титлянова, 2008).

В разработке целей и задач МБП участвовали ведущие советские ученые: М.С. Гиляров, А.Л. Курсанов, Л.Е. Родин, В.Н. Сукачев, Д.М. Штейнберг и др.

(Родин, 1975). Конечная задача этих исследований состояла в разработке способов повышения биологической продуктивности биогеоценозов Земли, полезных для человека (Родин и др., 1968). Программа действовала 10 лет, с 1964 по 1974 гг. Работа по МБП велась в рамках семи секций, одной из которых была секция «продуктивность наземных сообществ» (РТ), которой руководили Л.Е. Родин, С.С. Шварц, М.С. Гиляров, Т.В. Аристовская (Родин, 1975).

Одним из важных результатов работы ученых в рамках МБП была разработка методик по изучению продуктивности экосистем разных ландшафтно-климатических зон Земли. Например, в рамках МБП советскими учеными были разработаны методики по определению первичной продуктивности лесных экосистем (Уткин, Дылис, 1966; Молчанов, Смирнов, 1967; Родин и др., 1968; Поздняков и др., 1969). В том числе, были разработаны методики по определению фракционного учета запасов фитомассы и годичной продукции деревьев, анализа циркуляции химических элементов в системах, которые позволили обеспечить получение сравнимых материалов как для древостоев, различающихся возрастом, полнотой, составом и происхождением, так и для лесов разных природных зон (Уткин, 1975). Публикуются работы по отдельным регионам нашей страны (Поздняков и др., 1969; Поздняков, 1975; Смирнов, 1971; Молчанов, 1971; Ватковский, 1976). В 1975 г. А.И. Уткиным была опубликована монография, обобщившая данные по продуктивности лесов мира (Уткин, 1975).

В процессе осуществления МБП полное признание получил экосистемный (биогеоценотический) подход при изучении функционирования лесов и других природных систем, увеличилось количество комплексных исследований, были созданы новые и усовершенствованы существовавшие на то время методики исследований, в том числе методики обработки результатов на основе математического моделирования. Большим теоретическим достижением МБП были полученные оценки запасов фитомассы и первичной годичной продукции для большинства биомов Земли. Эти материалы опровергли господствовавшее до этого времени представление о превосходстве размеров первичной продукции мирового океана над сушей. В ходе работы МБП была доказана неоспоримая

главенствующая роль лесных экосистем в образовании и депонировании органического вещества. Кроме того, лесные экосистемы были рассмотрены в качестве возобновляемого источника энергии, имеющего большой ресурсный потенциал (Smith, 1982; Kofman, 2007). Большая часть исследований была направлена на изучение продуктивности древесного яруса леса, как главного продуцента в лесных сообществах, для которого свойственен надземный тип аккумуляирования органического вещества в виде фитомассы (Дылис, 1974). Нужно отметить отсутствие в то время заметного интереса к изучению продуктивности напочвенного покрова лесных экосистем, не имеющего хозяйственной ценности.

Многие исследователи при использовании комплексного подхода в изучении продуктивности и круговорота веществ в экосистемах, учитывали все ее основные компоненты. Особое внимание уделялось формированию опада и аккумуляции лесной подстилки, определяющих, по мнению исследователей, продуктивность леса. Было замечено, что аккумуляция минеральных веществ в опаде и подстилке играет важную роль для продукции леса. Позже стали заниматься изучением продуктивности других компонентов экосистемы: подроста, подлеска, напочвенного покрова из сосудистых растений и мхов (Базилевич, 1993).

В период действия МБП в своих исследованиях по изучению продуктивности лесных экосистем учитывали напочвенный покров (его биомассу и продуктивность) Л.П. Рысин, Ф.Н. Золотова (1968), Г.Л. Ремезова (1971), Н.М. Щербаков, Н.Л. Зайцева (1971), В.В. Смирнов (1971), Н.Л. Чепурко (1972), О.С. Ватковский и др. (1972), В.А. Алексеев и др. (1973), И.В. Забоева и др. (1973), Н.И. Казимиров, Р.М. Морозова, (1973), А.А. Молчанов (1974), Г.В. Русанова, А.В. Слобода (1974), Н.И. Казимиров и др. (1978), К.Н. Манаков, В.В. Никонов (1979), С.Э. Вомперский, А.И. Иванов (1978) и др.

Большой вклад в изучение первичной продуктивности лесов внесла Н.И. Базилевич. Н.И. Базилевич являлась лидером в области изучения особенностей биологического круговорота, обмена минеральными элементами в различных типах почв и растительных сообществах. Благодаря работам

Н.И. Базилевич, прежде всего совместной с Л.Е. Родиным монографии «Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности Земного шара» (Родин, Базилевич, 1965), наша страна оказалась одной из самых подготовленных к реализации МБП (Панкова и др., 2010). В 1978 году по итогам осуществления МБП Н.И. Базилевич была издана книга «Методы изучения биологического круговорота в разных природных зонах» (Базилевич, 1978), а в ее монографии 1993 г. был обобщен фактический материал по первичной продуктивности лесных экосистем Северной Евразии (Базилевич, 1993). В 2008 г. вышла в свет книга Н.И. Базилевич и А.А. Титляновой «Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах» (2008).

После завершения работ по МБП было опубликовано несколько сводок по продуктивности лесов, из них две выполнены на глобальном уровне и включают около 1200 определений биомассы (Deangelis et al., 1981; Cannel, 1982; цит. по: Усольцев, 2007). По итогам работы советских ученых по МБП были изданы три тома сборника «Ресурсы биосферы» (Ресурсы биосферы, 1975–1976).

В 1994 г. в рамках Международной геосферно-биосферной программы (IGBP) была инициирована кампания по сбору данных о глобальной первичной продукции, «The Global Primary Production Data Initiative» (GPPDI). Главная цель программы – заполнить пробелы в имеющихся сводках данных по первичной биологической продукции (NPP) наземных экосистем и получить более точные значения NPP для ключевых участков основных типов растительности Земли (Scurlock et al., 1999). В основу базы были заложены данные, полученные в ходе МБП по первичной продукции травянистых и древесных растений. В 1997 г. базу дополнили данными по тропическим и бореальным лесам. Дополнительно были созданы базы данных по фитомассе корней (Cairns et al., 1997; Schenk, Jackson, 2002) и их первичной продукции (Gill, Jackson, 2000) и опаду (Vogt et al., 1986b).

На современном этапе исследований опубликованы обширные сведения о запасах фитомассы древесного яруса бореальных лесов России, их горизонтальной и вертикальной структуре (Shvidenko et al., 1998; Исаев,

Коровин, 1999; Jarvis et al., 2001). По изучению запасов фитомассы в лесах ведутся исследования в Канаде (проект «BOREAS»), Скандинавии (проект «NOREX») и на Европейском севере России (проект «Eurosiberian carbon flux») (Baldocchi et al., 1997; Shvidenko et al., 1998; Schultze et al., 1999; Andersson et al., 2000; Jarvis et al., 2001). Согласно выполненным оценкам, надземная биомасса в бореальных лесах в зависимости от природно-климатических условий варьирует в пределах от 1–3 кг/м² в редколесьях крайнего Севера и до 8–10 кг/м² – в подзоне южной тайги (Прокушкин и др., 2006).

В настоящее время интерес к изучению механизмов функционирования лесных экосистем продолжает расти. Леса планеты рассматриваются как уникальный биологический щит, способный предотвратить или уменьшить глобальные изменения климата (Щепащенко и др., 2008). Арктические и бореальные лесные экосистемы, по большинству существующих климатических сценариев, являются наиболее чувствительными к глобальным изменениям климата и, в свою очередь, по принципу обратной связи могут оказывать воздействия на эти изменения. Эти связи осуществляются через баланс углерода в биосфере. В бореальных лесных экосистемах основное органическое вещество сосредоточено в живой фитомассе и почвенном органическом веществе (Честных и др., 1995). В изучении запасов фитомассы и углеродного пула лесных экосистем особо значимы работы Н.И. Базилевич (1993, 2008), В.А. Алексеева (1994), А.И. Уткина (1981, 1997), А.З. Швиденко (Швиденко и др., 1999–2000, 2008, 2010; Shvidenko et al., 2003), А.С. Исаева, Г.Н. Коровина (1999), В.А. Усольцева (1998, 2001, 2007), Д.Г. Замолодчикова (Замолодчиков и др., 2005), В.Н. Кудеярова (Кудеяров и др., 2007) и др.

Первичная биологическая продукция (NPP) – наиболее важный результат функциональной активности любого фитоценоза, который определяет уровень развития экосистемы (Бобкова, 2001). Характеризуя биопродукционный процесс в лесной экосистеме, необходимо учитывать все ее компоненты. Только полный охват всех источников, образующих и накапливающих органическое вещество, позволит перейти к решению вопросов энергетических связей и круговорота

веществ (Базилевич, Титлянова, 2008). Изучением продуктивности лесов бореальной зоны занимается К.С. Бобкова и ее коллеги (Бобкова, 1985, 1987, 1993, 1994, 2001; Бобкова, Надуткин, 1977; Бобкова, Галенко, 1981; Бобкова и др., 1977, 1978, 2000; Биопродукционный процесс..., 2001; Бобкова, Тужилкина, 2001; Коренные еловые леса Севера..., 2006; Тужилкина, 2012). Объекты их исследований – хвойные леса из *Picea obovata* и *Pinus sylvestris* с напочвенным покровом из бореальных кустарничков, бореального мелкотравья, зеленых мхов. Исследования продуктивности данных сообществ носят комплексный характер: собираются данные по биомассе отдельных органов деревьев, годичной продукции древостоя, биомассе опада и отпада, надземной и подземной биомассе компонентов травяно-кустарничкового яруса, биомассе мхов и биомассе подстилки.

Комплексными исследованиями по изучению биологической продуктивности, запасов углерода в системе «Растительность – Почва» занимаются Э.Ф. Ведрова, В.А. Алексеев, Н.Н. Кошурникова (Алексеев и др., 1996; Ведрова, Кошурникова, 2007; Ведрова, Ваганов, 2009). Одна из таких работ проходила в рамках международной биосферной программы IGBP на базе исследовательских станций Енисейского тракта (Ведрова и др., 2002). Измеряли биомассу, а также содержание углерода в разных фракциях деревьев (ствол, кора, фракции кроны, корневая система), напочвенном покрове (травяно-кустарничковом и мохово-лишайниковом ярусах), опаде, лесной подстилке, корневом материале в подстилке, валеже разных стадий разложения, сухостое и в почве.

Важно изучать лесные экосистемы, подвергшиеся антропогенным преобразованиям и находящиеся на разных стадиях восстановительных сукцессий. Изучают продуктивность напочвенного покрова в лесных экосистемах, находящихся на разных стадиях послерубочных восстановительных сукцессий (Паршевников, 1962; Перевозникова, 1998; Панов, 2009 и др.); в лесных экосистемах, находящихся на разных стадиях послепожарных сукцессий (Иванова, Перевозников, 1996; Прокушкин и др., 2006; Жила и др., 2009; Анилова

и др., 2011; Волокитина и др., 2013); изучают влияния последствий техногенных загрязнений на биомассу, первичную биологическую продуктивность, химический состав основных компонентов лесных экосистем (Лукина, Никонов, 1991, 1992, 1996; Лукина и др., 2005; Лукина, 2008б).

Для получения знаний о потенциях лесных экосистем, которых они могут достигать при отсутствии антропогенных нарушений и природных катастроф, необходимо проводить комплексные исследования в наименее нарушенных лесных сообществах. Старовозрастные леса наиболее приближены к эталонным экосистемам, т.к. в меньшей степени испытывали воздействия человека. Исследованиями по изучению биомассы напочвенного покрова старовозрастных лесных экосистем занимается коллектив авторов под руководством О.В. Смирновой (Смирнова и др., 2011; Запрудина, 2012).

В целом леса на территории России отличаются большим разнообразием по составу, структуре, продуктивности, по условиям произрастания (климатическим, геоморфологическим, почвенным и др.). Такое разнообразие природно-климатических условий приводит к различиям в структуре и функционировании одних и тех же типов лесов, расположенных в разных регионах страны. Продукционные характеристики разных типов леса значительно различаются полнотой данных, что обуславливает необходимость продолжения исследований с целью дополнения и уточнения имеющихся показателей. Важно расширять географию исследований с целью увеличения базы натурных экспериментальных данных для корректировки имеющейся информации на региональном уровне и для лесов России в целом (Ведрова и др., 2009).

Большой объем данных по продукционным характеристикам лесов России систематизирован в базе данных, созданной Д.Г. Замолотчиковым и его коллегами (2008). Основой базы послужил банк экспериментальных данных Н.И. Базилевич (1993); в целом использовано более 150 литературных источников (Честных и др., 1995). База содержит информацию по продуктивности разных типов растительных сообществ для примерно 400 точек исследований.

При этом существующие на данный момент базы по продуктивности лесов России не содержат информации о напочвенном покрове или содержат информацию только о валовых запасах фитомассы напочвенного покрова без учета его структурных особенностей. Нам не известны попытки интегрирования данных по биомассе лесного напочвенного покрова в единую систему, как, например, это было сделано для данных по биомассе деревьев, растительности лугов, степей, болот (электронный ресурс: <http://biodat.ru/db/prod/index.htm>). Необходимость обобщения существующей в литературе информации по характеристикам биомассы и продуктивности лесного напочвенного покрова привела нас к разработке базы данных «Биомасса» (Ханина и др., 2013), речь о которой пойдет в шестой главе диссертации.

1.4. Основные компоненты биологической продуктивности лесных экосистем и влияющие факторы

Биологическая продуктивность является фундаментальным свойством биосферы и означает способность живого вещества воспроизводить биомассу и образовывать тем самым биотический покров (Базилевич, 1993). Во время действия МБП учеными была разработана терминология, необходимая для изучения запасов фитомассы, продукции и биологического круговорота наземных экосистем (Гришина, 1974; Базилевич и др., 1978; Работнов, 1992; Базилевич, 1993), которая используется и в настоящее время. Л.Г. Богатырёв и В.М. Телеснина (2010) создали словарь, включающий в себя полный спектр терминов (около 800), связанных с биологическим круговоротом и методами его изучения. Рассмотрим определения основных понятий, используемых при изучении продуктивности лесных экосистем.

Биомасса – масса живых организмов в единице объема или площади среды. Биомасса растений включает в себя также неживые ткани (например, сердцевину стволов деревьев, гиалиновые клетки сфагновых мхов), имеющие важное функциональное значение и окруженные живыми тканями (Онипченко, 2013).

Биомасса может характеризовать особь, популяцию, сообщество и образования других иерархических уровней и входит в число эмерджентных свойств системы. Биомасса может выражаться в единицах сырого веса, сухого веса, органического углерода, иногда азота, беззольного вещества или в калориях (Богатырёв, Телеснина, 2010).

При измерении биомассы разных фракций растений используют термин **аллокация биомассы**. Под аллокацией понимают распределение биомассы между отдельными органами растений. Отдельные типы аллокации характерны для разных жизненных форм растений, аллокация может меняться в онтогенезе и при изменении условий среды (Онипченко, 2013). Одним из первых исследованиями по изучению распределения биомассы между корнями и побегами растений занимался R. Brouwer, работы которого легли в основу парадигмы «функционального равновесия» («functional equilibrium» concept) (Brouwer, 1962a, b; Robinson, Rorison, 1983; Boot, den Dubbelden, 1990; Boot, Mensink, 1990; Aerts et al., 1992; цит. по: Aerts, Shapin, 2000). Важен вопрос различий, присущих определенным типам распределения биомассы, в зависимости от доступности или недостатка питательных веществ. Исследования в этой области часто осложнены тем, что система перераспределения биомассы крайне пластична и во многом зависит от освещенности, а не только от уровня питательных веществ (Brouwer, 1962a, b; Robinson, 1986; Robinson, Rorison, 1988; Boot, den Dubbelden, 1990; Olff et al., 1990; Olff, 1992). Существует два основных эволюционных решения увеличения скорости потребления питательных веществ растениями: 1) за счет более высокого накопления биомассы в корнях; 2) за счет большей длины корней. Наиболее часто наблюдаемый генетически запрограммированный ответ на снижение уровня азота по сравнению с оптимальным – повышение накопления биомассы в корнях, особенно у быстро растущих видов (Boot, den Dubbelden, 1990; Shipley, Peters, 1990; Tilman, Wedin, 1991; Lambers, Poorter, 1992; van der Werf et al., 1993; Wilson, Tilman, 1995). Существует высокая пластичность в распределении корней в разных дифференцированных горизонтах почвы (de Jager, 1982; Crick, Grime, 1987;

Campbell et al., 1991; Berntson et al., 1995; Grime et al., 1997). Доступность питательных веществ в почве также влияет на относительную длину корней (отношение длины корней к их биомассе). Относительная длина корней у растений выше в условиях недостатка минерального питания (Fitter, 1985; Boot, Mensink, 1990; Hetrick et al., 1991; Berntson et al., 1995). Это важная приспособительная реакция корней.

При изучении особенностей накопления биомассы в разных органах растений их делят на фракции. Выделяют следующие фракции растений: 1) многолетние надземные части (стволы, ветви, многолетние одревесневшие побеги полукустарничков, многолетняя хвоя и листья); 2) однолетние надземные части (однолетние листья или хвоя, цветки, плоды, однолетние ассимилирующие побеги и т.п.); 3) подземные части (корни, корневища, клубни, луковицы и др.) (Родин, Базилевич, 1965). Надземные части растений также делят по наличию протекающего в них фотосинтеза на зеленые (фотосинтезирующие) части и бурые (нефотосинтезирующие) части (Лукина, Никонов, 1996).

Мортмасса (некромасса) – масса отмерших, но частично сохранивших анатомическую структуру частей организмов, главным образом растений в наземных экосистемах (Онипченко, 2013). В лесах к мортмассе относят сухостой, отмершие кусты, валеж, сухие ветки в кроне, ветошь трав, подстилку, отмершие подземные органы (Базилевич, 1993). В лесных экосистемах выделяют несколько форм образования мортмассы.

Опад – отмершие листья и другие короткоживущие части растений (Онипченко, 2013). Опад делят на: 1) опад лиственной – органическое вещество, заключенное в опадающих частях деревьев, кустарников, т.е. в листьях, цветках, околоцветковых чешуях, плодах, семенах, мелких веточках и т.п.; сюда не относится древесина отмерших стволов и более крупных ветвей, а также опад растений почвенного покрова, отмирающие корни и другие подземные органы; 2) опад листьев кустарничков – ежегодное поступление листового опада кустарничков; 3) опад корней (Богатырёв, Телеснина, 2010).

Отпад – масса органического вещества, поступающая на поверхность почвы с отмершими стволами, крупными и мелкими ветвями (Базилевич и др., 1978).

В травянистых сообществах выделяют **ветошь** – отмершие надземные части растений, обычно сохраняющие связь с живыми растениями.

Подстилка – многолетние отложения растительных остатков над минеральной частью почвенного профиля. В настоящее время подстилку рассматривают как часть почвенного профиля (Богатырёв, Телеснина, 2010).

Фитомасса – суммарная масса живых и отмерших частей растений на единицу площади (фитомасса = биомасса + мортмасса).

Биомасса и мортмасса отличаются по своему состоянию, путям трансформации и служат пищевым ресурсом (биомасса – ресурс и мортмасса – ресурс) для функционально различных групп гетеротрофных организмов, участвующих в потоках энергии (Уткин, 1975).

Продуктивность – способность живых организмов создавать, консервировать и трансформировать органическое вещество. Этот термин используют для отражения разных аспектов продукционного процесса. Этому термину может придаваться смысл общего свойства, связанного с созданием органического вещества. Либо термин используется как синоним понятия продукции.

Продукция – количество органического вещества, образуемого на единицу площади за единицу времени.

Продукция первичная – продукция автотрофов. Она выражается в единицах сухого вещества (кг на 1 м² за 1 год) или в единицах энергии (Дж на 1 м² за сутки).

Продукция вторичная – продукция животных-фитофагов (Онипченко, 2013).

Продукцию растений часто оценивают как нетто-продукцию (без учета дыхания растений, синоним – чистая продукция) (NPP). Общая или валовая первичная продукция (брутто-продукция) (GPP) включает в себя продукцию с учетом дыхания растений (Онипченко, 2013).

Чистая первичная продукция (нетто-продукция) – скорость накопления органического вещества в растительных тканях за вычетом органического вещества, которое использовалось при дыхании растений за изучаемый период. Чистая первичная продукция используется за основу при определении вторичной продукции, т.к. в нее не входит та часть продукции, которая была истрачена на поддержание жизни растений (Богатырёв, Телеснина, 2010).

Продукцию растительных сообществ определяют и лимитируют многие факторы. Среди них выделяют группы внешних (прямых и косвенных) и внутренних факторов. К внешним прямым факторам, влияющим на первичную продукцию, относят (Утехин, 1977; Работнов, 1992):

1. Интенсивность поступления фотосинтетической активной радиации (ФАР);
2. Интенсивность поступления H_2O ;
3. Интенсивность поступления CO_2 ;
4. Интенсивность поступления O_2 ;
5. Температуру;
6. Содержание в почве элементов минерального питания (ЭМП);
7. Длительность вегетационного периода;
8. Показатель активности других организмов (растительноядных животных, паразитов).

Вышеперечисленные факторы определяют эффективность фотосинтеза растений. Эффективность фотосинтеза растений зависит также от площади фотосинтезирующих органов и от длительности периода фотосинтеза.

Поскольку в наземных экосистемах фотосинтез протекает в основном в листьях растений, то для определения интенсивности фотосинтеза, протекающего в фитоценозе в целом, используют параметр, который называется индексом листовой поверхности.

Индекс листовой поверхности (ИЛП) – отношение площади листовой поверхности к площади поверхности земли, над которой они находятся. Он выражается в m^2/m^2 (Одум, 1975). В лесных фитоценозах растения относятся к разным экобиоморфам, что определяет наличие у них листьев, приспособленных

к фотосинтезу с различной интенсивностью света. Листовая поверхность в фитоценозах является гетерогенной системой, которая способна к наиболее полному использованию световой энергии (Работнов, 1992). ИЛП во многом определяет степень трансформации лесным фитоценозом факторов среды и фотосинтетическую деятельность растений (Ничипорович, 1963; Цельникер, 1969; цит. по: Бобкова, 2001).

Для величины продукции большое значение имеет увлажнение. Хорошо эта зависимость проявляется в масштабе природных зон. Также наглядным примером является сравнение продукции зональных типов сообществ, приуроченных к тем же природным зонам, но развивающихся в гидроморфных условиях с достаточным увлажнением.

Из химических элементов, получаемых растениями из почвы, наибольшее значение имеют N, P, S, K, Ca, и Mg. Их относят к основным элементам минерального питания растений (ЭМП). К ЭМП, от которых зависит интенсивность роста растений, относят N, P, S, Mg, Ca (Табл. 1).

В развивающихся растениях поглощение минеральных веществ и включение их в состав органов опережает прирост биомассы. Требуемые для растения ЭМП должны быть изначально в наличии, т.к. их недостаток с самого начала ингибирует рост растений. В распускающихся листьях деревьев накапливаются азот, фосфор, калий и другие элементы. В дальнейшем количество органического вещества увеличивается быстрее, чем количество минеральных веществ, соотношение меняется в сторону органического вещества. Баланс минеральных веществ и углеродный баланс хорошо согласованы между собой. Поглощение минеральных веществ регулирует прирост растительной массы, а синтез органического вещества предоставляет материал, в который включаются минеральные элементы (Лархер, 1978).

К элементам, которые требуются растениям в наибольшем количестве, относятся азот и фосфор. Исследования показали, что отношение азот/фосфор по массе в листьях в среднем варьирует около 10 (van den Driessche, 1974;

Таблица 1 – Наличие, поглощение, распределение, включение в состав растений элементов минерального питания
(Лархер, 1978)

Био-элемент	Доступность в почве	Форма, в которой элемент поглощается	Функция в растении	Место преимущественного накопления	Симптомы недостаточности
N	Пополняется благодаря микробному разложению органических веществ; NH_4^+ сорбируется на глинистых минералах и гумусе	NO_3^- , NH_4^+ ; иногда мочевины	Важный компонент протоплазмы и ферментов	Молодые побеги, листья, почки, семена, запасающие органы	Слабый или карликовый рост, отсутствие роста и склероморфизм. Отношение побеги/корни сдвинуто в сторону корней; преждевременное пожелтение более старых листьев
P	В форме PO_4^{3-} и HPO_4^{2-} плохо растворим, сорбируется и образует хелаты; микробиологическое пополнение незначительно	HPO_4^{2-} , H_2PO_4^-	Энергетический обмен и синтеза (фосфорилирование)	Репродуктивные органы, в меньшей степени вегетативные	Нарушение репродуктивных процессов (задержка цветения), отсутствие роста
S	В виде SO_4^{2-} легко растворима, слабо сорбируется	SO_4^{2-} из почвы (SO_2 из воздуха)	Компонент протоплазмы и ферментов	Листья, семена	Сходны с симптомами азотной недостаточности
K	Большая часть сорбирована, меньшая в растворе	K^+	Коллоидно-химическое действие (способствует набуханию); синергисты : NH_4^+ , Na^+ ; антагонист – Ca^{2+} , активация ферментов (фотосинтез)	Зоны клеточного деления, молодые ткани, паренхима коры, участки активного метаболизма	Нарушение водного баланса (засыхание верхушек), увядание

Продолжение таблицы 1

Био- элемент	Доступность в почве	Форма, в которой элемент погло- щается	Функция в растении	Место преимуществен- ного накопления	Симптомы недостаточности
Mg	Большая часть растворена, меньшая сорбирована; недостаток в кислых почвах	Mg^{2+}	Регуляция набухания (антагонист – Ca^{2+}), энергетический обмен (фотосинтез, трансформирование); синергисты: Mn, Zn)	Листья	Слабый рост, межжилковый хлороз более старых листьев
Ca	Большая часть сорбирована, недостаток в кислых почвах	Ca^{2+}	Регуляция набухания (антагонисты: K^+ , Mg^{2+}); активация ферментов	Листья, кора деревьев	Нарушение роста, связанного с делением клеток

Ingestad, 1979; Lajtha, Klein, 1988). Отклонение содержания азота и фосфора в почве от оптимума приводит к ограничению растений в росте.

В большинстве наземных экосистем (кроме тропических областей) растения испытывают недостаток азота (DiTomasso, Aarssen, 1989; Bridgham et al., 1995; Shaver, Chapin, 1995; Wassen et al., 1995), который должна возмещать азотфиксация. Считают, что азотфиксация в умеренных областях континентов играет сравнительно небольшую роль, т.к. в экосистемах сами азотфиксаторы энергетически ограничены по минеральным элементам (фосфору, молибдену, железу). Изучение бюджета азота в экосистемах действительно показывает весьма ограниченную роль азотфиксации в поставке азота, требующегося растениям в поздне-сукцессионных экосистемах (Hemond, 1983; Morris, 1991; Koerselman, Verhoeven, 1992). Биогеохимические циклы азота и фосфора обнаруживают немало различий. Прежде всего, различен сам источник этих элементов. Источником азота является атмосфера, фосфора – продукт выветривания горных пород. На начальных этапах первичных сукцессий ограничивает чистую первичную продукцию азот, а на поздне-сукцессионных этапах развития азота в почве достаточно много (Tilman, 1986; Berendse, 1990). С фосфором происходит все наоборот. Таким образом, на начальных этапах сукцессии экосистема ограничена по азоту, на поздних – по фосфору. Кроме этого, $N(NO_3^-)$ весьма мобилен и может удаляться из экосистемы в результате выщелачивания почвы, денитрификации и пожаров. Поэтому экосистема может иметь недостаток по азоту в течение длительного времени. Раздельная лимитация экосистем по азоту и фосфору связана не только с различиями их биогеохимических циклов, но и с различием типов привнесения элементов извне и с интенсивностью этого привнесения. Для экосистем северо-западной Европы доминирующим источником является атмосферный азот. Годовое количество азота было бы вдвое меньше без воздействия антропогенного фактора (Vitousek, 1994). Если ничего не предпринимать, то соотношение азот/фосфор по массе в тканях растений, произрастающих в этих районах, будет и дальше

возрастать, что может привести к смене лимитации от азота к фосфору (Aerts, Bobbink, 1999).

Богатство ЭМП в почве оказывает большое влияние на структуру сообществ и на характер взаимоотношения между растениями (Grime et al., 1997). Типы адаптации растений к условиям богатства и бедности почв отличаются (Grime, 1979; Chapin, 1980).

Для растений бедных почв характерны следующие свойства (Онипченко, 2013):

1. Низкая скорость поглощения ЭМП корнями и низкая пороговая концентрация ресурсов;
2. Малая относительная скорость роста;
3. Относительно большая биомасса корней;
4. Высокая степень микоризной инфекции;
5. Длительная жизнь корней и листьев;
6. Избыточное потребление ЭМП (потребление ЭМП в зависимости от содержания и доступности их в почве, а не от текущей потребности в них);
7. Низкая съедобность для фитофагов в связи с высоким содержанием защитных свойств и соответственно низкая скорость разложения опада (Онипченко, 2013).

Для растений богатых почв характерны следующие свойства (Онипченко, 2013):

1. Высокая поглощающая способность корней, их быстрый рост на обогащенных участках почвы;
2. Интенсивная скорость роста;
3. Высокая эффективность фотосинтеза;
4. Низкие запасы углеводов в тканях;
5. Высокая дыхательная активность корней;
6. Небольшая продолжительность жизни и быстрое обновление корней и листьев;
7. Быстрая скорость разложения опада.

Внутренние факторы величины продукции растительности – это особенности биологии растений, образующих фитоценоз, а также определяемые ими эколого-физиологические условия (Утехин, 1977).

На величину первичной продукции растений травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов влияет древесный ярус: его состав, возраст, густота, степень сомкнутости крон (Аткин, Аткина, 1999). Древесный полог определяет количество поступающей в нижние ярусы леса солнечной радиации. В бореальных лесах главенствующая роль принадлежит корневой конкуренции между деревьями и растениями напочвенного покрова (Факторы регуляции..., 1983).

К косвенным факторам, влияющим на продуктивность фитоценоза, относят характер рельефа, тип почвы, историю хозяйственной деятельности человека на исследуемой территории и др. Пространственная структура сообщества и флористический состав также выполняют роль косвенных факторов. Растения, образующие фитоценоз, можно разделить на две группы, имеющие разное значение в отношении усвоения ресурсов среды: средообразующие (виды-эдификаторы, ключевые виды) и пассивные виды, приспособляющиеся к условиям, которые создают виды-эдификаторы. Виды-эдификаторы формируют так называемую фитосреду. От таких показателей свойств фитобиоты, как отражение-пропускание солнечной радиации, степень ослабления ветра, перехват осадков, задержание снега, накопление в почве питательных веществ и т.д., зависит влияние растительности на среду. Из этих показателей особенно важны интегральные характеристики растительного покрова: высота надземных частей, обилие, проективное покрытие, фитомасса на единицу объема, размеры особей, продолжительность вегетации, масса и состав ежегодного опада. Ценотическая значимость вида определяется большей продуктивностью и соответственно большим поглощением ресурсов среды. Ранжируя виды сообщества по продуктивности, составляют ряды ценотической значимости. Это лучше характеризует состояние сообществ, чем выделение доминантов, субдоминантов

и др., т.к. ряды значимости включают все виды, а не только массовые (Утехин, 1977).

1.5. Методы определения первичной продукции напочвенного покрова лесных экосистем

При сборе данных по биомассе напочвенного покрова (травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы) следует учитывать его мозаичную структуру, образуемую микрогруппировками видов. Надземную и подземную биомассу определяют для каждой выделяемой микрогруппировки, учитывая занимаемую ею площадь в пределах исследуемого участка растительности. В пределах пробных площадей, закладываемых в исследуемом типе леса, обычно выделяют не менее пяти микрогруппировок. Размер площадок для сбора данных по биомассе может варьировать от 0,1 м² до 1 м². Расположение учетных площадок (квадратных или прямоугольных) для сбора образцов на биомассу может быть равномерным (систематическим) или случайным (Уткин, 1975). От размера и числа закладываемых площадок зависит точность получаемых результатов. Считают, что при пятикратной повторности взятия образцов и размере площадок 1 м² точность учета биомассы составляет $\pm 8-10\%$ (Родин и др., 1968).

На каждой площадке составляют список видов растений с определением общего проективного покрытия видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов и проективного покрытия каждого вида растения. Для определения надземной биомассы растений используют метод укосов. Укосы проводят в период максимального вегетационного развития доминирующих видов – между стадиями цветения и плодоношения. В пределах площадки срезают надземную часть растений на уровне почвы (Уткин, 1975).

Учет биомассы растений проводят как в целом для яруса, так и для разных групп видов и отдельно по видам растений. Растения также могут делить на группы по жизненным формам видов (Родин и др., 1968). Способ деления

растений на группы видов определяет сам исследователь в зависимости от поставленной задачи (Табл. 2). Чаще всего растения делят на четыре группы видов растений: кустарнички, травы, мхи, лишайники. Если в напочвенном покрове встречается несколько видов кустарничков, то биомассу измеряют для каждого вида отдельно. Среди трав выделяют следующие группы видов растений: злаки, осоки, папоротники, плауны, хвощи. Некоторые авторы используют понятия «мелкотравье», «крупнотравье», «разнотравье», выделяя группы видов по их размеру (средней высоте растения). Мохообразные делят на зеленые (политриховые, гилокомиевые мхи) и сфагновые мхи.

Таблица 2 – Способы деления растений напочвенного покрова
на группы видов растений

Литературный источник	Область исследований и место их проведения	Объекты исследований	Способы деления растений напочвенного покрова на группы видов
Лукина и др., 1996	Изучение биогеохимических циклов в лесах Севера в условиях промышленного воздушного загрязнения (Кольский п-ов, Финская Лапландия, Северная Норвегия)	Напочвенный покров еловых, сосновых, березовых лесов в естественных условиях и в условиях промышленного воздушного загрязнения	1) Кустарнички (<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i> , <i>Empetrum nigrum</i>) 2) Разнотравье 3) Плауны 4) Мхи 5) Лишайники
Бобкова, 1994, 2001, 2005, 2007	Мониторинговые исследования по изучению биологической продуктивности еловых лесов (респ. Коми, Ляльский стационар)	Ельники черничные	1) Кустарнички (<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i> , <i>Linnaea borealis</i>) 2) Травы 3) Мхи (зеленые, политриховые, сфагновые) 4) Лишайники
Казимиров, Морозова, 1973; Казимиров и др., 1978 (исследования проводились в период действия МБП)	Изучение особенностей биологического круговорота в ельниках (респ. Карелия)	Ельник: лишайниково-каменистый, черничный, брусничный, чернично-кисличный, кисличный, болотно-травяной, долгомошный	1) Кустарнички (<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i>) 2) Травы (злаки, мелкотравье) 3) Хвощи 4) Плауны 5) Папоротники 6) Мхи (гилокомиевые, политриховые, сфагновые) 7) Лишайники

Продолжение таблицы 2

Литературный источник	Область исследований и место их проведения	Объекты исследований	Способы деления растений напочвенного покрова на группы видов
Обмен веществ и энергии..., 1977 (исследования проводились в период действия МБП)	Изучение особенностей биологического круговорота в сосновых лесах (респ. Карелия)	Сосняк: лишайниковый, вересковый, брусничный, черничный свежий, кустарничково-долгомошный, багульниково-сфагновый	1) Кустарнички (<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i> , <i>Ledum palustre</i>) 2) Травы (мелкотравье, злаки, осоки) 3) Плауны 4) Хвощи 5) Мхи (гилокомиевые, политриховые, сфагновые) 6) Лишайники
Глазов, 1986	Изучение продуктивности еловых лесов (Валдайский р-н, Новгородская обл.)	Ельник: зеленомошный, кисличный, разнотравно-кисличный	1) Травы 2) Мхи 3) Лишайники
Марченко, Карлов, 1962	Изучение минерального обмена в системе «почва-растение» в еловых лесах северной тайги и лесотундры (Архангельская обл.)	Ельник зеленомошный	1) Кустарнички (<i>Vaccinium uliginosum</i> , <i>V. myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i> , <i>Empetrum nigrum</i>) 2) Травы (злаки) 3) Зеленые мхи 4) Лишайники
Вомперский, Иванов, 1978	Изучение первичной продуктивности сосняков болотного ряда (Тверская обл.)	Заболоченные сосняки: кустарничково-сфагновые, осоково-сфагновые, болотно-травяные	1) Кустарнички 2) Травы 3) Мхи
Габеев, 1990	Изучение продуктивности и структуры фитомассы в сосновых лесах южной подзоны тайги (Западная Сибирь)	Сосняк: зеленомошно-брусничный, черничный, травяной	1) Кустарнички (<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i>) 2) Травы 3) Мхи
Аткин, Аткина, 1984	Изучение биомассы напочвенного покрова в сосняках бруснично-зеленомошных (Челябинская обл.)	Сосняк бруснично-зеленомошный	1) Кустарнички 2) Травы (бобовые, злаки, разнотравье) 3) Мохово-лишайниковый ярус
Белоногова, 1971	Изучение фитомассы напочвенного покрова сосняков (Южная Карелия)	Сосняк: черничный, брусничный, лишайниковый, вересковый	1) Кустарнички (<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i> , <i>Calluna vulgaris</i>) 2) Травы 3) Зеленые мхи

Продолжение таблицы 2

Литературный источник	Область исследований и место их проведения	Объекты исследований	Способы деления растений напочвенного покрова на группы видов
Muukkonen et al., 2006	Использование регрессионных уравнений при оценке биомассы напочвенного покрова через связь проективного покрытия видов с их биомассой	Ельники и сосняки	1) Кустарнички (small shrubs/dwarf shrubs) 2) Травы (grasses and herbs) 3) Мхи (mosses) 4) Лишайники (lichens)
Heinrichs et al., 2010	Разработка оценочной модели PhytoCalc для расчетов сухой биомассы и пула элементов минерального питания в лесном напочвенном покрове	Березняки Сосняки Дубравы	1) Низкие травы (small grasses) 2) Средние травы (middle grasses) 3) Высокие травы (tall herbs) 4) Осоки и ситники (sedges and rushes) 5) Кустарнички (small shrubs/dwarf shrubs)
Mack et al., 2008	Изучение послепожарных сукцессий в лесах и динамики восстановления биомассы и запасов углерода в древесном ярусе и напочвенном покрове (Внутренняя Аляска)	Ельники из <i>Picea mariana</i>	1) Листопадные кустарнички (deciduous shrubs) 2) Вечнозеленые кустарнички (evergreen shrubs) 3) Растения с интеркалярным ростом (осоки, злаки, ситники) (graminoids) 4) Разнотравье (forbs) 5) Мхи (mosses)
Palviainen, 2005	Изучение сукцессий в лесу после сплошных рубок и динамики восстановления надземной и подземной биомассы напочвенного покрова, с определением содержания азотного пула в группах видов (Западная Финляндия)	Смешанные бореальные леса с доминированием <i>Picea abies</i> , <i>Pinus sylvestris</i>	Травяно-кустарничковый ярус (field layer) 1) Травы (grasses and herbs) 2) Кустарнички (dwarf shrubs) 3) Подрост деревьев ниже 0,5 м (tree seedlings) Мохово-лишайниковый ярус (bottom layer) 4) Мхи (mosses)

При дополнительном учете биомассы отдельных органов растений каждую особь делят на части (фракции). Способы деления растений на фракции различаются для разных жизненных форм. Выбор способа деления растения на части определяют особенности его строения. В растениях выделяют следующие фракции: 1) однолетние и (или) многолетние, 2) одревесневающие и (или) недревесневающие, 3) фотосинтезирующие и (или) нефотосинтезирующие, 4) генеративные органы (цветков и (или) плодов), 5) специализированные органы (например, подземные побеги, выполняющие функцию вегетативного размножения и (или) запасаания питательных веществ). От особенностей строения растений зависит характер их вовлечения в биологический круговорот вещества.

Для определения подземной биомассы растений напочвенного покрова, также как для деревьев и кустарников, используют метод монолитов (Качинский, 1925; Шалыт, 1960; Ярмишко и др., 2002б). Площадь монолитов может варьировать от 0,01 до 0,25 м². Чаще всего для определения подземной биомассы растений травяно-кустарничкового яруса закладывают площадки размером 25×25 см. Разбор монолитов проводится по горизонтам почвы или, при их отсутствии, почвенный столб разделяется на слои определенной высоты (5–10–15–20 см). Высота монолитов зависит от глубины залегания корней растений травяно-кустарничкового яруса. Подземные части растений отбирают с разделением по видовой принадлежности и дальнейшим делением на фракции: 1) подземные побеги (корневища, клубни, луковицы); 2) корни с разделением на группы по толщине и активности; 3) толстые (недеятельные) и тонкие (деятельные) корни. Вопрос выбора размера и количества закладываемых почвенных монолитов для получения значимых результатов остается пока слабо изученным (Ярмишко и др., 2002б).

Масса мхов и лишайников может учитываться площадками размером от 25×25 см и до 1×1 м в зависимости от состава и структуры яруса (Аткин, Аткина, 1999; Ярмишко и др., 2002а). Масса рассчитывается либо как средние значения на единицу площади, либо корректируется проективным покрытием отдельных видов мохово-лишайникового яруса. Мхи снимают с поверхности

почвы: 1) без деления на виды; 2) с делением на виды; 3) с делением на группы видов (зеленые, политриховые и сфагновые мхи). Побег мхов делят на зеленые (фотосинтезирующие) и бурые (нефотосинтезирующие) части (Лукина, Никонов, 1996). Очень редко у мхов учитывают массу ризомов (Малышева, 1992).

Аллометрические методы определения биомассы могут использоваться в многолетних исследованиях при наблюдении за одними и теми же объектами (постоянные учетные площади) (Bråkenhielm, Liu, 1998). Методы прямого сбора данных по биомассе являются трудоемкими и требуют много времени. Поэтому появляются работы, касающиеся разработки аллометрических методов определения биомассы напочвенного покрова. Из оценочных методов учета массы травяно-кустарничкового яруса наиболее разработаны методы, основанные на корреляции биомассы и проективного покрытия яруса или отдельных видов растений (Уткин, 1975).

Многие исследователи считают, что для большинства видов растений существует значимая связь между их биомассой и проективным покрытием в напочвенном покрове (Alaback, 1986, 1987; Jonasson, 1988; Yarie and Mead, 1989; Chiarucci et al., 1999; Röttgermann et al., 2000; цит. по: Muukkonen et al., 2006). Некоторые авторы используют при оценочных методах определения биомассы проективное покрытие и высоту растений или сразу несколько показателей (Mattila, 1981). Р. Muukkonen и его коллеги (2006) на основе обнаруженных значимых связей между биомассой и проективным покрытием групп видов (травы, кустарнички, мхи, лишайники) создали регрессионные модели с целью проведения расчетов методом косвенных оценок биомассы (Табл. 2). Проведены исследования (Heinrichs et al., 2010) по разработке оценочной модели PhytoCalc с целью использования ее для расчетов запасов сухого вещества и элементов минерального питания в лесном напочвенном покрове, с использованием связей между биомассой, проективным покрытием и средней длиной побега для отдельных видов растений или функциональных групп видов (Табл. 2).

Аллометрические методы определения биомассы напочвенного покрова позволяют значительно упростить и ускорить получение данных по менее изученному в продукционном плане компоненту лесных экосистем.

1.6. Запасы фитомассы и продуктивность таежных еловых лесов

Запасы фитомассы ельников травяных (в том числе кисличников), господствующих в центральной части Европейской России, в среднем оцениваются в 360 т/га (Смирнов, 1971; Ватковский и др., 1974; Ватковский, 1976; Головенко и др., 1976; Герасимова и др., 1980; Лазукова, Шуйцев, 1980; Глазов, 1985 и др.).

Продукция ельников в южной тайге значительно выше, чем в средней (в травяных типах до 15 т/га в г. и в зеленомошных около 9 т/га в г.). На долю древесины в продукции приходится до 40%, а в наиболее продуктивных лесах – до 50%. В возрасте 100–120 лет максимальные показатели запасов живого и мертвого органического вещества имеют ельники разнотравно-кисличные на дерново-подзолистых почвах – 500–600 т/га. На фитомассу приходится 64–70%, а в структуре фитомассы около 90% запаса приходится на многолетние древесные органы и только 4–6% на зеленые части растений (Базилевич, 1993).

Примеры запасов и продукции фитомассы таежных еловых лесов приведены в таблице 3. Мы видим, что информация по запасам фитомассы дана только для наиболее распространенных типов ельников (зеленомошных, черничных, и кисличных), которые относят к зональному типу растительности. Для перечисленных типов леса недревесная продукция (травы, кустарнички, мхи, лишайники) вносит незначительный вклад в общую продукцию леса. На фитомассу, образуемую напочвенным покровом, приходится 3–17% от общей фитомассы фотосинтезирующих частей растений. Остальная доля зеленых частей растений приходится на листья и хвою деревьев.

Таблица 3 – Запасы живой фитомассы таежных экосистем Европейской России (Базилевич, 1986; Глазов, 1986)
(абсолютно сухой вес, т/га)

Экосистема	Зеленые части			Многолет- ние надземные части	Фитомасса			Местополо- жение	Источник
	мхи, лишай- ники	травы, кустар- нички	деревья		надзем- ные части	подзем- ные части	всего		
Северная тайга									
Ельник зеленомошный, 120 лет – <i>Picea abies</i> , <i>Hylocomium splendens</i>	2,45	0,68	9,15	120,56	132,84	40,70	173,54	Архангельская обл.	Руднева и др., 1966
Ельник зеленомошный, 130 лет – <i>Picea obovata</i> , <i>Hylocomium splendens</i> , <i>Pleurozium schreberi</i>	4,49	0,52	10,12	73,14	88,27	35,19	123,46	Респ. Коми	Забоева и др., 1973
Средняя тайга									
Ельник черничный, 109 лет – <i>Picea abies</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i>	2,70	0,06	9,70	182,66	195,12	45,78	240,90	Респ. Карелия	Казимиров, Морозова, 1973
Ельник черничный, 110 лет – <i>Picea abies</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i>	0,48	0,10	14,36	182,30	197,24	76,58	273,82	Вологодская обл.	Паршевников, 1962
Ельник зеленомошный, 110 лет – <i>Picea abies</i> , <i>Pleurozium schreberi</i>	3,05	0,18	15,75	131,50	150,48	81,24	237,72	Респ. Коми	Продуктивность и круговорот..., 1975
Южная тайга									
Ельник кисличный, 60 лет – <i>Picea abies</i> , <i>Oxalis acetosella</i>	0,06	0,62	18,70	241,10	260,48	83,10	343,58	Новгородская обл.	Ватковский, 1976
Ельник сложный, 83 года – <i>Picea abies</i> , <i>Tilia cordata</i>	–	0,63	18,80	260,90	280,33	77,56	357,89	Тверская обл.	Ремезов и др., 1959

Продолжение таблицы 3

Экосистема	Зеленые части			Многолет- ние надземные части	Фитомасса			Местополо- жение	Источник
	мхи, лишай- ники	травы, кустар- нички	деревья		надзем- ные части	подзем- ные части	всего		
Ельник зеленомошный, 100 лет – <i>Picea abies</i> , <i>Pleurozium schreberi</i>	2,10	–	10,20	170,10	185,20	59,00	244,20	Новгородская обл., Валдай	Глазов, 1986
Ельник кисличный, 110 лет – <i>Picea abies</i> , <i>Oxalis acetosella</i>	1,20	0,05	10,90	263,20	326,20	81,60	407,80	Новгородская обл., Валдай	Глазов, 1986
Ельник разнотравно- кисличный, 120 лет	1,10	0,60	12,00	259,10	278,70	83,80	362,50	Новгородская обл., Валдай	Глазов, 1986

Примечание: Знак «–» означает отсутствие данной группы видов растений в исследованном типе леса.

В литературе мало работ, посвященных изучению запасов фитомассы в высокотравных и крупнопоротниковых типах леса. Примером подобных работ в подзоне средней тайги являются исследования О.В. Смирновой и ее коллег (Смирнова и др., 2011; Запрудина, 2012) по изучению биомассы и продуктивности напочвенного покрова старовозрастных пихто-ельников с кедром высокотравных и крупнопоротниковых, произрастающих в предгорной части р. Верхней Печоры на территории Печоро-Илычского заповедника. По данным К.С. Бобковой (2010), еловые леса Печоро-Илычского заповедника отличаются абсолютной разновозрастностью; *Picea obovata* представлена деревьями IV–XII классов возраста. В составе древесного яруса *Picea obovata* имеет максимальную продолжительность жизни 220, *Abies sibirica* – 180, *Pinus sibirica* – 310 лет. В древесном ярусе накапливается 192–263 т/га фитомассы. Данные, полученные М.В. Запрудinou (2012) по биомассе напочвенного покрова высокотравных пихто-ельников, доказали наличие у них принципиальных отличий от типичных бореальных ельников (ельников бореально-мелкотравных и чернично-зеленомошных): моховой покров этих лесов играет незначительную роль в продукции органического вещества, фитомасса мхов составляет не более 3% от общей фитомассы напочвенного покрова (Табл. 4).

Таблица 4 – Характеристика фитомассы травяно-кустарничкового и мохового ярусов пихто-ельников Печоро-Илычского заповедника
(абсолютно сухой вес, т/га) (Запрудина, 2012)

Фракция фитомассы	Пихто-ельник		
	ЧЗ	БМ	БВ
Надземные органы трав и кустарничков	0,73	0,44	1,41
Подземные органы трав и кустарничков	1,36	1,31	2,34
Мохообразные	1,11	0,74	0,13
Напочвенный покров в целом	3,20	2,49	3,88

Примечание: Пихто-ельник: ЧЗ – чернично-зеленомошный, БМ – бореально-мелкотравный, БВ – бореально-высокотравный.

Масса надземных частей растений травяно-кустарничкового яруса (ежегодно поступающего в опад) превышает массу надземных частей трав и кустарничков других сообществ в 2–3 раза. Общий запас фитомассы напочвенного покрова высокотравного пихто-ельника составляет 3,88 т/га и превышает фитомассу напочвенного покрова других фитоценозов (Табл. 4). Фитомасса ежегодно опадающих побегов высокотравных растений в пять–десять раз выше фитомассы сосудистых растений наиболее широко распространенных таежных лесов: зеленомошных и сфагновых (Смирнова и др., 2013).

Приведенные выше результаты по оценке фитомассы напочвенного покрова старовозрастных пихто-ельников высокотравных в подзоне средней тайги доказывают его значимый вклад в общую продуктивность лесного сообщества. При этом высокотравные темнохвойные леса обладают рядом особенностей круговорота веществ.

Высокотравные растения имеют азотно-калиевый тип круговорота. Одной из биогеохимических особенностей растений является активное потребление азота в течение онтогенеза и повышенное его содержание в тканях (Морозов, Белая, 1988). Почвы под крупнотравьем характеризуются высокой биогенностью и биологической активностью: интенсивным выделением углекислого газа, высокой энергией аммонификации, нитрификации, целлюлозоразрушения и активностью ферментов (Морозов, Белая, 1988).

Результаты исследований разнотравных ельников Северной Карелии (Лукина и др., 2010б) показали, что почвы под высокотравьем характеризуются наличием развитых органогенных горизонтов с высокой концентрацией доступных для растений соединений элементов минерального питания и узким соотношением C:N (Рис. 2).

Опад видов высокотравья, по сравнению с опадом трав и кустарничков зеленомошных и сфагновых лесов, обладает высокой зольностью (Лукина, Никонов, 1998; Лукина и др., 2008б). Например, по данным И.Д. Зыковой (2012), в листьях *Filipendula ulmaria* содержится много кремния (в среднем 614,0 мг/кг абсолютно сухого вещества) и кальция (19,3 мг/кг абс.с.в.). Ежегодно образуемая

большая масса опада, обогащенная элементами минерального питания, быстро разлагается при участии почвенных микроорганизмов, беспозвоночных и позвоночных животных, с образованием гумуса муллевого типа. Под высокотравьем из года в год идет накопление зольных элементов, гумусовых веществ и некоторых биологически активных соединений (Морозов, Белая, 1988). Все это создает предпосылки для повышения продуктивности экосистемы в целом.

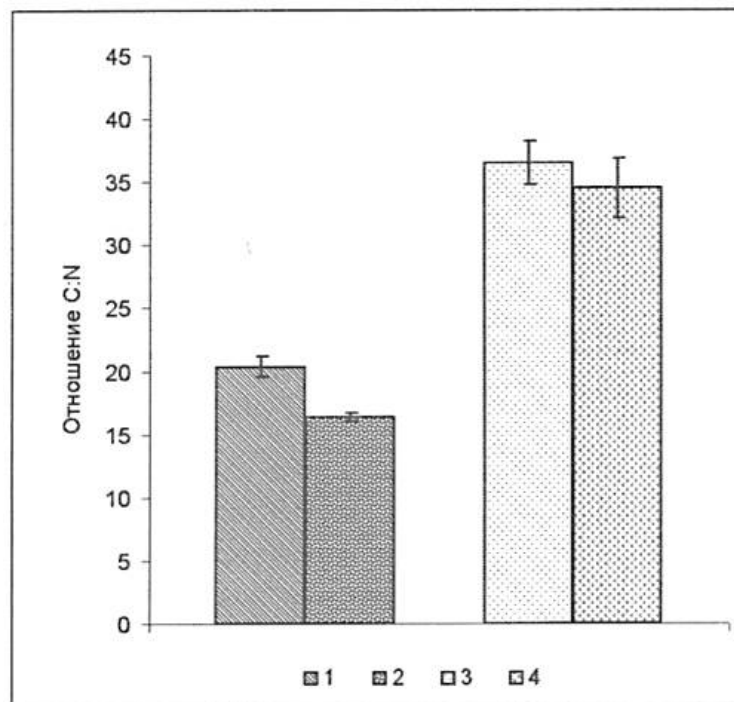


Рисунок 2 – Отношение C:N в органогенных горизонтах почв еловых лесов национального парка Паанаярви, Карелия (Лукина и др., 2010б)

Примечание: Тессеры (элементарные единицы почвенно-растительного покрова): 1 – еловая высокотравная, 2 – высокотравная, 3 – еловая кустарничково-зеленомошная, 4 – чернично-папоротниковая.

Высокая скорость разложения опада обуславливает быстрое возвращение в биологический круговорот зольных элементов и азота. Характеризовать процесс аккумуляции отдельных зольных элементов в подстилке может отношение их в подстилке и опаде. По данным С.А. Таронова (1970), запасы зольных элементов в подстилке черневых таежных лесов Горной Шории равны максимум 1–1,5 годовичного валового содержания их в опаде. Самые высокие запасы оксида кремния им обнаружены в подстилке осиново-высокотравной парцеллы, которые

составили примерно двух с половиной годовую норму опада (Табл. 5). Обнаружено и самое высокое содержание кальция в подстилке осиново-высокотравной парцеллы, но и этот запас равен примерно содержанию кальция в годичном опаде (Табл. 5). Коэффициент подстилично-опадного отношения, характеризующий интенсивность круговорота, показывает, что в высокотравных черневых таежных лесах разложение подстилки идет интенсивно.

Таблица 5 – Отношение запасов зольных элементов в подстилке и содержание их в опаде в парцеллах черневой тайги (Таранов, 1970)

Парцеллы	Si		Mn		Ca		Mg		Fe	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Кедрово-высокотравная	2,41	1,6	0,02	0,6	0,41	0,7	0,14	0,9	0,29	5,7
Пихтово-высокотравная	2,36	1,5	0,02	0,6	0,55	1,0	0,10	0,7	0,15	2,9
Осиново-высокотравная	0,35	2,3	0,01	0,6	0,70	1,3	0,15	1,0	0,05	1,0
Черневые луга	0,38	2,5	0,02	0,6	0,61	1,1	0,08	0,5	0,08	1,1

Примечание: 1 – содержание элементов в подстилке (ц/га), 2 – отношение элементов в подстилке/опад.

Таким образом, биологический круговорот в старовозрастных высокотравных темнохвойных лесах характеризуется:

1. Высокими запасами фитомассы, в образовании которой значительная роль отводится не только древесному ярусу (192–263 т/га), но и напочвенному покрову (3,88 т/га), представленному видами высокотравья и крупными папоротниками;
2. Большой фитомассой опада, ежегодно образуемого высокотравными видами растений (1,41 т/га), по сравнению с фитомассой опада сосудистых растений других широко распространенных таежных лесов – ельника черничного (0,10 т/га), ельника зеленомошного (0,18 т/га), ельника кисличного (0,62 т/га);
3. Высоким содержанием в опаде зольных веществ и азота;
4. Высокой скоростью разложения опада, что обуславливает быстрое возвращение в биологический круговорот зольных элементов и азота;
5. Высокой биогенностью и биологической активностью почв: интенсивным выделением углекислого газа, высокой энергией аммонификации, нитрификации, целлюлозоразрушения и активностью ферментов.

Таким образом, особый интерес в изучении запасов фитомассы напочвенного покрова и его вклада в общую продукцию леса представляют высокотравные и крупнопапоротниковые ельники и пихто-ельники. В литературе отсутствуют работы, посвященные изучению таких лесов на равнинных участках южной тайги. В южной тайге такие леса являются редкими и исчезающими, т.к. именно эта территория, как в прошлое, так и в настоящее время подвергалась сильным антропогенным преобразованиям. Примером таких лесов являются сохранившиеся участки высокотравного и крупнопапоротникового леса на территории северо-востока Костромской области, которые мы выбрали в своей работе в качестве объектов исследования. Собранные данные позволят пополнить недостающую информацию по продуктивности лесных сообществ, находящихся на поздних стадиях восстановительных сукцессий. Весь собранный и обработанный нами материал по биомассе исследованных лесов вошел в разработанную нами базу по биомассе напочвенного покрова лесных экосистем.

ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА И ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Физико-географические условия района исследования

Костромская область расположена в центре Европейской части России, в пределах Восточно-Европейской равнины, в бассейне Верхней Волги и ее левых притоков: рр. Костромы, Унжи и Ветлуги. Область находится между $57^{\circ}18'$ и $59^{\circ}37'$ северной широты и $40^{\circ}25'$ и $47^{\circ}42'$ восточной долготы (от Гринвича). Костромская область занимает территорию 60,1 тыс. км². Протяженность области с севера на юг составляет около 260 км и с запада на восток около 413 км (Белозёров, 2008). Территория области граничит с Ивановской, Ярославской, Вологодской, Кировской и Нижегородской областями.

В системе физико-географического районирования территория Костромской области отнесена В.К. Жучковой к трем провинциям (Физико-географическое районирование..., 1963): Верхневолжской, Ветлужско-Унженской и провинции Северных Увалов.

Климат. Костромская область расположена в полосе умеренно холодного климата. Средняя годовая температура воздуха составляет в северных районах $1,8^{\circ}\text{C}$ (Солигалич) и в южных – $2,8^{\circ}\text{C}$ (Кострома) выше нуля. Самым холодным месяцем является январь, среднемесячная температура воздуха которого составляет от $-11,5^{\circ}\text{C}$ на юго-западе (Кострома, Нерехта, Волгореченск, Красное-на-Волге) до $-14,0^{\circ}\text{C}$ на северо-востоке (Павино, Боговарово, Вохма); среднемесячная температура июля от $+17,0^{\circ}\text{C}$ на северо-западе (Солигалич) до $+18,5^{\circ}\text{C}$ (Островское, Кадый, Судиславль); апреля от $+2,0^{\circ}\text{C}$ до $+3,5^{\circ}\text{C}$; октября от $+1,5^{\circ}\text{C}$ до $+3,0^{\circ}\text{C}$. Абсолютный максимум температуры воздуха $+37^{\circ}\text{C}$, абсолютный минимум -53°C (Солигалич). Осадков выпадает от 530 мм/год на северо-востоке и севере (Боговарово, Вохма, Солигалич) до 600 мм/год на западе (Буй), с максимумом в летний период и минимумом – в зимний. Вегетационный период при среднесуточной температуре не ниже 5°C тепла продолжается 110–

140 дней. Безморозный период продолжается от 100 дней на севере до 130 дней на юге. Устойчивый снежный покров держится со второй декады ноября около 150–155 дней. Максимальная толщина снежного покрова наблюдается в феврале–марте: 55–80 см. Сход снега происходит в середине апреля. Летом преобладающее направление ветра северо-западное, зимой – юго-западное. Средняя скорость ветра 4,0 м/с (Доклад..., 2011).

Геоморфология и ландшафтная структура. Территория Костромской области подвергалась трем оледенениям. Западный и северный сектора области находились в зоне ледниковой аккумуляции в московское время. Максимальная стадия московского оледенения достигала линии Юрьевец – Парфеньево – Кологрив (Писарева, Лобачёв, 1982а, б). Расходятся точки зрения на возраст оледенения, которое захватывало Северные Увалы. По В.В. Писаревой и И.Н. Лобачёву (1982), московские отложения доходят до р. Унжи, а далее к востоку присутствуют только днепровские отложения. По А.В. Кожевникову (1984), граница московского оледенения продвинута далеко на восток вдоль северных границ Костромской области вплоть до севера Вохомского района. Ледниковая и водноледниковая аккумуляция на территории области происходила в среднем плейстоцене – в днепровское и московское время. Наиболее характерный вид моренных ландшафтов – холмистые равнины и плоские плато со средними и тяжелыми суглинками на поверхности, часто с чехлом лессовидных отложений. Для Северных Увалов наиболее характерны моренные плато, области преимущественно днепровского оледенения. При формировании дерново-подзолистой почвы на моренных суглинках из зонального типа преобладают пихто-еловые и еловые леса, а среди антропогенно преобразованных – осинники с субнеморальными элементами в травяном ярусе.

Особое значение для ландшафтной дифференциации имеют ареалы распространения лессовидных суглинков в областях моренных равнин. Происхождение этих отложений в основном связывают с морозным выветриванием и эоловыми процессами в перигляциальной зоне во время плейстоценовых оледенений. Мощность их невелика, 50–70 см. Наличие

лессовидного чехла поверх тяжелых моренных суглинков обеспечивает возникновение лесов субнеморального типа. Вторичные леса представлены осинниками (Хорошев, Немчинова, 2013).

Водноледниковая аккумуляция обусловила образование плоских и слабоволнистых равнин с боровыми местообитаниями на песчаных почвах. В Северных Увалах ландшафты водноледниковых песчаных равнин расположены вдоль рр. Унжи, Межи, Вохмы. Мощная толща песков без наличия пылеватых частиц и глубокое залегание грунтовых вод способствует формированию сосновых лесов на подзолах иллювиально-железистых (Хорошев, Немчинова, 2013).

В центральном секторе области, особенно в северной его части, широко представлены моренно-водноледниковые плоские и пологоволнистые равнины с двучленными наносами – супеси, подстилаемые мореной. Здесь среди зонального типа преобладают пихто-еловые леса с напочвенным покровом из бореального мелкотравья, но без участия неморального элемента флоры (Хорошев, Немчинова, 2013).

Почвы. В соответствии с почвенно-географическим районированием, территория области входит в Среднерусскую провинцию дерново-подзолистых среднегумусированных почв бореального пояса (Добровольский, 2004). Почвы Костромской области в основном сформированы на породах ледникового происхождения. В отдельных местах материнскими породами послужили пермские глины, а в долинах крупных рек – песчаные отложения древних долин и современные аллювиальные отложения. При большой облесенности территории повсеместно распространен процесс подзолообразования в сопровождении дернового и болотного процессов почвообразования. Поэтому наибольшее распространение по территории области имеют дерново-подзолистые почвы, располагающиеся на положительных формах рельефа. Суглинистые и супесчаные почвы распространены как в северных, так и в южных и юго-западных районах. В северо-восточных районах распространены пески, супески, суглинки и, изредка,

глины. Занимают значительные пространства песчаные почвы, расположенные в бассейне р. Неи и в междуречье рр. Унжи и Ветлуги (Белозёров, 2008).

Гидрология. Почти вся территория области принадлежит бассейну р. Волги и, соответственно, – Каспийского моря. Вся область лежит в таежной зоне с избыточным увлажнением с коэффициентом увлажнения 1,4–1,7 (Коломыц, 2003), что определяет ее важный вклад в питание р. Волги. Сток с территории области преимущественно имеет южное направление посредством бассейнов рр. Костромы, Унжи, Ветлуги. Из трех самых крупных рек области р. Кострома имеет сток на ее территории; р. Унжа начинается в Вологодской области, но основной сток (около 5 км³) собирает с территории Костромской области; р. Ветлуга берет начало в Кировской области, но первые крупные притоки имеет на территории Костромской области (Хорошев, Немчинова, 2013).

Бассейн р. Ветлуги занимает 16% площади области. Долина реки резко меняет направление с широтного на меридиональное у с. Пыщуга и поэтому служит коридором миграции видов растений и животных, связанных с водно-болотными угодьями, в обоих направлениях. Широкий отрезок долины приходится на Октябрьский, Вохомский и Пыщугский административные районы, а меридиональный – на Шарьинский район (Хорошев, Немчинова, 2013).

Бассейн р. Унжи занимает центральное положение Костромской области, охватывая 35% ее территории. На территории области она получает основную долю питания из 6,9 км³, в том числе за счет почти полностью расположенных на территории области трех крупных притоков – рр. Виги, Межи, Неи. Бассейн р. Унжи охватывает все три физико-географических провинции области, интегрируя свойства всех основных видов ее ландшафтов. Бассейн Унжи полностью входит в Кологривский, Межевской, Нейский, Мантуровский, Макарьевский районы, частично – Чухломский, Антроповский и Кадыйский районы (Хорошев, Немчинова, 2013).

Растительность. В системе ботанико-географического районирования (Растительность Европейской части СССР, 1980) территория области находится на севере подзоны южной тайги, Валдайско-Онежской подпровинции,

Североевропейской таежной провинции и Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции Урало-Западносибирской таежной провинции Евразийской таежной (хвойнолесной) области.

В системе лесорастительного районирования С.Ф. Курнаева (1973), Костромская область целиком входит в подзону южной тайги, которая в пределах Европейской части России делится на два округа: восточный (с наличием сибирских хвойных видов деревьев) и западный (без видов сибирской флоры). При лесорастительном районировании Костромской области (Письмеров, 1977) был выделен район пихто-еловых лесов южных отрогов Северных Увалов (включает территорию района исследований), без изменения названия включенный в систему лесорастительного районирования Нечерноземного центра (Курнаев, 1982).

Лесопокрытая площадь территории области составляет около 62% (Белозёров, 2008). Еловые леса занимают 23,9% от всей лесопокрытой площади и на 85% представлены ельниками черничными и ельниками кисличными. Леса Костромской области отличаются разнообразным видовым составом древесного яруса и высокой продуктивностью (Абатуров и др., 1988). Наиболее богаты лесами северные и северо-восточные районы, где лесистость достигает до 72,5% (Поназыревский р-н) и до 82,6% (Кологривский р-н) (Белозёров, 2008).

Зональная растительность территории представлена хвойными и хвойно-лиственными лесами. На месте вырубок и пожаров ее сменяют мелколиственные леса. Наиболее типичными видами деревьев, определяющих фон растительного покрова области, являются *Picea abies* и *Pinus sylvestris*. По территории области проходит граница распространения восточных (сибирских) видов растений на запад и юго-запад: *Abies sibirica*, *Larix sibirica*, *Picea obovata* (Белозёров, 2008). На северо-востоке области преобладает гибридная форма двух видов елей, которую Е.Г. Бобров (1970, 1972, 1983) предложил называть *Picea fennica*. В составе древесного яруса встречаются широколиственные виды деревьев *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*, *Acer platanoides*.

На территории северо-востока Костромской области центральное положение занимают ельники зеленомошные, произрастающие на плакорных участках водоразделов и пологих частей склонов оврагов и речных долин. Среди ельников зеленомошной группы наиболее широко распространены ельники черничные и ельники кисличные. Также иногда встречаются ельники зеленомошные кислично-черничные и чернично-кисличные, характерные для переходной полосы от южнотаежных еловых лесов к среднетаежным (Исаченко, 1980в, г). Для территории северо-востока области характерно наличие еловых и пихто-еловых лесов со значительным участием *Oxalis acetosella* и неморальных элементов в травяно-кустарничковом ярусе: *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Pulmonaria obscura*, *Paris quadrifolia*, *Lathyrus vernus*. Данные сообщества приурочены к наиболее благоприятным местообитаниям (дренированным склонам преимущественно южной экспозиции, выходам карбонатных пород). В поймах рек и ручьев, во временно избыточно увлажняемых проточными водами, но дренированных участках, произрастают пихто-еловые и елово-пихтовые высокотравные леса (Прилепский, 2009). Речь об структурно-функциональной организации этой группы лесов пойдет ниже.

Среди азональной растительности встречаются материковые и пойменные луга, но сохранившиеся только в зонах интенсивного сенокосения. Значительные площади лугов, которые существовали ранее, в настоящее время исключены из сельскохозяйственного использования, что приводит к возникновению на их месте лесов, реже болот. Заболоченность исследуемой территории невелика. Преобладают болота низинного и переходного типов (Прилепский, 2009).

2.2. Старовозрастные темнохвойные леса Костромской области

В настоящее время значительно возрос интерес к изучению малонарушенных бореальных лесов в связи с возросшей угрозой их полного уничтожения (Роль..., 1998; Сохранение..., 2000; Биоразнообразие..., 2001; Ярошенко и др., 2001; Волков и др., 2002; Громцев, 2002; Зайцева и др., 2002; Пахучий, 2002). Преобладание хвойных деревьев и высокая лесистость бореальных лесов

Европейской России скрывает их сильные преобразования под воздействием хозяйственной деятельности человека (Корчагин, 1956; Мелехов, 1966; Лесное..., 2000; Ярошенко и др., 2001; Волков и др., 2002). Обнаружить большие массивы слабопреобразованных лесов очень сложно, а реконструировать их облик возможно только по небольшим фрагментам. Малонарушенные лесные участки сохранились только в мало доступных для хозяйственной деятельности человека местах.

На территории Костромской области северо-восток остается на данный момент наиболее сохранившимся участком зональной растительности. Высокая сохранность лесов на территории северо-востока области связана с историей природопользования. В этих лесах до начала XX века не проводились сплошные рубки из-за малой освоенности района и небольшой численности населения. Наиболее регулярными нарушениями были пожары и выборочные рубки. До середины XX века на данной территории преобладали пихто-еловые леса, лесистость достигала 90–95% (Дюбюк, 1912; Чиркин, 1929; Разумовский, 1957; Прилепский, 1993). В настоящее время большая площадь территории представлена темнохвойными (еловыми, пихто-еловыми и реже елово-пихтовыми) и сосновыми лесами и производными мелколиственными лесами (Прилепский, 2009). На территории северо-востока области самый крупный массив старовозрастного темнохвойного леса расположен в пределах природного резервата «Кологривский лес» (Абатуров и др., 1988; Немчинова и др., 2012).

Исторически сложилось, что территория Костромской области оказалась исследована хуже, чем соседние области (Ярославская, Нижегородская, Кировская). Исследования на самой территории области проводились неравномерно, в основном изучена западная часть территории. Современный вклад в изучение флоры северо-востока Костромской области внес Н.Г. Прилепский (Прилепский, 1993, 2009). В настоящее время на территории северо-востока области ведутся интенсивные рубки, что ставит под угрозу существование зональной растительности.

В 2003–2004 гг. на данной территории сотрудниками научных и природоохранных мероприятий проводились исследования по выявлению малонарушенных участков лесов в рамках программы по созданию сети особо охраняемых природных территорий (ООПТ) в Костромской области (Браславская, Тихонова, 2006; Луговая, 2008а, б, 2010; Хорошев и др., 2013). Проведенная инвентаризация этих лесов показала, что, помимо бедных во флористическом отношении и низкопродуктивных темнохвойных лесов, в тех же самых климатических условиях существуют богатые во флористическом отношении и высокопродуктивные лесные сообщества. В напочвенном покрове этих сообществ доминируют (по проективному покрытию и по биомассе) высокорослые цветковые растения и крупные папоротники, благодаря чему такие леса получили в отечественной литературе название «высокотравных» (Заугольнова и др., 2009).

Результаты исследований по изучению динамики восстановительных сукцессий после пожаров и сплошных рубок в таежных лесах Европейской России показали, что высокотравные темнохвойные леса являются позднесукцессионными сообществами, наиболее приближенными к климаксным (Смирнова и др., 2006а). Ельники и пихто-ельники высокотравные крайнего восточного сектора южной тайги очень редки и представляют собой большую ценность как ландшафтные флористические рефугиумы и центры распространения видов (Заугольнова, Морозова, 2004, 2006; Морозова, Заугольнова, 2008; <http://cepl.rssi.ru/bio/flora>). Их отличительным признаком является спонтанное развитие биоты в течение жизни нескольких поколений деревьев, что определило их высокое видовое разнообразие и продуктивность. Высокотравные леса в наибольшей степени приближены к облику восстановленной таежной растительности лесного пояса Европейской России (Смирнова и др., 2006б). Данные сообщества отличаются доминированием в напочвенном покрове видов высоких трав, относящихся к трем эколого-ценотическим группам: бореальному, неморальному и нитрофильному высокотравью. Виды растений этих функциональных групп быстро растут и способны за вегетационный период достигать высоты 1,5–3 м; большинство из

них имеют большую площадь листовой пластинки и отличаются интенсивным побегообразованием.

Высокотравные ельники иногда указываются в качестве приручейных типов в северной тайге (Геоботаническое районирование, 1989), в средней тайге они довольно типичны для бассейна реки Печоры, а также встречаются в Предуралье (Исаченко, 1980в, г). Обычно высокотравные леса располагаются узкими полосами в поймах рек или ручьев, избыточно увлажняемых проточными водами, на хорошо дренируемых участках. Высокотравные леса могут встречаться также и на водоразделах (Смирнова, Коротков, 2001; Смирнова и др., 2006а). Напочвенный покров в них характеризуется большой пестротой и неоднородностью (Абатуров и др., 1988).

Описание пихто-еловых и елово-пихтовых высокотравных лесов северо-востока Костромской области дано Н.Г. Прилепским (1993, 2009) и Д.Л. Луговой (2008а, б, 2010). Древесный ярус образован *Picea abies* и *Abies sibirica*. Также в составе древесного яруса могут встречаться *Populus tremula*, *Alnus incana*. Сомкнутость древесного полога может значительно варьировать в пределах 0,3–0,4 до 0,6–0,7 на разных участках. Подлесок образуют *Padus avium*, *Sorbus aucuparia*, *Ribes nigrum*, *Ribes spicatum*, *Lonicera xylosteum*, *Lonicera pallasii*. В составе травяного яруса выделяют 2–3 подъяруса. Первый подъярус образуют виды сибирского высокотравья: *Aconitum septentrionale*, *Actaea erythrocarpa*, *Cacalia hastata*, *Crepis sibirica*, *Delphinium elatum*. В образовании первого подъяруса также значительное участие принимают крупные папоротники: *Matteuccia struthiopteris*, *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana*, *Dryopteris dilatata*, изредка *Diplazium sibiricum*. В образовании напочвенного покрова также принимают участие влаголюбивые виды: *Chrysosplenium alternifolium*, *Cirsium oleraceum*, *Filipendula ulmaria*, *Galium palustre*, *Geum rivale*, *Mentha arvensis*, *Myosotis palustris*, *Myosoton aquaticum*, *Ranunculus repens*, *Valeriana wolgensis*. Встречаются неморальные виды растений: *Actaea spicata*, *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Lathyrus vernus*, *Paris quadrifolia*, *Pulmonaria obscura*, *Ranunculus cassubicus*, *Stellaria holostea*, *Viola mirabilis*. Отмечены виды

бореального мелкотравья из *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea*, принимающие небольшое участие в сложении напочвенного покрова. Бореальные кустарнички малохарактерны. Моховой покров выражен слабо (Прилепский, 2009).

На территории заповедника «Кологривский лес» произрастают ельники или липо-ельники крупнопапоротниковые, встречаясь в пределах массива почти повсеместно (Абатуров и др., 1988). Оценка возраста древесного яруса, которая была дана Ю.Д. Абатуровым методом кернения деревьев, показала максимальный возраст деревьев *Picea abies* 360 лет. По мнению автора, если учитывать длительный период угнетения деревьев в начальный период роста, возраст деревьев *Picea abies* может достигать 450–500 лет. Древесный ярус также отличается абсолютной разновозрастностью. В первом ярусе всегда доминирует *Picea abies* с небольшим участием *Abies sibirica*, *Betula pubescens* и *Tilia cordata*. Сомкнутость деревьев из-за их группового размещения невелика, обычно не превышает 0,6–0,7. Ярус подлеска развит слабо и преимущественно образован *Padus avium*, *Rosa acicularis*, *Lonicera xylosteum*. Характерно мощное развитие травяно-кустарничкового яруса, покрытие которого может сильно варьировать. Преобладают участки с покрытием от 50 до 100% (среднее 50–60%). Хорошо выражены три подъяруса растительности. Первый подъярус образует *Dryopteris dilatata*, проективное покрытие которого достигает 80% с почти полным смыканием вай. Второй подъярус с низким обилием образует *Vaccinium myrtillus*. Нижние подъярусы (покрытие 15–25%) образуют неморальные (*Stellaria holostea*, *Aegopodium podagraria*) и бореальные (*Rubus saxatilis*, *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*) виды растений. Моховой покров развит слабо (15–20%). Под вайями *Dryopteris dilatata* он почти выпадает и встречается преимущественно на валеже и на пристволовых повышениях. Эти элементы микрорельефа занимают *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*.

2.3. Объекты исследования

Объекты исследования расположены на территории трех административных районов Костромской области: Кологривском, Межевском и Октябрьском (Рис. 3). На данной территории были обнаружены крупные массивы относительно ненарушенных южнотаежных лесов, включающие в себя также массивы старовозрастных еловых лесов. Это позволило нам включить в объекты исследования широкий типологический спектр еловых лесов, в том числе крупнопоротниковые и высокотравные типы леса.

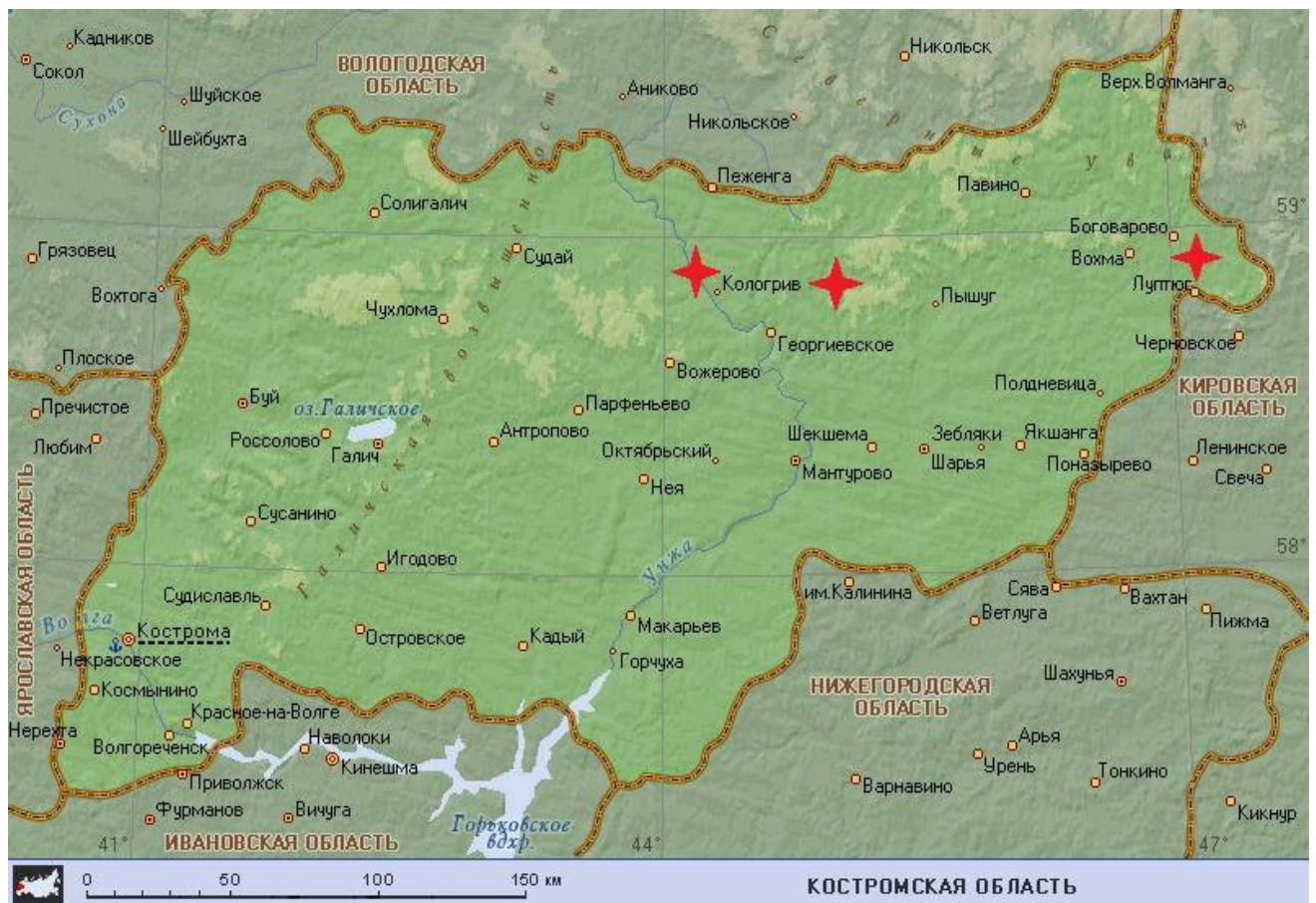


Рисунок 3 – Расположение точек исследования на территории северо-востока Костромской области

В Кологривском районе исследования проведены в ПГЗ «Кологривский лес». В Межевском районе объектами исследования послужили леса в Никольском и Родинском (проектируемый природный заказник «Мичуг-Конюгский») участковых лесничествах. В Октябрьском районе исследованы лесные сообщества

на территории Веденьевского и Луптюгского лесничеств. Материалы по биомассе напочвенного покрова собраны в семи типах леса (Табл. 6): 1) пихто-ельнике бореально-мелкотравно-чернично-крупнопапоротниковом (ПЕБ); 2) пихто-ельнике разнотравном (ПЕР); 3–4) ельнике черничном (ЕЧ-1 описан в Никольском лесничестве Межевского района, ЕЧ-2 – в ПГЗ «Кологривский лес»); 5) липо-ельнике крупнопапоротниковом (ЛЕКРП); 6) ельнике бореально-мелкотравном (ЕБМ) и 7) ельнике высокотравном (ЕВ) (Грозовская, 2012, 2014).

Таблица 6– Характеристика объектов исследования

№	Год сбора материала	Типы леса	Район	Лесничество	Участковое лесничество	ООПТ*
1	2011	ПЕБ	Октябрьский	Октябрьское	Веденьевское	
2	2011	ПЕР	Октябрьский	Октябрьское	Луптюгское	
3	2011	ЕЧ-1	Октябрьский	Октябрьское	Веденьевское	
4	2012	ЛЕКРП	Кологривский	Кологривское	Варзенгское	Заповедник «Кологривский лес»
5	2012	ЕБМ	Межевской	Межевское	Никольское	
6	2012	ЕВ	Межевской	Межевское	Родинское	Проектируемый природный заказник «Мичуг-Конюгский»
7	2013	ЕЧ-2	Кологривский	Кологривское	Варзенгское	Заповедник «Кологривский лес»

*Особо охраняемая природная территория

Примечание: Типы леса: ПЕБ – пихто-ельник бореально-мелкотравно-чернично-крупнопапоротниковый; ПЕР – пихто-ельник разнотравный; ЕЧ-1, ЕЧ-2 – ельник черничный; ЛЕКРП – липо-ельник крупнопапоротниковый; ЕБМ – ельник бореально-мелкотравный; ЕВ – ельник высокотравный.

Пихто-ельник бореально-мелкотравно-чернично-крупнопапоротниковый описан в Октябрьском районе на относительно выровненном участке водораздела (Табл. 6–7, Приложение I). Первый древесный ярус ПЕБ образован *Picea abies*, *Abies sibirica*, а также *Populus tremula*. Сомкнутость древесного яруса варьирует от 0,4 до 0,7. Кустарниковый ярус представлен *Lonicera xylosteum*, *Frangula alnus*. Подрост состоит из *Picea abies*, *Abies sibirica*, *Tilia cordata*, *Populus tremula*. В напочвенном покрове доминируют *Dryopteris dilatata*, *Vaccinium myrtillus*,

бореальное мелкотравье: *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Phegopteris connectilis*, *Luzula pilosa*, *Rubus saxatilis*. Папоротник *Dryopteris dilatata*, кустарничек *Vaccinium myrtillus* и бореально-мелкотравные виды образуют ярко выраженную мозаику напочвенного покрова. Среди неморальных видов присутствуют *Galium odoratum*, *Stellaria holostea*, *Asarum europaeum*. Травяно-кустарничковый ярус имеет проективное покрытие 70%, мохово-лишайниковый – 10%. Среди мохообразных доминируют *Pleurozium schreberi*, а также представители рода *Polytrichum*.

Пихто-ельник разнотравный расположен в Октябрьском районе на первой надпойменной террасе правого высокого берега р. Ветлуги (Табл. 6–7, Приложение II). На исследованном участке в древесном ярусе хорошо выделяются три подъяруса с доминированием разных видов, которые имеют разные высоты и сомкнутость. Древесный ярус характеризуется наличием ярко выраженной оконной динамики, разновозрастных ветровальных почвенных комплексов (ВПК) и низкой сомкнутостью полога (0,4). Первый древесный подъярус образован *Picea abies*, *Abies sibirica*, *Populus tremula*. Во втором подъярусе доминирует *Abies sibirica*. Третий подъярус состоит из *Sorbus aucuparia*, *Tilia cordata*, *Salix caprea*. Ярус подлеска образуют *Lonicera xylosteum*, *Daphne mezereum*, *Swida alba*, *Frangula alnus*. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют крупный папоротник *Dryopteris dilatata*; бореальные виды: *Oxalis acetosella*, *Linnaea borealis*, *Maianthemum bifolium*, *Rubus saxatilis*, *Luzula pilosa*, *Phegopteris connectilis*, *Equisetum sylvaticum*; неморальные виды: *Pulmonaria obscura*, *Stellaria holostea*, *Galium odoratum*, *Aegopodium podagraria*, *Paris quadrifolia*. В напочвенном покрове встречены пятна *Aconitum septentrionale*, *Cacalia hastata*, *Actaea spicata*. Травяно-кустарничковый ярус имеет проективное покрытие 70%. Мохово-лишайниковый ярус имеет невысокое покрытие (40%) и преимущественно образован зелеными мхами из *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*.

Ельник черничный-1 также описан в Октябрьском районе на водораздельном участке с небольшим уклоном (Табл. 6–7, Приложение III).

Таблица 7 – Лесотаксационная характеристика исследованных лесных сообществ

Типы леса	Лесничество (участковое лесничество)	Квартал (выдел)	Площадь выдела (га)	Состав древостоя по данным лесной таксации	Возраст древостоя*	Бонитет	Полнота	Средние		Тип почвы**
								высота (м)	диаметр (см)	
ПЕБ	Октябрьское (Веденьёвское)	45 (5)	14,1	4Е1С3Ос2Б	Е – 120 Б – 95	I	0,6	Е – 27 С – 27 Ос – 27 Б – 27	Е – 32 С – 34 Ос – 32 Б – 28	Подбур и подбур оподзолен-ный
ПЕР	Октябрьское (Луптюгское)	19(16)	5,3	6Е1С2Б1Ос	Е – 135 Б – 105	IV	0,6	Е – 19 С – 20 Б – 21 Ос – 21	Е – 26 С – 26 Б – 22 Ос – 24	Подзол, дерново-подзол
ЕЧ-1	Октябрьское (Веденьёвское)	45 (25)	28,5	5Е2Б1Ос2С	Е – 95 Б – 80 С – 100	I	0,5	Е – 26 Б – 26 Ос – 26 С – 26	Е – 28 Б – 24 Ос – 28 С – 32	Подбур
ЛЕКРП	Кологривское (Варзенгское)	88 (3)	149	8Е1Б1Лп	Е – 185	II	0,5	Е – 27 Б – 25 Лп – 26	Е – 32 Б – 24 Лп – 24	Дерново-подзолистая
ЛЕКРП	Кологривское (Варзенгское)	80 (34)	2,4	6Е1П2Б1Лп	Е – 185	II	0,6	Е – 27 П – 26 Б – 27 Лп – 25	Е – 30 П – 28 Б – 28 Лп – 26	Дерново-подзолистая
ЕБМ	Межевское (Никольское)	76 (22)	8,7	6Е2С2Б	Е – 65	I	0,6	Е – 20	Е – 18	Подбур
ЕБМ	Межевское (Никольское)	76 (20)	3	6Е2С2Б	Е – 85	II	0,6	Е – 21	Е – 18	Подбур
ЕВ	Межевское (Родинское)	28 (25)	7,6	6Е4Б+С+П+Ос	Е – 155 Б – 95	III	0,7	Е – 25 Б – 25	Е – 28 Б – 22	Торфянисто-глеявая

Продолжение таблицы 7

Типы леса	Лесничество (участковое лесничество)	Квартал (выдел)	Площадь выдела (га)	Состав древостоя по данным лесной таксации	Возраст древостоя*	Бонитет	Полнота	Средние		Тип почвы**
								высота (м)	диаметр (см)	
ЕВ	Межевское (Родинское)	19 (23)	19	4Е1С5Б+ОС+ОЛС	Е – 135 С – 90 ОЛС – 65	III	0,7	Е – 24 С – 25 Б – 25	Е – 26 С – 28 Б – 22	Перегнойная
ЕВ	Межевское (Родинское)	19 (35)	19	5Е5Б+С+ОС+ОЛС	Е – 65	I	0,7	Е – 18	Е – 16	Дерново-подзолистая
ЕЧ-2	Кологривское (Варзенгское)	74 (8)	2,6	7Е2Б1П	Е – 80	I	0,7	Е – 25 Б – 25 П – 24	Е – 24 Б – 22 П – 24	Дерново-подзолистая
ЕЧ-2	Кологривское (Варзенгское)	14 (35)	6,9	8Е2Б	Е – 85	II	0,8	Е – 20 Б – 20	Е – 20 Б – 18	Подзол
ЕЧ-2	Кологривское (Варзенгское)	25 (19)	5,7	5Е3Ос2Б	Е – 75	I	0,7	Е – 22	Е – 22	Дерново-подзолистая с вложенным субпрофилем дерново-подзола иллювиально-железистого
ЕЧ-2	Кологривское (Варзенгское)	14 (30)	8,3	10Е+Б+Ос	Е – 75	II	0,7	Е – 18	Е – 18	Подзолистая

*Оценено по лесотаксационным данным на время проведения исследования

**Оценено по почвенным разрезам

Примечание: Типы леса: ПЕБ – пихто-ельник бореально-мелкотравно-чернично-крупнопапоротниковый; ПЕР – пихто-ельник разнотравный; ЕЧ-1, ЕЧ-2 – ельник черничный; ЛЕКРП – липо-ельник крупнопапоротниковый; ЕБМ – ельник бореально-мелкотравный; ЕВ – ельник высокотравный.

Сомкнутость древесного полога составляет 0,4. Древесный ярус образует *Picea abies* с примесью *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens*. В подросте доминирует *Picea abies*. Травяно-кустарничковый ярус образуют *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Linnaea borealis*. С небольшим участием присутствуют бореальные виды *Trientalis europaea*, *Melampyrum pratense*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Luzula pilosa*, *Oxalis acetosella*. Среди мхов доминируют *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis*, *Polytrichum commune*. Травяно-кустарничковый ярус имеет проективное покрытие 80%, мохово-лишайниковый – 40%.

Липо-ельник крупнопапоротниковый описан в ядре заповедника «Кологривский лес» на трех удаленных друг от друга участках растительности, сформировавшихся в одинаковых условиях (Табл. 6–7, Приложение IV). На исследованных участках древесный ярус образуют *Picea abies* и *Tilia cordata* с небольшим участием *Abies sibirica*. Сомкнутость древесного полога варьирует от 0,4 до 0,6. Обильный подрост представлен широколиственными видами *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, а также хвойными: *Picea abies* и *Abies sibirica*. Ярус подлеска образуют *Sorbus aucuparia*, *Padus avium*, *Ribes rubrum*. Сообщество характеризуется ярко выраженной оконной мозаикой и наличием разновозрастных элементов ВПК. В напочвенном покрове доминируют крупный папоротник *Dryopteris dilatata*; виды бореального мелкотравья – *Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*, *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea* и неморальный вид *Stellaria holostea*. Среди представителей неморальной флоры встречаются *Milium effusum*, *Melica nutans*, *Cinna latifolia*, *Galium odoratum*, *Pulmonaria obscura*, *Carex digitata*, *Actaea spicata*. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 95%. Мохово-лишайниковый ярус имеет проективное покрытие 10% и образован *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*. Мхи приурочены к пристволовым повышениям деревьев и к элементам ВПК.

Ельник бореально-мелкотравный описан в Межевском районе; расположен на склоне надпойменной террасы левого берега р. Межи (Табл. 6–7, Приложение V). Исследованы три участка растительности, которые были

незначительно удалены друг от друга; располагались в пределах одного квартала и находились в сходных условиях. Древесный ярус имеет сомкнутость 0,4–0,5 и образован *Picea abies* с участием видов *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens*, *Populus tremula*. Ярус подлеска представлен *Sorbus aucuparia*, *Frangula alnus*. Подрост образуют *Picea abies*, *Betula pubescens*. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют бореальные виды *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*. Встречаются кустарнички *Vaccinium myrtillus*, *Linnaea borealis*. Мохово-лишайниковый ярус (покрытие 60%) образуют *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*, встречаются пятна из *Polytrichum* sp. и *Sphagnum* sp.

Ельник высокотравный описан в Межевском районе на территории проектируемого государственного природного заказника «Мичуг-Конюгский» (Табл. 6–7, Приложение VI) (Схема развития..., 2008). Исследования проведены на трех участках растительности, имеющих разную приуроченность к элементам мезорельефа. Ельник высокотравный приручьевого (первый участок) расположен на дне долины малого ручья с постоянным водотоком. Второй участок находится на плоском водоразделе в 500 м от р. Мичуг. Третий участок описан на склоне надпойменной террасы правого берега р. Мичуг. На исследованных участках в древесном ярусе доминирует *Picea abies*, встречается *Abies sibirica*, с меньшим обилием присутствуют *Betula pubescens*, *Salix caprea*, *Sorbus aucuparia*. Древесный ярус на всех трех участках не сомкнутый. Ярус подлеска образуют *Padus avium*, *Ribes nigrum*, *Lonicera xylosteum*, ярус подроста: *Picea abies* и *Abies sibirica*. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют виды высокотравья и крупные папоротники: *Aconitum septentrionale*, *Cirsium oleraceum*, *Filipendula ulmaria*, *Athyrium filix-femina*, *Diplazium sibiricum*, *Dryopteris dilatata*. В травяно-кустарничковом ярусе отмечено присутствие сибирских видов: *Cacalia hastata*, *Atragene sibirica*, *Crepis sibirica* и *Diplazium sibiricum*. Наличие в напочвенном покрове *Diplazium sibiricum*, являющегося объектом Красной книги Костромской области (Красная книга..., 2009), сближает этот тип леса с южнотаежными ельниками восточной части Восточно-Европейской равнины и среднетаежными

ельниками Предуралья (Абатуров и др., 1988). Нижний подъярус травяно-кустарничкового яруса образуют виды бореального мелкотравья: *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Rubus saxatilis*, *Circaea alpina* и неморальные виды: *Ajuga reptans*, *Pulmonaria obscura*, *Lathyrus vernus*, *Aegopodium podagraria*, *Paris quadrifolia*. В напочвенном покрове ЕВ приручьевого участка присутствуют виды переувлажненных местообитаний *Rubus humulifolius*, *Impatiens noli-tangere*, *Galium palustre*, *Geum rivale*, *Viola epipsila*. В ЕВ на водораздельном участке обнаружены редкие для Костромской области виды сосудистых растений *Rhizomatopteris sudetica* и *Cypripedium calceolus* (Иванова и др., 2013). В ЕВ на третьем участке встречены виды *Cacalia hastata*, *Campanula latifolia*, *Cinna latifolia*, *Crepis sibirica* и *Atragene sibirica* (Красная книга..., 2009; Иванова и др., 2013). Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса – 100%. На первом и втором участках в мохово-лишайниковом ярусе доминируют виды рода *Mnium*, также присутствуют сфагновые и печеночные мхи (покрытие 60%). На третьем участке доминируют *Polytrichum* sp., *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*, ближе к основанию склона преобладают *Mnium* sp., *Rhodobryum roseum* (покрытие 20%).

Ельник черничный-2 описан на территории заповедника «Кологривский лес» (Кологривский район) в четырех участках растительности (Табл. 6–7, Приложение III). Участки удалены друг от друга и расположены в трех кварталах заповедника. На всех четырех участках сомкнутость древесного полога невысокая (0,4) и в древесном ярусе доминирует *Picea abies*. В состав первого яруса также входят *Betula pubescens* и *Populus tremula*. Ярус подлеска образован *Sorbus aucuparia*. Подрост состоит из *Picea abies* и *Abies sibirica*. На всех участках абсолютным доминантом в травяно-кустарничковом ярусе является *Vaccinium myrtillus*. С разным обилием на трех участках встречается *Vaccinium vitis-idaea* и *Linnaea borealis*. На третьем участке проективное покрытие *Vaccinium vitis-idaea* достигает 25–50%.

В напочвенном покрове первого участка леса абсолютным доминантам является *Vaccinium myrtillus*, а также присутствуют виды бореального

мелкотравья. В моховом покрове доминируют зеленые мхи *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и виды рода *Sphagnum*.

В напочвенном покрове второго участка леса встречаются дернины *Calamagrostis arundinacea*. Бореальное мелкотравье представлено *Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea*, *Melampyrum sylvaticum*, *Melampyrum pratense*. Присутствуют папоротники *Dryopteris dilatata* и *Dryopteris carthusiana*. Покрытие травяно-кустарничкового яруса достигает 80–90%. Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса колеблется от 5 до 40%. Его образуют зеленые мхи *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и виды рода *Dicranum*.

На третьем участке леса травяно-кустарничкового ярус представлен наименьшим число видов сосудистых растений. Кроме кустарничков *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и *Linnaea borealis*, встречаются различные виды разнотравья: *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea*, *Equisetum sylvaticum*, *Melampyrum pratense*. Проективное покрытие зеленых мхов сильно варьирует (20–100%). Видовой состав мхов такой же, как на втором участке растительности.

В напочвенном покрове четвертого участка леса доминирует *Vaccinium myrtillus* и зеленые мхи. Травяно-кустарничковый ярус имеет покрытие 50–70%. Бореальные виды разнотравья представлены *Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Equisetum sylvaticum*, *Lycopodium annotinum*, *Goodyera repens*. Проективное покрытие мхов достигает 100%, здесь доминируют *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*.

ГЛАВА 3. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1. Методы сбора полевого материала по биомассе напочвенного покрова

Материал по биомассе напочвенного покрова собирали в 2011–2013 гг. в середине–конце июля каждого вегетационного сезона, в период наибольшего накопления биомассы растениями. Собран материал по биомассе напочвенного покрова в семи типах леса. Для сбора полевого материала в пихто-ельнике бореально-мелкотравно-чернично-крупнопапоротниковом (ПЕБ), пихто-ельнике разнотравном (ПЕР), ельнике черничном (Октябрьский р-н) (ЕЧ-1), закладывали по одной учетной площади; в липо-ельнике крупнопапоротниковом (ЛЕКРП), ельнике бореально-мелкотравном (ЕБМ), ельнике высокотравном (ЕВ), ельнике черничном (заповедник «Кологривский лес») (ЕЧ-2) – по 3–4 учетные площади размером 40×40 м (Табл. 8).

Таблица 8 – Число учетных площадей и площадок, заложенных для сбора биомассы в исследованных типах леса

Типы леса	Учетные площади (40×40 м)	Геоботанические описания (10×10 м)	Площадки с видовыми списками (25×25 см)	Площадки по надземной биомассе (25×25 см)	Площадки по подземной биомассе (25×25 см)
ПЕБ	1	6	27	20	10
ПЕР	1	3	20	20	10
ЕЧ-1	1	3	20	20	10
ЛЕКРП	3	12	51	51	51
ЕБМ	3	12	39	39	39
ЕВ	3	12	45	45	45
ЕЧ-2	4	12	55	55	55
ВСЕГО	16	60	257	250	220

Примечание: Типы леса: ПЕБ – пихто-ельник бореально-мелкотравно-чернично-крупнопапоротниковый; ПЕР – пихто-ельник разнотравный; ЕЧ-1, ЕЧ-2 – ельник черничный; ЛЕКРП – липо-ельник крупнопапоротниковый; ЕБМ – ельник бореально-мелкотравный; ЕВ – ельник высокотравный.

В пределах каждой учетной площади проводили геоботанические описания на площадках 100 м² по общепринятой методике (Смирнова и др., 2002). На площадках описывали проективное покрытие древесного, кустарникового, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов сообщества, для каждого вида в выделенном ярусе фиксировали его участие по шкале Браун-Бланке. Названия видов сосудистых растений даны по сводке С.К. Черепанова (1995); мохообразные определены до рода. Для мохообразных фиксировали информацию по общему проективному покрытию и обилию в мохово-лишайниковом ярусе.

Сбор биомассы в исследованных фитоценозах проходил с учетом мозаичной структуры напочвенного покрова. Мы выделяли пятна мозаики, образованные микрогруппировками видов. Микрогруппировки видов выделяли на каждой учетной площади по доминирующим видам сосудистых растений. Площадки закладывали в межкروновых и подкروновых пространствах с относительно выровненным микрорельефом. В каждом выделенном типе микрогруппировки закладывали не менее трех площадок 25×25 см, для которых составляли списки видов сосудистых растений и мохообразных с учетом их участия в баллах по шкале Браун-Бланке. Наибольшее число площадок закладывали в микрогруппировках, которые доминировали по проективному покрытию в напочвенном покрове сообщества и определяли его внешний облик.

На площадках для сбора биомассы срезали надземную часть сосудистых растений с разделением на виды; для мохообразных видовой состав не определяли. Надземные побеги кустарничков (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и др.) делили на многолетнюю фотосинтезирующую и многолетнюю нефотосинтезирующую части и листья. Побеги мхов отбирали без деления на фракции. На той же площадке выкапывали монолит размером 25×25 см на глубину корнеобитаемого слоя (20–25 см) с последующим разделением подземных частей сосудистых растений по видовой принадлежности

(Ярмишко и др., 2002а). Подземные части растений отбирали без деления на фракции.

Растения сушили в полевых условиях до воздушно-сухого состояния, далее в лабораторных условиях образцы высушивали в сушильном шкафу до абсолютно сухого состояния и взвешивали на электронных весах с пределом взвешивания 600 г, дискретностью 0,01 г.

При анализе для каждой площадки 25×25 см рассчитывали суммарную надземную, подземную и общую биомассу растений, которую переводили в граммы на квадратный метр (г/м²).

Оценку величины биомассы нижних ярусов растительности для типов леса на площадях 40×40 м проводили с учетом доли проективного покрытия, занимаемой каждым типом микрогруппировки. Для тех типов леса, в которых закладывали по 3–4 учетные площади, рассчитывали средние значения биомассы напочвенного покрова. Полученные расчетные значения общей биомассы напочвенного покрова в исследованных типах леса переводили в тонны на гектар (т/га).

3.2. Методы выделения микрогруппировок видов в напочвенном покрове исследованных типов леса

Методика выделения микрогруппировок видов в напочвенном покрове исследованных типов леса состояла из двух этапов. На первом этапе в полевых условиях в пределах заложенных учетных площадей 40×40 м мы выделяли микрогруппировки видов по доминированию одного или двух видов сосудистых растений. Вид считался доминантным, если имел внутри заложенной площадки 25×25 см участие 3–5 (50–100%) по шкале Браун-Бланке.

На этапе анализа весь набор заложенных площадок группировали по доминирующим видам сосудистых растений, по типам микрогруппировок; тип определяли по принадлежности доминирующих видов сосудистых

растений к одной или двум эколого-ценотическим группам (ЭЦГ). При решении задач оценки и анализа общих структурно-функциональных черт растительного покрова и при генерализованном описании растительности удобно использовать эколого-ценотические, как и другие в широком смысле функциональные группы растений (Смирнов и др., 2006). ЭЦГ объединяют виды, сходные по отношению к совокупности экологических факторов и приуроченные к сообществам того или иного типа. В работе была использована классификация ЭЦГ видов сосудистых растений, предложенная О.В. Смирновой и Л.Б. Заугольной на основе групп А.А. Ниценко (1969) и исторических свит Г.М. Зозулина (1973) и уточненная позже В.Э. Смирновым с соавторами (Смирнова и др., 2004б; Смирнов и др., 2006а, б, Смирнов, 2007) (Приложение VII). Мы использовали следующие ЭЦГ: бореальная (Br), неморальная (Nm), нитрофильная (Nt), боровая (Pn) группы, являющиеся группами собственно лесных видов, растущих под древесным пологом; высокотравные виды (TH), к которым относятся светолюбивые опушечные виды неморальной, бореальной и нитрофильной групп; луговые виды (Md); виды низинных болот, прибрежно-водные, внутриводные и виды свежего аллювия (Wt); виды олиготрофных болот (Olg) (Смирнова и др., 2004б, 2006а). У бореальных видов растений учитывали также жизненную форму. Бореальные виды растений дополнительно делили на две группы: 1) бореальные кустарнички и вечнозеленые травы (Br_k) и 2) бореальное мелкотравье (Br_m). Объемы выборок представлены в таблице 9.

Константность видов рассчитывали по балльной шкале: 1 класс – вид присутствовал не более чем на 20% площадок; 2 класс – от 20 до 40% площадок; 3 класс – от 40 до 60%; 4 класс – от 60 до 80%; 5 класс – более 80%. Виды, имеющие 4–5 классы константности, рассматривались как высококонстантные.

Таблица 9 – Число площадок 25×25 см, заложенных для учета надземной/подземной биомассы
напочвенного покрова в разных типах леса

Типы микрогруппировок	Индекс	Доминант микрогруппировки	Типы леса						
			ПЕБ	ПЕР	ЕЧ-1	ЛЕКРП	ЕВ	ЕБМ	ЕЧ-2
Бореальная	Br	<i>Oxalis acetosella</i>	2/0	5/3	3/2	6/6	–	15/15	3/3
		<i>Maianthemum bifolium</i>	2/2	–	3/2	6/6	–	6/6	–
		<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	2/1	–	3/1	9/9	–	3/3	–
Бореально-неморальная	BN	<i>Stellaria holostea</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Maianthemum bifolium</i>	–	6/4	–	6/6	–	3/3	–
Бореально-кустарничковая	Vm	<i>Vaccinium myrtillus</i>	6/3	–	9/5	3/3	–	9/9	34/34
	Lb	<i>Linnaea borealis</i>	–	–	–	–	–	–	3/3
Боровая	Pn	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	–	–	–	–	–	–	9/9
Злаковая	Gr	<i>Calamagrostis arundinacea</i>	–	–	–	–	–	–	3/3
Высокотравная	TH	<i>Athyrium filix-femina</i>	–	–	–	–	6/6	–	–
		<i>Diplazium sibiricum</i>	–	–	–	–	9/9	–	–
		<i>Aconitum septentrionale</i>	–	3/0	–	–	9/9	–	–
		<i>Cirsium oleraceum</i>	–	–	–	–	9/9	–	–
		<i>Filipendula ulmaria</i>	–	–	–	–	6/6	–	–
Крупнопапоротниковая	Lf	<i>Dryopteris dilatata</i>	8/4	6/3	2/0	21/21	6/6	3/3	3/3
		ВСЕГО	20/10	20/10	20/10	51/51	45/45	39/39	55/55

Примечание: Знак «–» означает отсутствие данного типа микрогруппировки в исследованном типе леса.

Типы леса см. Табл. 8.

3.3. Методы анализа растительности

Для оценки биоразнообразия были использованы геоботанические описания растительности, выполненные автором в исследованных типах леса в 2011–2013 гг. Для сопоставления изученных нами сообществ с темнохвойными сообществами Костромской области, исследованными подробно ранее в рамках экспедиций ЦЭПЛ РАН (Луговая, 2008, 2010), использованы геоботанические описания из базы данных FORUS (Smirnova et al., 2006). В анализ было включено 60 авторских описаний, которые выполнены нами в 2011–2013 гг. в Кологривском, Межевском и Октябрьском районах области, и 189 описаний, сделанных различными авторами в 2003–2004 гг. в темнохвойных лесах Межевского, Павинского, Вохомского, Кологривского, Мантуровского и Шарьинского районов области (Луговая, 2008, 2010). Все геоботанические описания были выполнены по общепринятой методике Браун-Бланке на площадках 100 м². Всего в анализе участвовало 249 описаний.

Типизацию описаний проводили с использованием эколого-фитоценотического подхода к классификации растительности (Ханина и др., 2002). Типы леса, выделенные автором по доминантной классификации, были объединены в типы леса по доминированию в напочвенном покрове одной или двух ЭЦГ видов.

Для уточнения типологии сообществ использовали непрямую ординацию описаний методом неметрического многомерного шкалирования (Non-metric Multidimensional Scaling, NMS) (McCune, Grace, 2002). Для интерпретации осей ординации строили векторы, отражающие корреляции между осями ординации и экологическими шкалами Э. Ландольта (Landolt et al., 2010).

Проведена совместная ординация всего массива данных:

- 1) 60 геоботанических описаний (2011–2013 гг.), типизированных автором;
- 2) 189 геоботанических описаний из базы данных FORUS, типизированных ранее (Луговая, 2008а, б, 2010).

Чтобы охарактеризовать сукцессионный статус исследованных типов леса, мы провели оценку структурного и видового разнообразия как одного из важных показателей степени их антропогенной преобразованности (Оценка и сохранение биоразнообразия..., 2000; Смирнова и др., 2004а). Для оценки видового разнообразия сообществ определяли видовую насыщенность (среднее число видов на площадке 100 м²), для оценки структурного разнообразия – строили спектры числа видов разных жизненных форм (деревья, кустарники, травы) и разных ЭЦГ.

Оценка разнообразия растительности исследованных типов леса проведена по 60 геоботаническим описаниям, сделанных автором.

3.4. Методы статистической обработки полевых данных по биомассе

Расчеты численных характеристик биомассы для типов микрогруппировок выполняли либо по исходным данным, либо по их преобразованным значениям: квадратным корням или логарифмам исходных значений, – преобразованиям, являющимися типичными для данных по биомассе (McCune, Grace, 2002).

Для каждого типа микрогруппировки строили ящиковые диаграммы (box plots) распределения анализируемых значений: на диаграммах нижняя и верхняя границы прямоугольников соответствуют первому и третьему квартилям, срединная линия – второму квартилю (медиане); длина вертикальных отрезков определена расстоянием от границы прямоугольника до наименьшего-наибольшего значения, попадающего в полуторный межквартильный размах от нижней-верхней границы прямоугольника.

Для визуального анализа данных выполняли ординацию площадок, заложенных для сбора биомассы растений, методом NMS (McCune, Grace, 2002). Ординацию проводили по данным участия видов сосудистых растений на площадках, а также по значениям надземной и подземной биомассы этих видов. Долю вариации, воспроизведенную двумя первыми осями NMS, рассчитывали по

методу, изложенному В. McCune и J.B. Grace (2002). Для интерпретации осей ординации строили векторы, отражающие корреляции между осями ординации и экологическими шкалами Э. Ландольта (Landolt et al., 2010). Ординационный анализ проводили по квадратным корням исходных значений биомассы, поскольку такое преобразование давало хорошо интерпретируемые результаты.

Анализ проведен по данным 250 площадок 25×25 см, на которых собрана надземная биомасса напочвенного покрова, 220 площадок, на которых собрана подземная биомасса, а также 257 площадок, для которых составлены списки видов растений с указанием их участия по шкале Браун-Бланке.

Для сравнения вариации биомассы напочвенного покрова на разных пространственных уровнях – тип леса, участок леса (учетная площадь 40×40 м) и микрогруппировка – выполняли трехфакторный иерархический дисперсионный анализ отдельно для значений надземной и подземной биомассы сосудистых растений по следующей модели: в качестве фактора верхнего уровня рассматривали тип леса (фиксированный эффект), в качестве вложенных факторов (случайные эффекты) – площадки 40×40 м и микрогруппировки. Для всех факторов рассчитывали компоненты дисперсии, оценивающие доли объясненной факторами вариации биомассы. В анализ включены площадки только тех типов леса, для которых были собраны данные на трех–четырех различных участках в пределах одного типа лесного сообщества (типы леса: липо-ельник крупнопапоротниковый, ельник бореально-мелкотравный, ельник высокотравный, ельник черничный-2). Для типов леса также были проведены попарные сравнения с помощью критерия Тьюки. Дисперсионный анализ проведен по данным 190 площадок 25×25 см, на которых собрана надземная и подземная биомасса сосудистых растений.

Расчеты проводили в среде статистического программирования R (R Core Team. R, 2012) и в системе PC-ORD (McCune, Mefford, 2011).

ГЛАВА 4. ТИПОЛОГИЯ И ОЦЕНКА БИОРАЗНООБРАЗИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ИССЛЕДОВАННЫХ ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ

4.1. Классификация растительных сообществ и ординация описаний

Типы леса, названия которым были исходно даны по доминантной классификации, были соотнесены с типами леса, соответствующим группам типов леса по эколого-фитоценотической классификации лесов Европейской России (Заугольнова, Морозова, 2004, 2006; Морозова, Заугольнова, 2008, <http://cepl.rssi.ru/bio/flora>) (Табл. 10).

Таблица 10 – Принадлежность исследованных сообществ к типам леса по доминантной и эколого-фитоценотической классификациям растительности

Типы леса по доминантной классификации	Доминирующая ЭЦГ	Типы леса по эколого-фитоценотической классификации
Пихто-ельник бореально-мелкотравно-чернично-крупнопапоротниковый (ПЕБ)	Br_m	Пихто-ельник бореально-мелкотравный (PcBr)
Пихто-ельник разнотравный (ПЕР)	Br_m, Nm	Пихто-ельник бореально-неморальный (PcBN)
Ельник черничный-1 (ЕЧ-1)	Br_k	Ельник бореально-кустарничковый (PcVm-1)
Липо-ельник крупнопапоротниковый (ЛЕКРП)	Lf	Ельник крупнопапоротниковый (PcLf)
Ельник бореально-мелкотравный (ЕБМ)	Br_m	Ельник бореально-мелкотравный (PcBr)
Ельник высокотравный (ЕВ)	ТН	Ельник высокотравный (PcH)
Ельник черничный-2 (ЕЧ-2)	Br_k	Ельник бореально-кустарничковый (PcVm-2)

Примечание: ЭЦГ: Br_m – бореально-мелкотравная, Br_k – бореально-кустарничковая, Nm – неморальная, Lf – крупнопапоротниковая, ТН – высокотравная.

Д.Л. Луговой (2010) ранее была проведена типизация лесных сообществ севера и северо-востока Костромской области (Кологривский, Чухломский,

Парфеньевский р-ны, ГПЗ «Кологривский лес» и его окрестности) с учетом эколого-ценотической структуры древесного и травяно-кустарничкового ярусов, по результатам которой были выделены четыре основные группы типов леса: 1) темнохвойная мелкотравно-зеленомошно-бореальная; 2) темнохвойная мелкотравно-неморально-бореальная; 3) широколиственно-темнохвойная неморально-бореальная; 4) широколиственно-темнохвойная высокотравная неморально-бореальная. Данные группы типов леса представляют собой разные стадии восстановительных сукцессий, две первые из которых являются сукцессионными этапами формирования лесов зонального типа. Две последние группы типов леса сукцессионно близки между собой и имеют набор признаков, который характеризует их как позднесукцессионный этап развития сообщества (Луговая, 2010).

По результатам типологии геоботанических описаний темнохвойных лесов Костромской области из базы данных FORUS (Smirnova et al., 2006) и авторских описаний мы выделили следующие типы леса:

1. Ельники/пихто-ельники бореально-мелкотравные (PcBr);
2. Ельники/пихто-ельники бореально-неморальные (PcBN);
3. Ельники/пихто-ельники бореально-кустарничковые (черничные) (PcVm);
4. Ельники/пихто-ельники бореально-высокотравные (PcH);
5. Ельники/пихто-ельники крупнопапоротниковые (PcLf).

По авторским описаниям также выделен тип крупнопапоротниковых ельников, в напочвенном покрове которого доминирует *Dryopteris dilatata*. Соответствие выделенных нами типов леса с результатами типологии Д.Л. Луговой (2010) приведены в таблице 11.

Ельники/пихто-ельники бореально-неморальные, выделенные по нашей типологии, мы соотнесли с широколиственно-темнохвойной неморально-бореальной группой типов леса, т.к. в древесном ярусе выделенного нами типа леса помимо темнохвойных видов (*Picea abies*, *Abies sibirica*), присутствовали широколиственные виды деревьев (*Tilia cordata*, *Acer platanoides*) (Табл. 11).

Таблица 11 – Соответствие выделенных типов леса группам типов леса северо-востока Костромской области (Луговая, 2010)

Группы типов леса (Луговая, 2010)	Типы леса (по геоботаническим данным из базы данных FORUS и авторским данным)	Признаки (Луговая, 2010)
Темнохвойная мелкотравно- зеленомошно- бореальная	Ельники/пихто-ельники бореально-мелкотравные; Ельники/пихто-ельники бореально-кустарничковые (черничные)	Одновозрастный древостой с плохо развитым подлеском. Бóльшее обилие имеют виды бореального мелкотравья, бореальные кустарнички и зеленые мхи.
Темнохвойная мелкотравно- неморально- бореальная		Характеризуются бóльшим видовым и структурным разнообразием, чем предыдущая группа типов леса. В эколого-ценотической структуре доминируют бореальные виды, но значительно обилие неморальных видов и высокотравья.
Широколиственно- темнохвойная неморально- бореальная	Ельники/пихто-ельники бореально-неморальные	Древесный ярус разновозрастный, часто с двумя подъярусами, развита парцеллярная структура и оконная динамика. Характеризуются высоким видовым и структурным разнообразием. В эколого-ценотической структуре бореальные виды не играют ведущей роли; их обилие равно суммарному обилию неморальных видов и высокотравья.
Широколиственно- темнохвойная высокотравная неморально- бореальная	Ельники/пихто-ельники бореально-высокотравные	Группа пойменных типов лесов. Древесный ярус разновозрастный, со сложной парцеллярной структурой и развитой оконной динамикой. Облик напочвенного покрова определяют виды высокотравья и неморальные виды, участие бореальных видов незначительно.
—	Ельники/пихто-ельники крупнопапоротниковые	Древесный ярус разновозрастный, со сложной парцеллярной структурой и развитой оконной динамикой. В напочвенном покрове доминируют виды крупных папоротников (<i>Dryopteris dilatata</i>). Незначительно участие видов бореального мелкотравья и неморальных видов. Обилие мхов незначительно.

Результаты ординации всего массива описаний с применением метода NMS приведены на рисунке 4А, Б. Две первые оси NMS воспроизводят примерно 77% вариации (1 ось – 58%, 2 ось – 19%). Результаты ординации всего массива описаний показывают, что геоботанические описания, составленные нами, расположены внутри более крупного массива данных; и выделенные типы сообществ, как по большому массиву данных, так и по малому, вполне соответствуют друг другу, т.е. исследованные нами массивы темнохвойных лесов являются вполне типичными для северо-востока Костромской области (Рис. 4.А, Б). Результаты ординации показывают довольно хорошее разделение описаний на группы по принадлежности к выделенным типам сообществ. Контрастные позиции относительно первой оси занимают группы описаний, относящиеся к ельникам бореально-кустарничковым и ельникам высокотравным (Рис. 4Б).

С первой осью NMS имеют высокую корреляцию три экологических фактора: кислотность почвы (R) ($r = -0,90$), богатство почвы элементами минерального питания (N) ($r = -0,87$) и увлажнение почвы (F) ($r = -0,72$). Со второй осью NMS имеет высокую корреляцию освещенность (L) ($r = 0,65$).

Таким образом, основными градиентами, вдоль которых варьирует растительность, являются почвенные факторы (кислотность, влажность и богатство почвы элементами минерального питания) и освещенность. Такие же градиенты по результирующим оценкам экологических факторов, рассчитанным по шкалам Г. Элленберга (Ellenberg et al., 1991), получены Д.Л. Луговой (2008): по ее данным, основными градиентами, определяющими видовое разнообразие лесных фитоценозов области, являются кислотность и богатство почвы элементами минерального питания, а также освещенность (Луговая, 2008а, б).

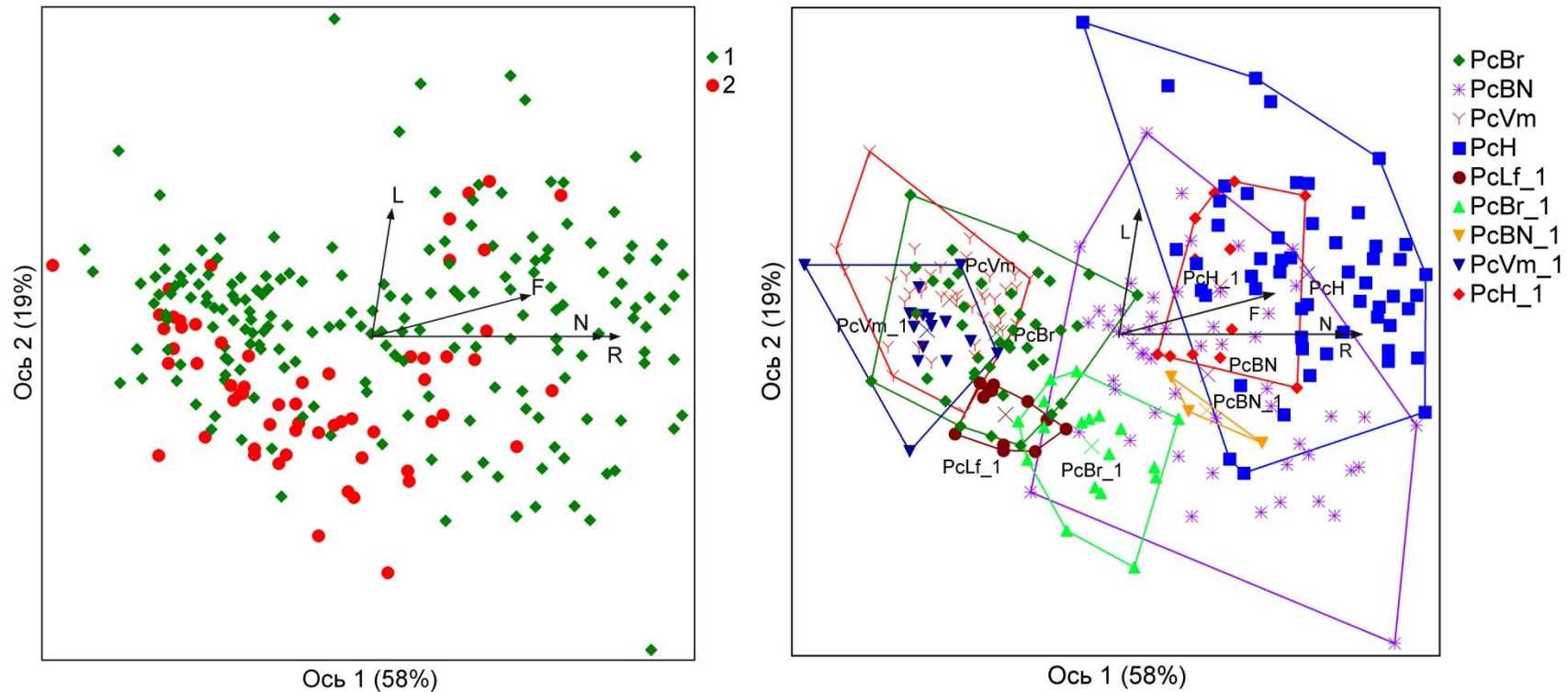


Рисунок 4 – Положение общего массива геоботанических описаний темных хвойных лесов Костромской области в первых двух осях NMS:

А – 1 – описания из базы данных FORUS; 2 – описания автора. Б – PcBr, PcBN, PcVm, PcH – описания, относящиеся к соответствующим типам леса, из базы данных FORUS; PcLf_1, PcBr_1, PcBN_1, PcVm_1, PcH_1 – описания автора, относящиеся к соответствующим типам леса.

Примечание: Типы леса см. Табл. 10. Векторы отражают корреляцию экологических характеристик видов, рассчитанных по шкалам Э. Ландольта (Landolt et al., 2010), усредненных по площадкам, с осями ординации: N – богатство почвы элементами минерального питания, F – увлажнение почвы, R – кислотность почвы, L – освещенность. Косым крестом отмечены центры групп описаний, относящихся к разным типам леса.

4.2. Оценка биоразнообразия растительности исследованных типов леса

Важными показателями, отражающими сукцессионный статус сообщества, является его структурное и видовое разнообразие. На завершающих этапах сукцессий таежные экосистемы характеризуются максимальным биологическим разнообразием, и в них практически отсутствуют следы антропогенных воздействий (Оценка..., 2000; Смирнова и др., 2004а).

К лесным сообществам, относящимся к более ранним этапам восстановления растительности южнотаежной зоны, относятся ельники бореально-мелкотравные и ельники бореально-кустарничковые (Луговая, 2010). Для них характерно наличие одновозрастного древостоя с доминированием одного или двух видов деревьев и слабо развитого подлеска. В напочвенном покрове доминируют виды бореального мелкотравья, бореальные кустарнички, минимально присутствие неморальных видов и значительно участие зеленых мхов. В южнотаежных лесах на заключительных этапах сукцессий, после смены нескольких поколений видов деревьев-эдификаторов, формируются широколиственно-темнохвойные бореально-неморальные травяные леса (Заугольнова, Морозова, 2004). Таким образом, выбранные нами типы леса имеют разный сукцессионный статус, но все они представляют зональный тип растительности исследуемого региона.

Результаты оценки разнообразия растительности исследованных нами типов леса показали, что видовая насыщенность травяно-кустарничкового яруса увеличивается в ряду $PcVm \rightarrow PcLf \rightarrow PcBr \rightarrow PcBN \rightarrow PcH$ (Табл. 12). Показатели видовой насыщенности для древесных видов в исследованных типах леса сходны между собой (4–5 видов на 100 м^2).

В травяно-кустарничковом ярусе ельника бореально-мелкотравного видовая насыщенность составила 15 видов на 100 м^2 , в ельнике бореально-кустарничковом – 11 видов (Табл. 12). По данным Д.Л. Луговой (2008), среднее число видов на площадку в сходных типах леса составляет 10 видов.

Таблица 12 – Показатели видового разнообразия растительности
исследованных типов леса

Типы леса		PcBr	PcBN	PcVm	PcH	PcLf
Число описаний		18	3	15	12	12
Видовая насыщенность сосудистых растений		21±5	33±5	15±3	35±3	19±3
Видовая насыщенность	деревьев	5±1	5±2	4±1	4±1	4±1
	кустарников	0	1±0	0	2±1	1±1
	кустарничков и трав	15±4	28±4	11±3	29±3	14±3

Примечание: Приведены средние значения числа видов на 100 м² и стандартные отклонения. Типы леса см. Табл. 10.

В ельнике бореально-неморальном видовая насыщенность травяно-кустарничкового яруса составила 28 видов (Табл. 12). По данным Д.Л. Луговой (2008), видовая насыщенность травяно-кустарничкового яруса в аналогичных сообществах составила сходное число – 26 видов. Близки значения видовой насыщенности травяно-кустарничкового яруса у ельника высокотравного (29 видов) и пихто-ельника бореально-неморального (28 видов) (Табл. 12). По данным Д.Л. Луговой (2008), видовая насыщенность травяно-кустарничкового яруса в широколиственно-темнохвойной высокотравной неморально-бореальной группе типов леса составляет 31 вид.

Обособленное положение в сукцессионном ряду занимает ельник крупнопапоротниковый (PcLf), который, несмотря на наличие разновозрастного древесного яруса с ярко выраженной оконной динамикой и наличием разновозрастных ВПК, имеет монодоминантный напочвенный покров, представленный *Dryopteris dilatata*. Данный вид папоротника способен на длительное время захватывать территорию (возраст корневищ папоротника может достигать 100 и более лет), не давая поселиться другим видам растений (Смирнова и др., 2011). Поэтому видовое богатство в крупнопапоротниковых типах сообществ, как правило, мало (Смирнова и др., 2011). Значение видовой насыщенности травяно-кустарничкового яруса в ельнике крупнопапоротниковом (14 видов) сходно с ельником бореально-мелкотравным (15 видов) и ельником бореально-кустарничковым (11 видов) (Табл. 12). Происхождение таких бедных

по видовому разнообразию сообществ, возможно, связано с предшествующими пирогенными нарушениями на больших по площади территориях (Смирнова и др., 2011).

По результатам анализа эколого-ценотических спектров (Рис. 5), построенных для исследованных типов леса, самой разнообразной эколого-ценотической структурой отличаются ельники высокотравные, в составе травяно-кустарничкового яруса которых встречены виды семи ЭЦГ,

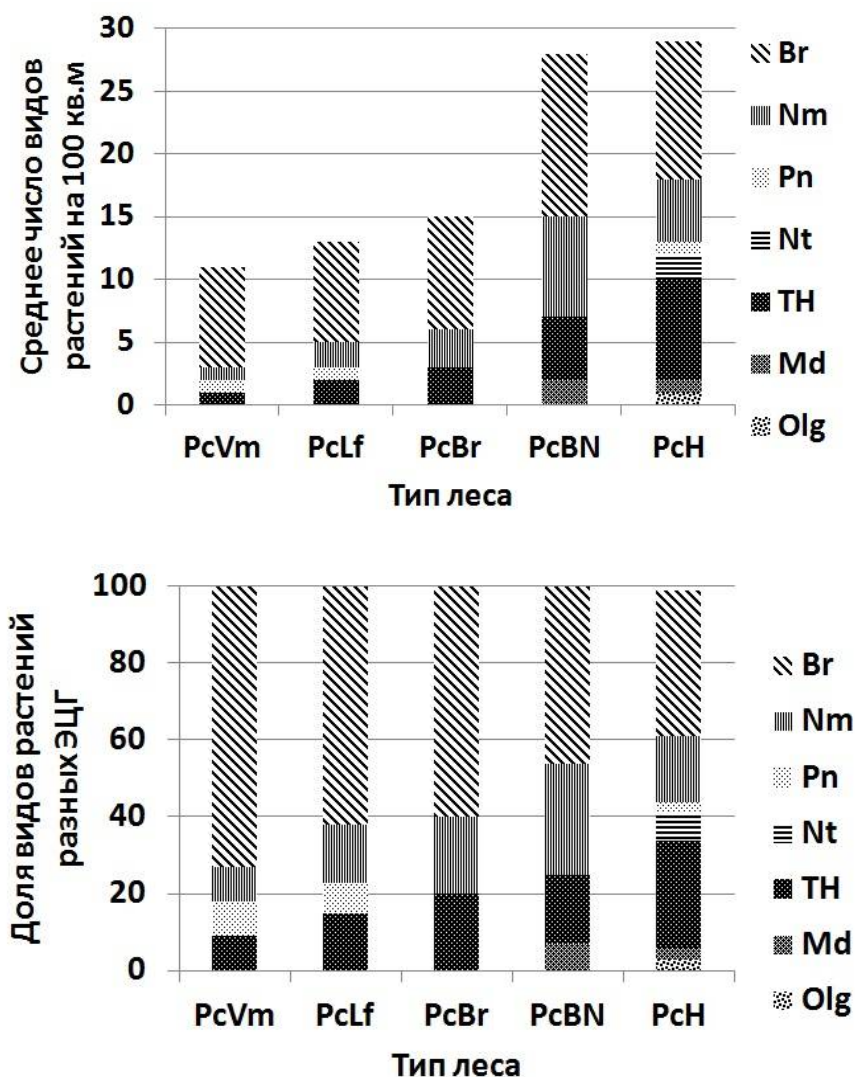


Рисунок 5 – Эколого-ценотическая структура травяно-кустарничкового яруса исследованных типов леса

Примечание: Типы леса см. Табл. 10. ЭЦГ: Br – бореальная, Nm – неморальная, Pn – боровая, Nt – нитрофильная, TH – высокотравная, Md – луговая, Olg – олиготрофная.

среди которых по участию доминируют бореальные и высокотравные виды. В остальных типах леса в образовании напочвенного покрова участвуют виды, относящиеся к трем–четырем ЭЦГ.

Участие видов бореальной ЭЦГ увеличивается в ряду $PcH \rightarrow PcBN \rightarrow PcBt \rightarrow PcLf \rightarrow PcVm$. Виды высокотравной ЭЦГ встречены во всех типах леса, но хорошо представлены по числу и обилию только в высокотравном и бореально-неморальном типах леса (Рис. 5).

Таким образом, результаты оценки биоразнообразия исследованных нами типов леса сходны с результатами, полученными Д.Л. Луговой (2008а, б, 2010). Наибольшие показатели видового богатства, видовой насыщенности и структурного разнообразия имеют сообщества широколиственно-темнохвойных высокотравных неморально-бореальных лесов, которым соответствуют описанные нами ельники высокотравные. Эти леса описаны нами преимущественно в малонарушенных долинных комплексах малых водотоков, занимающих пойменные местообитания; также описан участок высокотравного леса, который располагался на водоразделе. В этих лесах не обнаружено каких-либо следов пожаров, рубок и других антропогенных воздействий. Сообщества характеризуются наличием разновозрастного древостоя со сложной внутрипарцеллярной структурой и внутриценотической мозаичностью, что обеспечивает этим сообществам высокие показатели разнообразия растительного покрова.

ГЛАВА 5. ОЦЕНКА БИОМАССЫ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА В ИССЛЕДОВАННЫХ ТИПАХ ЛЕСА

5.1. Характеристика микрогруппировок видов, выделенных в напочвенном покрове исследованных типов леса

В напочвенном покрове исследованных типов леса по доминированию видов разных эколого-ценотических групп и жизненных форм мы выделили семь типов микрогруппировок (см. главу 3):

1. Бореально-мелкотравную (Br);
2. Бореально-неморальную (BN);
3. Бореально-кустарничковую (Vm и Lb);
4. Боровую (Pn);
5. Злаковую (Gr);
6. Крупнопапоротниковую (Lf);
7. Высокотравную (TH).

Примеры видов-доминантов микрогруппировок приведены в таблице 13.

Таблица 13 – Виды-доминанты типов микрогруппировок

№	Типы микрогруппировок	Индекс	Виды-доминанты
1	Бореально-мелкотравная	Br	<i>Oxalis acetosella</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Gymnocarpium dryopteris</i> , <i>Phegopteris connectilis</i>
2	Бореально-неморальная	BN	<i>Stellaria holostea</i> , <i>Oxalis acetosella</i>
3	Бореально-кустарничковая	Vm, Lb	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Linnaea borealis</i>
4	Боровая	Pn	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>
5	Злаковая	Gr	<i>Calamagrostis arundinacea</i>
6	Крупнопапоротниковая	Lf	<i>Dryopteris dilatata</i>
7	Высокотравная	TH	<i>Aconitum septentrionale</i> , <i>Athyrium filix-femina</i> , <i>Cirsium oleraceum</i> , <i>Diplazium sibiricum</i> , <i>Filipendula ulmaria</i>

При этом для типов микрогруппировок были описаны варианты, отличающиеся по доминирующим видам. С учетом доминирования одного или двух видов растений в микрогруппировке выделено 15 вариантов, представленных в таблице 14. Виды растений, которые являются абсолютными доминантами в напочвенном покрове фитоценозов, определяют облик самого сообщества и имеют высокие баллы константности в выделенных типах микрогруппировок (Табл. 14). Так к высококонстантным относятся виды бореального мелкотравья (*Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Gymnocarpium dryopteris*), которые образуют не только свои типы микрогруппировок, но и встречаются с высокой частотой в других типах, играя роль сопутствующих видов. Высокую константность имеют виды, являющиеся абсолютными доминантами в образуемых ими типах микрогруппировок: *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Linnaea borealis*, *Calamagrostis arundinacea*, *Dryopteris dilatata*, виды высокотравья (*Aconitum septentrionale*, *Cirsium oleraceum* и др.) (Табл. 14).

Таблица 14 – Доминантные и высококонстантные виды растений, образующие микрогруппировки видов

Типы микрогруппировок	Индекс	Вариант микрогруппировки (основной доминант)	Участие и константность видов в составе микрогруппировки		
			Вид	Балл участия *	Константность** (%)
Бореально-мелкотравная	Br	<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	5	94
			<i>Oxalis acetosella</i>	4	89
			<i>Maianthemum bifolium</i>	3	83
		<i>Maianthemum bifolium</i>	<i>Maianthemum bifolium</i>	5	100
			<i>Oxalis acetosella</i>	3	100
		<i>Oxalis acetosella</i>	<i>Oxalis acetosella</i>	5	100
			<i>Maianthemum bifolium</i>	4	61
Бореально-неморальная	BN	с дом. <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Stellaria holostea</i>	<i>Oxalis acetosella</i>	4	87
			<i>Stellaria holostea</i>	5	73
		<i>Pulmonaria obscura</i>	<i>Pulmonaria obscura</i>	5	100

Продолжение таблицы 14

Типы микрогруппировок	Индекс	Вариант микрогруппировки (основной доминант)	Участие и константность видов в составе микрогруппировки		
			Вид	Балл участия *	Константность ** (%)
Бореально-кустарничковая	Vm	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>	5	100
	Lb	<i>Linnaea borealis</i>	<i>Linnaea borealis</i>	4	100
			<i>Oxalis acetosella</i>	4	100
Боровая	Pn	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	5	100
Злаковая	Gr	<i>Calamagrostis arundinacea</i>	<i>Calamagrostis arundinacea</i>	5	100
Крупнопапоротниковая	Lf	<i>Dryopteris dilatata</i>	<i>Dryopteris dilatata</i>	5	100
			<i>Oxalis acetosella</i>	3	77
Высокотравная	TH	<i>Athyrium filix-femina</i>	<i>Athyrium filix-femina</i>	5	100
		<i>Aconitum septentrionale</i>	<i>Aconitum septentrionale</i>	5	100
		<i>Cirsium oleraceum</i>	<i>Cirsium oleraceum</i>	5	100
		<i>Diplazium sibiricum</i>	<i>Diplazium sibiricum</i>	5	100
		<i>Filipendula ulmaria</i>	<i>Filipendula ulmaria</i>	5	100

*Баллы участия по шкале Браун-Бланке; приведены виды с баллом участия 3–5

**Приведены виды с 4–5 классом константности в микрогруппировке

Встречаемость микрогруппировок напочвенного покрова в разных типах исследованных лесов представлена в таблице 15. Абсолютное сходство по составу микрогруппировок имеют ельник бореально-мелкотравный и ельник крупнопапоротниковый. Но доминируют в них по покрытию, определяя облик сообщества, разные типы микрогруппировок: бореально-мелкотравная и крупнопапоротниковая. Самое высокое разнообразие микрогруппировок (8 типов) отмечено в ельнике бореально-кустарничковом.

Бореально-мелкотравная микрогруппировка (Br) была встречена во всех типах леса, кроме ельника высокотравного. В ельнике высокотравном виды бореального мелкотравья располагались только на элементах ветровальных почвенных комплексов и на пристволовых повышениях, на которых мы не закладывали площадки. Выделены микрогруппировки с доминированием

Таблица 15 – Встречаемость микрогруппировок в напочвенном покрове
исследованных типов леса

Типы леса	Тип микрогруппировки (индекс) - вариант микрогруппировки (доминирующий вид)	Число вариантов микрогруппировок
Ельник бореально-мелкотравный (PcBr)	Br – <i>Gymnocarpium dryopteris</i> Br – <i>Oxalis acetosella</i> Br – <i>Maianthemum bifolium</i> BN – <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Stellaria holostea</i> Vm – <i>Vaccinium myrtillus</i> Lf – <i>Dryopteris dilatata</i>	6
Пихто-ельник бореально-неморальный (PcBN)	Br – <i>Oxalis acetosella</i> BN – <i>Pulmonaria obscura</i> BN – <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Stellaria holostea</i> Lf – <i>Dryopteris dilatata</i> TH – <i>Athyrium filix-femina</i>	5
Ельник бореально-кустарничковый (PcVm)	Br – <i>Gymnocarpium dryopteris</i> Br – <i>Oxalis acetosella</i> Br – <i>Maianthemum bifolium</i> Vm – <i>Vaccinium myrtillus</i> Lb – <i>Linnaea borealis</i> Gr – <i>Calamagrostis arundinacea</i> Pn – <i>Vaccinium vitis-idaea</i> Lf – <i>Dryopteris dilatata</i>	8
Ельник крупнопапоротниковый (PcLf)	Br – <i>Gymnocarpium dryopteris</i> Br – <i>Oxalis acetosella</i> Br – <i>Maianthemum bifolium</i> BN – <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Stellaria holostea</i> Vm – <i>Vaccinium myrtillus</i> Lf – <i>Dryopteris dilatata</i>	6
Ельник высокотравный (PcTH)	Lf – <i>Dryopteris dilatata</i> TH – <i>Athyrium filix-femina</i> TH – <i>Aconitum septentrionale</i> TH – <i>Cirsium oleraceum</i> TH – <i>Diplazium sibiricum</i> TH – <i>Filipendula ulmaria</i>	6

Oxalis acetosella, *Maianthemum bifolium* и папоротника – *Gymnocarpium dryopteris*. В их составе также присутствуют бореальные виды – *Trientalis europaea*, *Luzula pilosa*, *Linnaea borealis*, а также неморальные виды – *Carex digitata*, *Stellaria holostea*, *Stellaria nemorum*. Моховой покров образуют виды-доминанты *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*.

Бореально-неморальная микрогруппировка (BN) присутствует в напочвенном покрове пихто-ельника бореально-неморального, ельника бореально-

мелкотравного и ельника крупнопапоротникового. В ельнике бореально-неморальном эту микрогруппировку образуют бореальные виды *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Equisetum sylvaticum*, неморальные виды *Stellaria holostea*, *Pulmonaria obscura*. В ельниках бореально-мелкотравном и крупнопапоротниковом эта микрогруппировка представлена *Stellaria holostea*, *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*.

Бореально-кустарничковая микрогруппировка с преобладанием *Vaccinium myrtillus* (Vm) доминирует в напочвенном покрове ельника бореально-кустарничкового (Межевской и Кологривский р-ны), присутствует в ельниках бореально-мелкотравном (PcBr) и крупнопапоротниковом (PcLf). Ее образуют *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Linnaea borealis*, *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*. Вариант бореально-кустарничковой микрогруппировки с преобладанием *Linnaea borealis* (Lb) встречен в напочвенном покрове ельника бореально-кустарничкового (заповедник «Кологривский лес»). Здесь доминирует *Linnaea borealis*, роль сопутствующих видов выполняют *Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*.

Боровая микрогруппировка (Pn) присутствует в напочвенном покрове ельника бореально-кустарничкового (заповедник «Кологривский лес»). В микрогруппировке доминирует *Vaccinium vitis-idaea*. В составе микрогруппировки обычны *Vaccinium myrtillus*, *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea*.

Злаковая микрогруппировка (Gr) встречена в напочвенном покрове ельника бореально-кустарничкового (заповедник «Кологривский лес»). Ее образует *Calamagrostis arundinacea*, который принадлежит к боровой ЭЦГ. Мы выделили эту микрогруппировку в отдельный тип с учетом жизненной формы доминанта. В составе микрогруппировки встречаются *Vaccinium myrtillus*, *Linnaea borealis*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea*.

В отдельный крупнопапоротниковый (Lf) тип была выделена микрогруппировка с доминированием единственного вида *Dryopteris dilatata*. Данный вид папоротника может доминировать в напочвенном покрове, образуя

специфические крупнопапоротниковые типы сообществ (Смирнова и др., 2006а, 2011). Эта микрогруппировка была встречена во всех исследованных типах леса и имеет высокое обилие в напочвенном покрове ельника крупнопапоротникового. В микрогруппировках с доминированием *Dryopteris dilatata* присутствуют *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*, способные выдерживать сильное затенение и корневую конкуренцию с крупным папоротником.

Высокотравная микрогруппировка (ТН) доминирует в напочвенном покрове ельника высокотравного. Обычно она образована тремя подъярусами травяной растительности. Первый подъярус сложен доминантными видами *Aconitum septentrionale*, *Athyrium filix-femina*, *Cirsium oleraceum*, *Diplazium sibiricum*, *Filipendula ulmaria*. Второй подъярус состоит из *Aegopodium podagraria*, *Geum rivale*, *Pulmonaria obscura*, *Lathyrus vernus*, *Equisetum sylvaticum*. Третий подъярус представлен *Circaea alpina*, *Galium odoratum*, *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Stellaria holostea*.

5.2. Биомасса вариантов микрогруппировок, выделенных по доминированию видов сосудистых растений

Микрогруппировки, выделенные по доминирующим в них видам сосудистых растений, можно разделить на две группы:

1. Микрогруппировки, где доминирование проявлялось особенно ярко, например, в бореально-мелкотравном и высокотравном типах;
2. Микрогруппировки, где доминирование было либо неярым (как в случае с бореально-неморальным типом), либо доминировал всегда один вид – *Vaccinium myrtillus* в бореально-кустарничковом или *Dryopteris dilatata* в крупнопапоротниковом типах микрогруппировок.

Анализ значений биомассы в микрогруппировках, выделенных по доминированию видов в напочвенном покрове (Рис. 6), показал высокое сходство значений надземной и подземной биомассы для всех площадок с доминированием

разных видов бореального мелкотравья (*Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Gymnocarpium dryopteris*), что подтверждает правомерность выделения бореально-мелкотравной микрогруппировки как отдельного обобщенного типа.

Для площадок с доминированием видов высокотравья также отмечается большое сходство значений биомассы, причем по надземной биомассе это сходство проявляется в большей степени, чем по значениям подземной биомассы. Площадки с доминированием *Athyrium filix-femina* так же, как и площадки с доминированием папоротника *Diplazium sibiricum*, мы отнесли к высокотравному типу, т.к. эти виды не образуют отдельные сообщества, а принимают участие в образовании напочвенного покрова в высокотравных типах леса. Отличается биомасса бореально-кустарничковой микрогруппировки с доминированием *Linnaea borealis*, значение медианы которой выше, чем у бореально-мелкотравной, и ниже, чем у бореально-кустарничковой с доминированием *Vaccinium myrtillus* группировок. Площадки с доминированием злака *Calamagrostis arundinacea* сходны по биомассе с высокотравными площадками. Сходны по надземной и подземной биомассе площадки с доминированием кустарничков *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*.

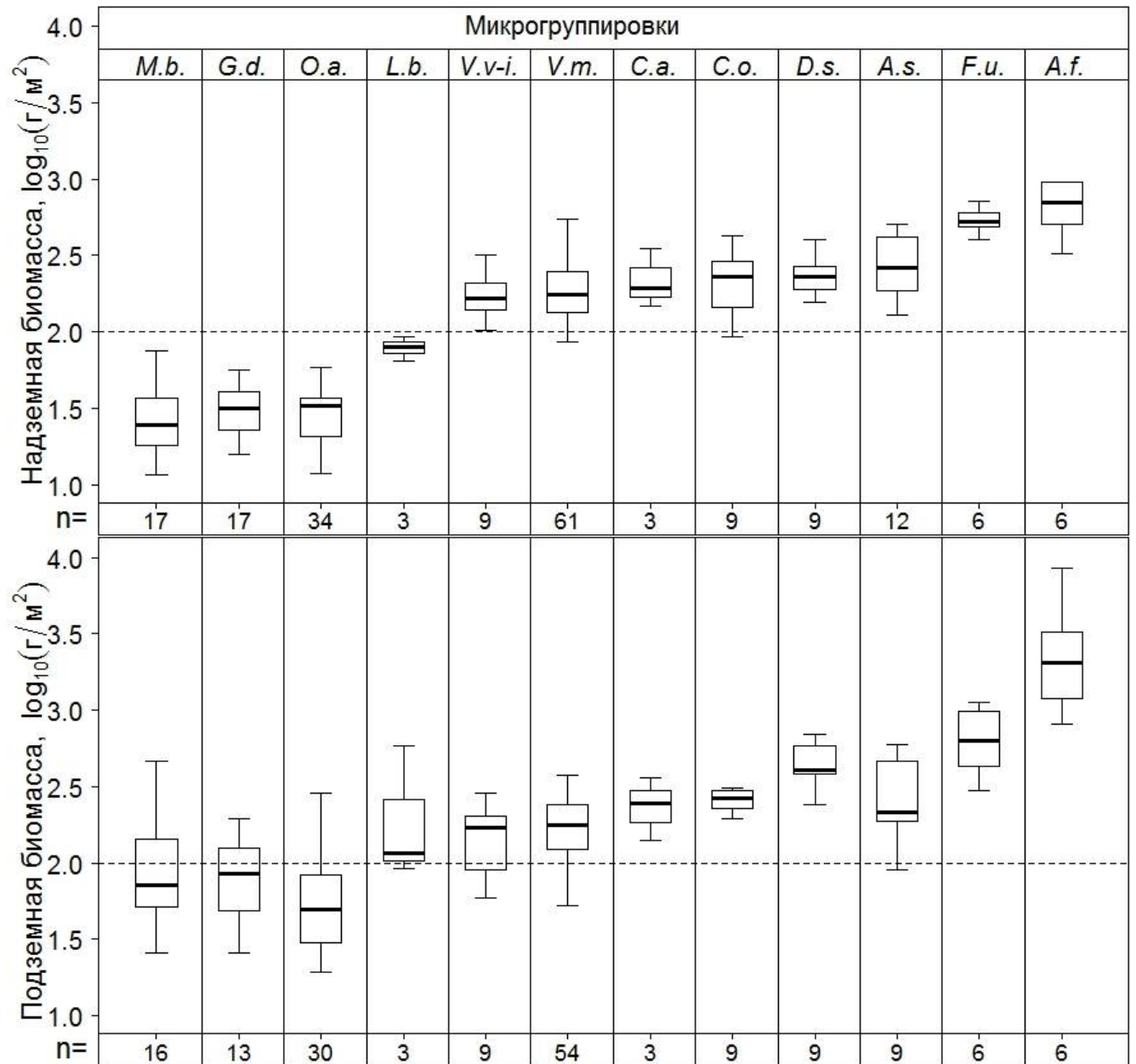


Рисунок 6 – Надземная и подземная биомасса микрогруппировок, выделенных по доминированию видов сосудистых растений

Примечание: Числа под осью означают величину выборки (число площадок). Типы микрогруппировок: бореально-мелкотравная (Br) с дом. *M.b.* – *Maianthemum bifolium*, *G.d.* – *Gymnocarpium dryopteris* и *Phegopteris connectilis*, *O.a.* – *Oxalis acetosella*; бореально-кустарничковая (Vm, Lb) с дом. *L.b.* – *Linnaea borealis*, *V.m.* – *Vaccinium myrtillus*; боровая (Pn) с дом. *V.v-i.* – *Vaccinium vitis-idaea*; злаковая (Gr) с дом. *C.a.* – *Calamagrostis arundinacea*; высокотравная (Th) с дом. *C.o.* – *Cirsium oleraceum*, *D.s.* – *Diplazium sibiricum*, *A.s.* – *Aconitum septentrionale*, *F.u.* – *Filipendula ulmaria*, *A.f.* – *Athyrium filix-femina*.

Доминантные виды сосудистых растений вносят основной вклад в общую биомассу микрогруппировок (Рис. 7). Доля надземной биомассы *Oxalis acetosella* в микрогруппировках, где она выступает в роли доминанта, достигает 60%. Надземная биомасса видов-доминантов *Maianthemum bifolium* и *Gymnocarpium dryopteris* достигает 80% от общей биомассы микрогруппировки. Доля биомассы кустарничка *Vaccinium myrtillus* и видов высокотравья в микрогруппировках близка к 90–100% (Рис. 7–8).

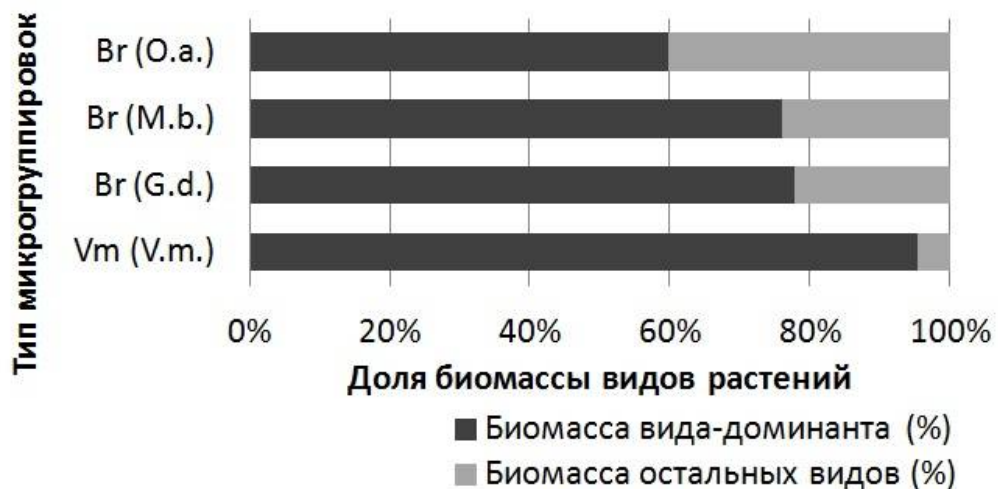


Рисунок 7 – Долевое участие доминантных видов бореального мелкотравья и кустарничка *Vaccinium myrtillus* в образовании общей биомассы выделенных типов микрогруппировок. Типы микрогруппировок см. Рис. 6

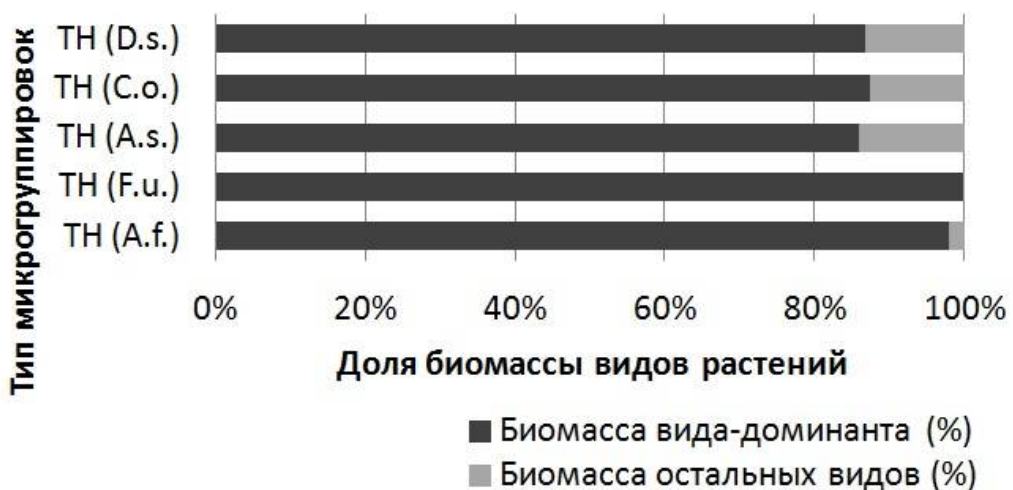


Рисунок 8 – Долевое участие доминантных видов высокотравья в образовании общей биомассы выделенных типов микрогруппировок. Типы микрогруппировок см. Рис. 6

Виды высокотравья отличаются самыми высокими значениями надземной и подземной биомассы (Табл. 16). Средняя надземная биомасса высокотравных видов растений возрастает в ряду *Diplazium sibiricum* → *Cirsium oleraceum* → *Aconitum septentrionale* → *Dryopteris dilatata* → *Filipendula ulmaria* → *Athyrium filix-femina*. Средняя подземная биомасса высокотравных видов растений возрастает в ряду *Cirsium oleraceum* → *Aconitum septentrionale* → *Diplazium sibiricum* → *Filipendula ulmaria* → *Dryopteris dilatata* → *Athyrium filix-femina*.

Таблица 16 – Надземная и подземная биомасса высокотравных видов и крупных папоротников в микрогруппировках с доминированием этих видов в напочвенном покрове ельника высокотравного (абсолютно сухой вес, г/м²)

Виды растений	Надземная биомасса	Подземная биомасса
<i>Diplazium sibiricum</i>	207,02±83,19	389,16±128,60
<i>Cirsium oleraceum</i>	213,23±112,39	184,64±69,46
<i>Aconitum septentrionale</i>	254,81±137,97	231,00±127,92
<i>Dryopteris dilatata</i>	283,02 ±128,42	1131,83±668,87
<i>Filipendula ulmaria</i>	538,24±104,64	691,25±342,21
<i>Athyrium filix-femina</i>	1104,96±1229,58	2916,08±2826,93

Примечание: среднее арифметическое ± стандартное отклонение.

Таким образом, среди видов крупнотравья лидерами по значениям надземной биомассы являются *Filipendula ulmaria* и *Athyrium filix-femina*, по значениям подземной биомассы – крупные папоротники *Dryopteris dilatata* и *Athyrium filix-femina*.

Результаты проведенного анализа показали отсутствие значимых различий по биомассе между микрогруппировками, образованными доминантными видами сосудистых растений одной ЭЦГ, что позволило нам выделить два обобщенных типа микрогруппировок: бореально-мелкотравную и высокотравную.

5.3. Биомасса микрогруппировок, выделенных по доминированию эколого-ценотических групп видов

Ординация площадок

Результаты ординации площадок 25×25 см в двух первых осях NMS (Рис. 9) показали достаточно хорошее разделение всей совокупности площадок на выделенные типы микрогруппировок по значениям надземной и подземной биомассы и баллам участия видов сосудистых растений. Две первые оси NMS на всех трех графиках воспроизводят примерно 50% вариации (А – 55 %, Б – 51 %, В – 53 %). Первая ось NMS хорошо коррелирует с факторами кислотности почвы (R) ($r = -0,66$) и переменной увлажнения (W) ($r = 0,75$). Со второй осью коррелируют факторы богатства почвы питательными веществами (N) ($r = 0,60$) и освещенности (L) ($r = 0,60$) (Рис. 9А).

Результаты ординации площадок по значениям надземной и подземной биомассы видов (Рис. 9Б, В) показывают пространственную обособленность высокотравной (ТН) и крупнопоротниковой (Lf) микрогруппировок от других типов. Значительно перекрываются между собой бореально-мелкотравная (Br) и бореально-неморальная (BN) микрогруппировки. Отдельные облака образуют бореально-кустарничковая (Vm) и боровая (Pn) микрогруппировки, не перекрываясь между собой. Бореально-кустарничковая (Lb) и злаковая (Gr) микрогруппировки перекрываются с облаками других типов.

Крайние позиции по отношению к первой оси занимают высокотравная (ТН) и бореально-кустарничковая (Vm) микрогруппировки, которые сложены видами, занимающими в шкалах Э. Ландольта (Landolt et al., 2010) контрастные позиции по отношению к вышеперечисленным факторам. С площадками типа Br частично перекрываются площадки типов BN и Lf, что объясняется, по-видимому, практически постоянным наличием в составе последних бореальных видов *Oxalis acetosella* и *Maianthemum bifolium*. Кроме экологических факторов, в последней редакции шкал Э. Ландольта (Landolt et al., 2010) есть возможность оценивать показатели, отражающие особенности биологии видов растений.

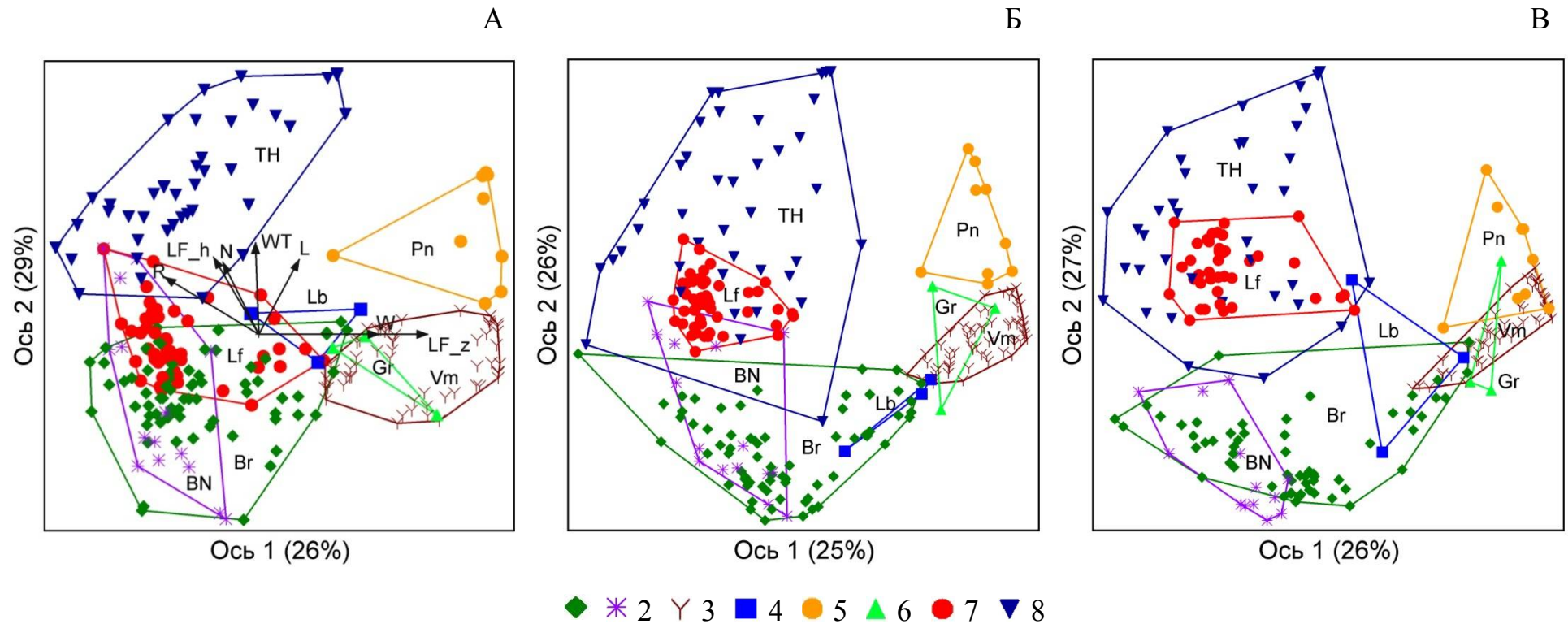


Рисунок 9 – Положение площадок 25×25 см в первых двух осях NMS:

А – ординация по балльным значениям участия видов сосудистых растений; Б – ординация по значениям надземной биомассы видов сосудистых растений; В – ординация по значениям подземной биомассы видов сосудистых растений

Примечание: Типы микрогруппировок: 1 – бореально-мелкотравная (Br), 2 – бореально-неморальная (BN), 3 – бореально-кустарничковая (Vm), 4 – бореально-кустарничковая (Lb), 5 – боровая (Pn), 6 – злаковая (Gr), 7 – крупнопапоротниковая (Lf), 8 – высокотравная (TH). Векторы на Рис. 9А отражают корреляцию экологических и биологических характеристик видов, рассчитанных по шкалам Э. Ландольта (Landolt et al., 2010), усредненных по площадкам, с осями ординации: N – богатство почвы элементами минерального питания, R – кислотность почвы, L – освещенность, WT – глубина прорастания корней, LF_h – процент долгоживущих гемикриптофитов, LF_z – процент одревесневающих хамефитов.

Расчеты показали наличие высокой корреляции первой оси ординации с процентом одревесневающих хамефитов (LF_z) ($r = 0,89$), второй оси – с процентом долгоживущих гемикриптофитов (LF_h) ($r = 0,58$). *Vaccinium myrtillus*, являясь одревесневающим хамефитом, имеет максимальную связь с первой осью NMS ($r = 0,82$), и площадки, относящиеся к бореально-кустарничковому типу, занимают крайнюю правую позицию на ординационной диаграмме. *V. vitis-idaea* тоже имеет высокую связь с первой осью ординации ($r = 0,56$), и площадки с ее участием образуют отдельное облако, занимая крайнюю позицию по отношению к первой оси.

Результаты ординации площадок по значениям надземной и подземной биомассы (Рис. 9Б, В) отличаются от результатов ординации площадок по баллам участия видов (Рис. 9А) тем, что площадки, относящиеся к типам Lf и ТН, образуют отдельные облака, значительно перекрываясь между собой (Lf группа находится внутри ТН группы), но не перекрываясь с площадками других типов. Положение на ординационной диаграмме остальных площадок по значениям надземной и подземной биомассы (Рис. 9Б, В) сходно с ординацией площадок по баллам участия видов (Рис. 9А): перекрываются между собой Br, BN и Lb группы.

Таким образом, полученные результаты говорят об относительно высокой обособленности высокотравной (ТН), крупнопапоротниковой (Lf), а также бореально-кустарничковой (Vm) и боровой (Pn) микрогруппировок по значениям биомассы произрастающих на них видов и о сходстве площадок остальных типов по значениям надземной и подземной биомассы видов сосудистых растений.

В дальнейший анализ мы не включили два типа микрогруппировок из-за малого объема собранных по ним данных: боровую (Pn) и злаковую (Gr), а также вариант бореально-кустарничковой микрогруппировки с доминированием *Linnaea borealis* (Lb). В анализе будут участвовать пять основных типов микрогруппировок:

1. Бореально-мелкотравная (Br);
2. Бореально-неморальная (BN);
3. Бореально-кустарничковая (Vm);

4. Крупнопапоротниковая (Lf);
5. Высокотравная (ТН).

Анализ биомассы микрогруппировок

Для перечисленных типов микрогруппировок выполнен сравнительный анализ общей, надземной и подземной биомассы (Табл. 17). Анализ значений биомассы сосудистых растений и мохообразных в микрогруппировках разных типов (Табл. 17, Рис. 10) свидетельствует о сходстве бореально-мелкотравного и бореально-неморального типов микрогруппировок, при минимальных значениях биомассы; относительной обособленности крупнопапоротникового и высокотравного типов при максимальной биомассе; промежуточном положении бореально-кустарничкового типа.

В изученных еловых лесах общая биомасса сосудистых растений увеличивается почти в четырнадцать раз в ряду от бореально-мелкотравной, бореально-неморальной, бореально-кустарничковой к высокотравной и крупнопапоротниковой микрогруппировкам (Табл. 17). Наибольшим сходством по биомассе сосудистых растений обладают бореально-мелкотравная и бореально-неморальная микрогруппировки. Значения биомассы сосудистых растений для остальных типов микрогруппировок почти не пересекаются.

Таблица 17 – Биомасса растений в разных типах микрогруппировок (абсолютно сухой вес, г/м²)

Типы микрогруппировок	Биомасса сосудистых растений			Общая биомасса мхов
	надземная	подземная	общая	
Br	30,64±1,60	85,02±9,98	109,22±7,48	40,36±7,26
BN	47,30±5,77	69,54±10,45	118,02±16,08	19,52±10,54
Vm	198,76±12,01	193,72±14,71	378,04±21,36	70,23±12,31
ТН	426,50±82,24	801,24±224,04	1250,61±308,96	23,69±3,96
Lf	290,37±18,02	1163,81±102,48	1485,33±121,05	12,75±4,00
Число площадок	250	220	213	108

Примечание: в таблице приведены средние значения биомассы и ошибки среднего. Типы микрогруппировок: Br – бореально-мелкотравная, BN – бореально-неморальная, Vm – бореально-кустарничковая, ТН – высокотравная, Lf – крупнопапоротниковая.

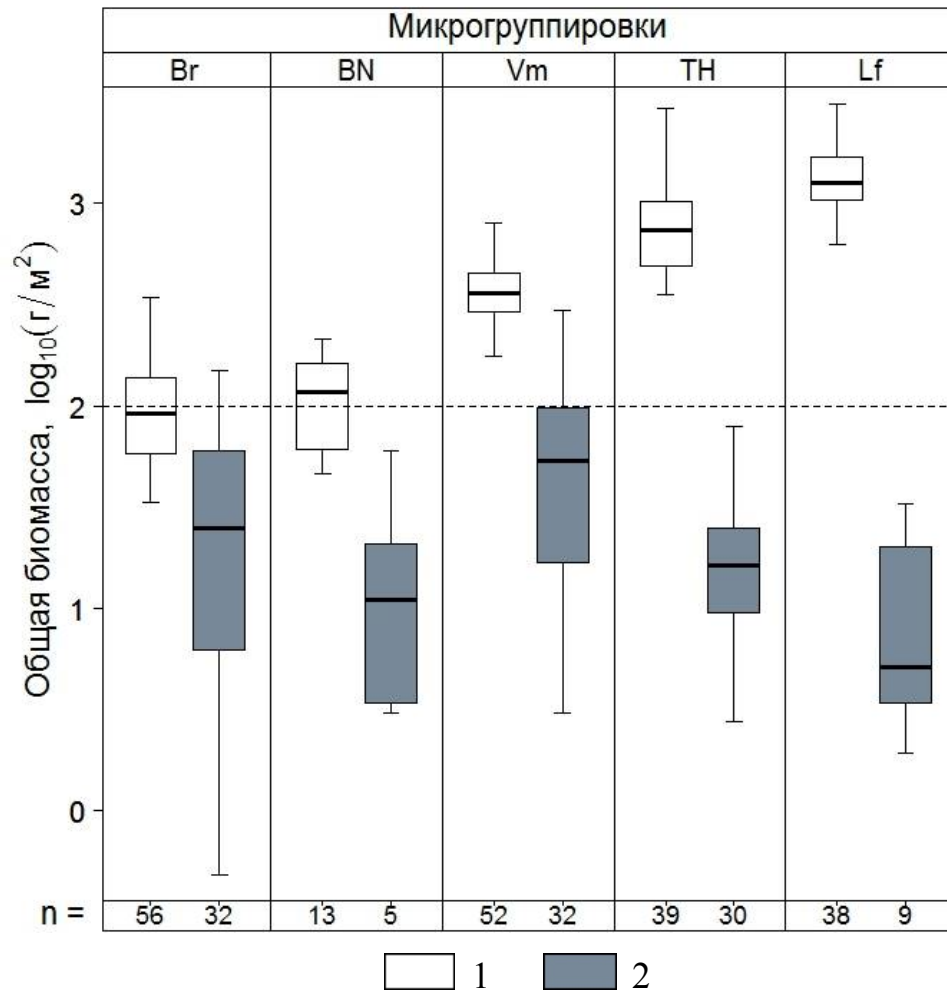


Рисунок 10 – Общая биомасса сосудистых растений (1) и мохообразных (2) на площадках по типам микрогруппировок. Числа под осью означают величину выборки (число площадок). Типы микрогруппировок см. в Табл. 17

Общая биомасса мохообразных различается между типами микрогруппировок в несколько меньшей степени, чем значения биомассы сосудистых растений. Максимальна биомасса мхов в бореально-кустарничковой микрогруппировке, на втором месте бореально-мелкотравная микрогруппировка. Во всех исследованных микрогруппировках биомасса мохообразных имеет значительный разброс значений. В наибольшей степени она варьирует на площадках в бореально-мелкотравной микрогруппировке, что обусловлено, вероятно, различным видовым составом и различным участием мохообразных в этой микрогруппировке в разных типах леса (Табл. 17, Рис. 10).

Надземная биомасса сосудистых растений возрастает в ряду типов микрогруппировок $Br \rightarrow BN \rightarrow Vm \rightarrow Lf \rightarrow TH$. Подземная биомасса сосудистых растений возрастает так же, как и общая биомасса, в ряду типов микрогруппировок $Br \rightarrow BN \rightarrow Vm \rightarrow TH \rightarrow Lf$ (Табл. 17, Рис. 11).

В целом по нашим данным значения как надземной, так и подземной биомассы сходны в бореально-мелкотравной и бореально-неморальной микрогруппировках. Надземная биомасса крупнопапоротниковой и высокотравной микрогруппировок также достаточно сходна, в то время как по подземной биомассе *Dryopteris dilatata*, абсолютно доминирующий в крупнопапоротниковой микрогруппировке, явно лидирует. Другой крупный папоротник, *Athyrium filix-femina*, входящий в состав высокотравной группировки, также имеет крайне высокие значения подземной биомассы, однако вследствие малого участия этого вида в составе напочвенного покрова средние показатели биомассы высокотравной микрогруппировки остаются более низкими по сравнению с крупнопапоротниковой микрогруппировкой (Рис. 11). Значения как надземной, так и подземной биомассы для бореально-кустарничковой микрогруппировки занимают промежуточные значения между означенными парами типов.

Полученные нами результаты хорошо согласуются с литературными данными, в соответствии с которыми наблюдается увеличение значений медиан надземной и подземной биомассы сосудистых растений в ряду типов микрогруппировок $Br \rightarrow BN \rightarrow Vm \rightarrow TH \rightarrow Lf$ (Рис. 11). Другие описательные статистики, полученные по данным полевых исследований, также близки к результатам, описанным в литературе. Так, например, по авторским и литературным данным, значения подземной биомассы сосудистых растений бореально-мелкотравной микрогруппировки выше значений их надземной биомассы; для бореально-неморальной, бореально-кустарничковой и высокотравной микрогруппировок эти значения примерно одинаковы. По данным полевых исследований значения надземной и подземной биомассы

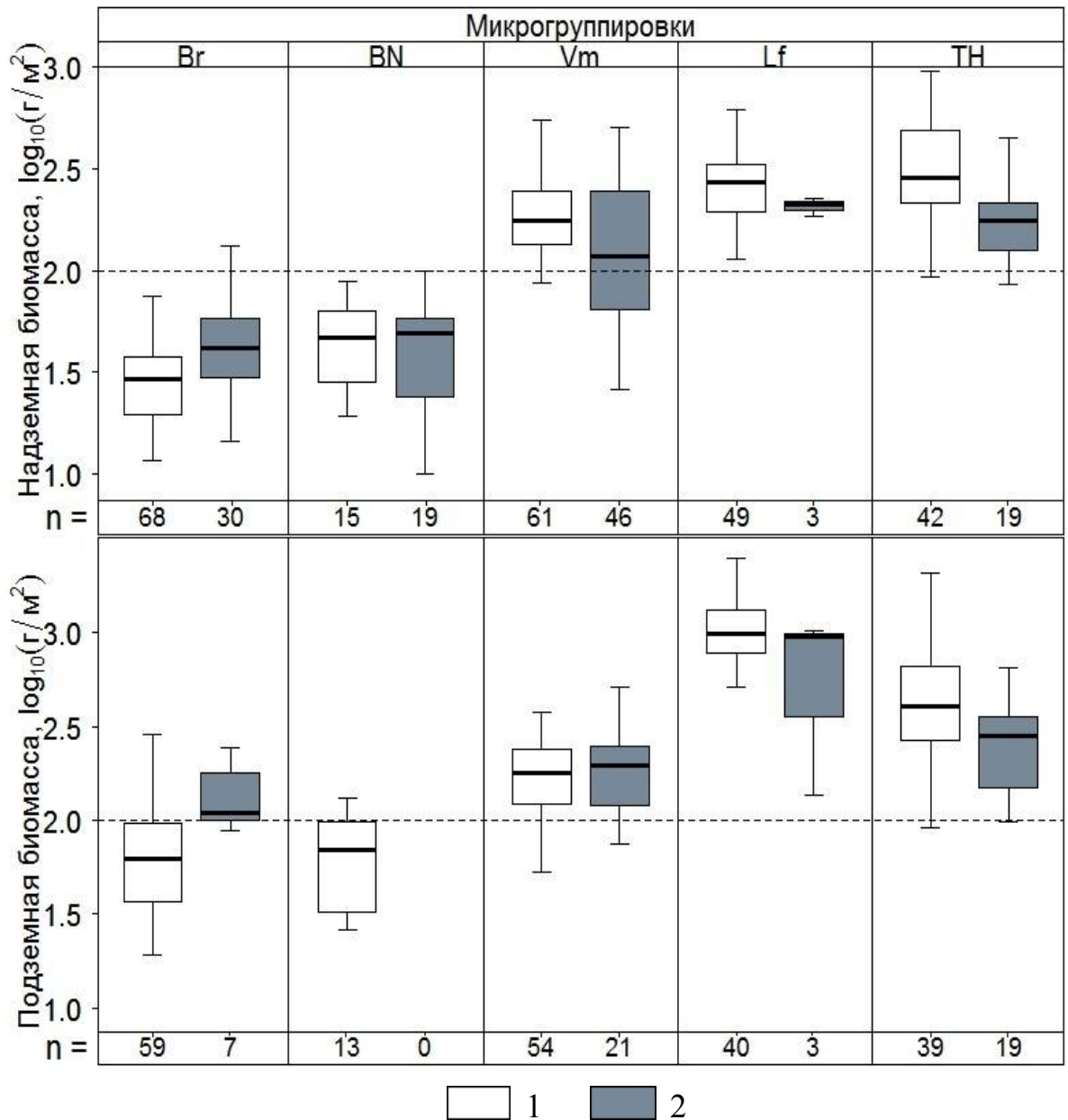


Рисунок 11 – Надземная и подземная биомасса сосудистых растений по авторским (1) и литературным (2) данным. Числа под осью означают величину выборки (число площадок). Типы микрогруппировок см. в Табл. 17

сосудистых растений в высокотравной микрогруппировке выше, чем по литературным данным. Это можно объяснить разным географическим положением объектов исследований: мы проводили исследования в южной тайге (Грозовская, 2012, 2014), а результаты, отраженные в литературе, получены при исследовании среднетаежных высокотравных лесов (Запрудина, Смирнов, 2010; Смирнова и др., 2011; Запрудина, 2012).

Для экспериментальных данных рассчитаны соотношения биомассы подземных и надземных частей сосудистых растений в выделенных типах микрогруппировок. На рисунке 12 видно, что соотношение подземной и надземной биомассы сосудистых растений сходно внутри микрогруппировок, принадлежащих к одному типу. Во всех типах микрогруппировок подземная биомасса растений больше, чем надземная.

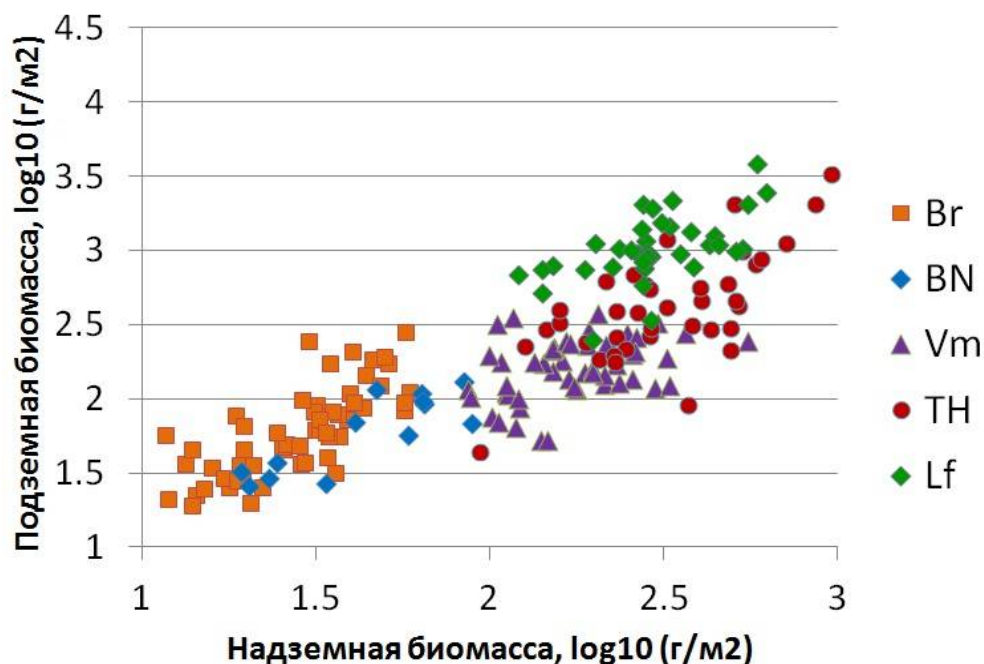


Рисунок 12 – Соотношение подземной и надземной биомассы сосудистых растений в выделенных типах микрогруппировок.

Типы микрогруппировок см. в Табл. 17

Самая высокая пропорция подземной и надземной биомассы сосудистых растений имеет крупнопапоротниковый тип микрогруппировки, в котором подземная биомасса превышает надземную почти в четыре раза. В два с половиной раза выше подземная биомасса в бореально-мелкотравной микрогруппировке, что связано с доминированием в этом типе папоротников *Gymnocarpium dryopteris* и *Phegopteris connectilis*, которые имеют одревесневающие корневища. В остальных типах микрогруппировок масса подземных частей растений больше надземных менее чем в два раза: в высокотравной – в 1,5 раза; в бореально-неморальной – в 1,5 раза; в бореально-

кустарничковой микрогруппировке, в которой доминирует *Vaccinium myrtillus*, это соотношение равно 1,1.

Минимально варьирование надземной биомассы сосудистых растений для бореально-мелкотравной микрогруппировки (Табл. 18). Значения надземной биомассы сосудистых растений бореально-неморальной группировки сходны в ельнике бореально-мелкотравном и пихто-ельнике бореально-неморальном, при этом в ельнике крупнопапоротниковом средняя биомасса этой микрогруппировки в два раза меньше. Для бореально-кустарничковой микрогруппировки наибольшая надземная биомасса сосудистых растений отмечена в ельнике бореально-кустарничковом, где образующий напочвенный покров *Vaccinium myrtillus* выступает в роли доминанта, а самая наименьшая – в липо-ельнике крупнопапоротниковом, где *V. myrtillus* в целом имеет низкое участие. В пределах полутора раз варьирует в исследованных типах леса надземная биомасса сосудистых растений крупнопапоротниковой микрогруппировки. Средняя надземная биомасса сосудистых растений высокотравной микрогруппировки

Таблица 18 – Надземная биомасса сосудистых растений в микрогруппировках разных типов, выделенных в напочвенном покрове исследованных типов леса (абсолютно сухой вес, г/м²)

Типы микрогруппировок	Типы леса				
	PcBr	PcBN	PcVm	PcLf	PcH
Br	34,52±2,60	32,19±1,75	34,21±3,23	22,67±3,38	–
BN	55,95±4,92	63,47±8,51	–	26,80±3,45	–
Vm	169,93±16,71	–	214,70±15,30	114,40±19,45	–
Lf	268,51±42,37	308,75±55,45	229,28±30,71	332,93±28,59	214,00±20,47
TH	–	145,76±12,04	–	–	448,09±87,67

Примечание: приведены средние значения надземной биомассы и ошибки среднего. Знак «–» означает отсутствие данного типа микрогруппировки в исследованном типе леса. Типы леса: PcBr – ельник бореально-мелкотравный; PcBN – пихто-ельник бореально-неморальный; PcVm – ельник бореально-кустарничковый; PcLf – ельник крупнопапоротниковый; PcH – ельник высокотравный. Типы микрогруппировок см. в Табл. 17.

в три раза больше в ельнике высокотравном, чем в пихто-ельнике бореально-неморальном (Табл. 18).

Результаты попарного сравнения биомассы сосудистых растений с помощью критерия Тьюки для четырех типов леса (PcBr, PcVm, PcLf и PcH) выявили наличие следующих значимых различий. По надземной биомассе ельник высокотравный (PcH) значимо отличается от всех остальных типов. Ельник бореально-кустарничковый (PcVm) также значимо отличается от всех остальных типов. Липо-ельник крупнопапоротниковый (PcLf) по надземной биомассе значимо не отличается от ельника бореально-мелкотравного (PcBr). По подземной биомассе ельник высокотравный (PcH) значимо отличается от всех остальных типов – липо-ельника крупнопапоротникового (PcLf), ельника бореально-кустарничкового (PcVm) и ельника бореально-мелкотравного (PcBr), которые между собой не различаются.

Для сравнения вариации биомассы напочвенного покрова на трех пространственных уровнях – тип леса, участок леса (учетная площадь 40×40 м) и микрогруппировка, – был проведен трехфакторный иерархический дисперсионный анализ (подробнее см. раздел 3.3.). Результаты дисперсионного анализа показали, что на надземную и подземную биомассу сосудистых растений напочвенного покрова статистически значимо влияют два из трех рассмотренных факторов: тип леса и микрогруппировки (Табл. 19). Фактор участок леса (учетная площадь 40×40 м) оказался статистически не значимым.

Таблица 19 – Компоненты дисперсии (КД) в процентах и Р-значения для типов леса и микрогруппировок*

Источники вариации	Надземная биомасса		Подземная биомасса	
	КД, %	<i>P</i>	КД, %	<i>P</i>
Типы леса	27,4	0,001	16,1	0,002
Микрогруппировки	62,5	0,000	68,2	0,000
Остаточная вариация	10,1		15,7	

*Площадки 40×40 м – статистически незначимый фактор, его компонент дисперсии равен нулю

Отметим, что микрогруппировки отвечают за существенно бóльшую долю дисперсии биомассы, чем тип леса; для подземной биомассы различия во влиянии факторов проявляются сильнее, чем для надземной. Результаты, полученные в ходе анализа, показали, что биомасса напочвенного покрова того или иного типа леса определяется, в первую очередь, именно составом типов микрогруппировок, слагающих напочвенный покров, и только во вторую очередь – общими условиями, связанными с данным типом леса.

5.4. Биомасса напочвенного покрова в исследованных типах леса

Мы оценили долю проективного покрытия, занимаемого разными типами микрогруппировок в исследованных лесах (Приложение VIII), и рассчитали значения надземной и подземной биомассы сосудистых растений для изученных типов леса (Рис. 13). Оценки значений биомассы сосудистых растений в различных типах леса показали их значительное варьирование.

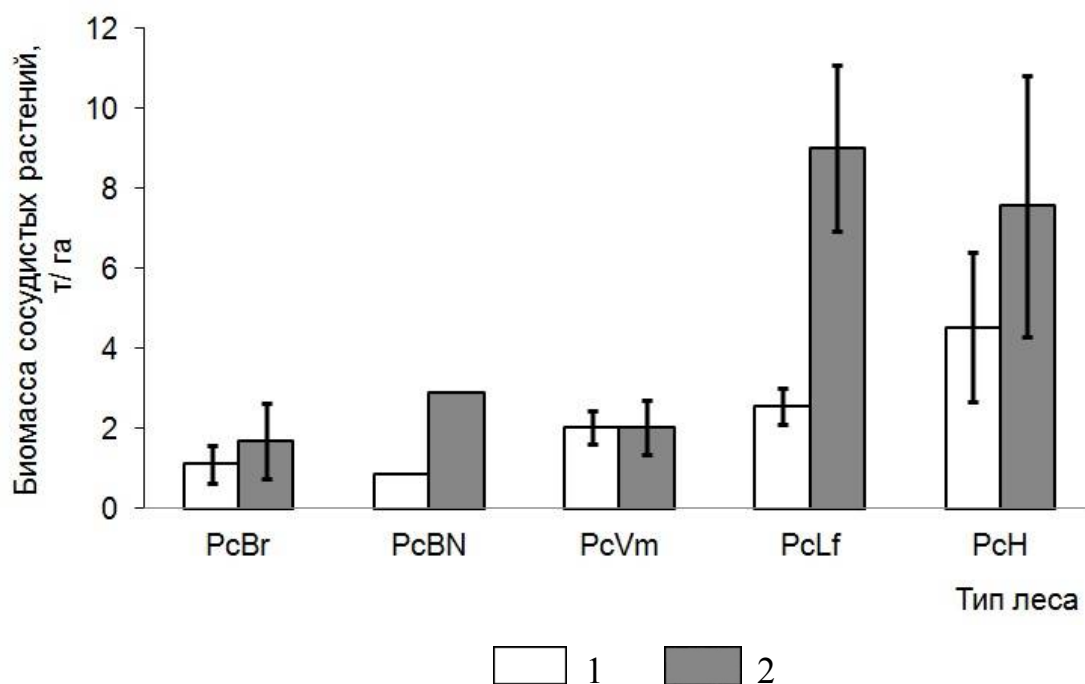


Рисунок 13 – Надземная (1) и подземная (2) биомасса сосудистых растений в напочвенном покрове исследованных типов леса (абсолютно сухой вес, т/га)

Примечание: Типы леса: PcBr – ельник бореально-мелкотравный; PcBN – пихто-ельник бореально-неморальный; PcVm – ельник бореально-кустарничковый; PcLf – ельник крупнопапоротниковый; PcH – ельник высокотравный.

Общая биомасса сосудистых растений в напочвенном покрове разных типов леса, рассчитанная с учетом доли проективного покрытия каждого типа микрогруппировки, варьирует от 2,8 до 12 т/га, увеличиваясь в ряду: ельник бореально-мелкотравный → пихто-ельник бореально-неморальный → ельник бореально-кустарничковый → липо-ельник крупнопапоротниковый → ельник высокотравный.

Ельник бореально-мелкотравный характеризуется наименьшими значениями биомассы сосудистых растений среди всех исследованных сообществ – 2,8 т/га. Основную площадь напочвенного покрова в нем составляют микрогруппировки бореального мелкотравья, от 5 до 30% площади – микрогруппировки с доминированием бореальных кустарничков (прежде всего, *Vaccinium myrtillus*), иногда присутствуют бореально-неморальная и крупнопапоротниковая (с доминированием *Dryopteris dilatata*) микрогруппировки. Подземная биомасса превышает надземную в 1,5 раза (Рис. 13).

В пихто-ельнике бореально-неморальном биомасса напочвенного покрова несколько выше, чем в бореально-мелкотравном – 3,8 т/га. В нижних ярусах сообщества содоминируют микрогруппировки бореальных и неморальных трав, присутствуют бореально-неморальная, крупнопапоротниковая и высокотравная (основной доминант – *Aconitum septentrionale*) микрогруппировки. При этом надземная биомасса в этом сообществе минимальная среди всех исследованных, а подземная биомасса превышает надземную более чем в 3 раза.

Биомасса сосудистых растений в ельнике бореально-кустарничковом составляет 4,1 т/га. До 90% нижних ярусов занимают микрогруппировки с доминированием кустарничков *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Linnaea borealis*. Встречаются группировки бореального мелкотравья и крупнопапоротниковая. Подземная биомасса практически равна надземной.

Наибольшие значения биомассы напочвенного покрова получены в ельнике крупнопапоротниковом и ельнике высокотравном – соответственно, 11,6 и 12,1 т/га. На изученных участках ельника крупнопапоротникового доля

микрогруппировок с доминированием *Dryopteris dilatata* составляла 70–85% площади. От 15 до 28% площади занимали бореально-мелкотравные микрогруппировки. С небольшим участием встречены бореально-неморальная и кустарничковая микрогруппировки. Надземная биомасса в этом сообществе немногим больше, чем в ельнике бореально-кустарничковом, при этом подземная биомасса в 3,5 раза превышает надземную и максимальна среди всех исследованных сообществ.

На трех изученных участках ельника высокотравного значительно варьировали как состав доминирующих микрогруппировок, так и значения биомассы напочвенного покрова. Везде доминировали высокотравные микрогруппировки: на двух участках с преобладанием *Filipendula ulmaria*, на одном – *Cirsium oleraceum*. Доля высокотравных микрогруппировок с доминированием *Aconitum septentrionale* не превышала 10% площади участков (Приложение VIII). В микрогруппировках с доминированием крупных папоротников преобладает *Diplazium sibiricum*. В ельнике высокотравном надземная биомасса максимальна среди всех изученных сообществ; доля подземной биомассы в 1,7 раз выше надземной.

Выше было отмечено, что основное число работ по биомассе нижних ярусов темнохвойных лесов Европейской России посвящено ельникам черничным (Паршевников, 1962; Казимиров, Морозова, 1973; Бобкова и др., 1985; Лукина, Никонов, 1996; Бобкова, 2001, 2007 и др.), меньше число публикаций по ельникам мелкотравным и разнотравным (травяно-зеленомошным) (Казимиров, Морозова, 1973; Манаков, Никонов, 1979 и др.). Для перечисленных типов леса полученные нами оценки биомассы нижних ярусов попадают в диапазоны значений, известных из литературы. Оценки биомассы крупнопапоротниковых и высокотравных темнохвойных лесов крайне малочисленны и представлены только измерениями, проведенными в Печоро-Илычском заповеднике (Запрудина, Смирнов, 2010; Запрудина, 2012). Полученные нами оценки оказались заметно выше. Эти отличия могут быть связаны как с разными площадями, занимаемыми микрогруппировками определенных типов, так и с различиями биомассы

группировок одного типа. Как мы предположили выше, более высокие значения биомассы растительных микрогруппировок на северо-востоке Костромской области по сравнению с Печоро-Илычским заповедником, вероятно, определяется зональными различиями районов исследований. Подробный сравнительный анализ биомассы напочвенного покрова различных типов леса является предметом дальнейших исследований.

В целом количественный анализ подтвердил наличие существенных различий между микрогруппировками растений, выделенными в напочвенном покрове по доминирующей эколого-ценотической группе видов. Наиболее хорошо эти различия отмечаются по значениям надземной и подземной биомассы сосудистых растений, а также по обилию видов. Результаты статистического анализа свидетельствуют, что надземная и подземная биомасса сосудистых растений лучше различается в пределах микрогруппировок, выделяемых по доминирующей эколого-ценотической группе видов, чем в пределах типов леса или в пределах микрогруппировок, выделяемых по доминирующему виду растений. Таким образом, биомасса напочвенного покрова того или иного типа леса определяется, в первую очередь, именно составом типов микрогруппировок, слагающих напочвенный покров, и только во вторую очередь – общими условиями, связанными с данным типом леса.

ГЛАВА 6. БАЗА ДАННЫХ «БИОМАССА» И ЕЕ АНАЛИЗ

6.1. Структура и содержание базы данных «Биомасса»

Разработанная нами база данных по надземной и подземной биомассе видов и групп видов сосудистых растений, мохообразных и лишайников включает, в большей степени, информацию по бореальным и гемибореальным лесам Европейской России. В базу данных (БД) вошли сведения из 80 научных публикаций (с 1962 по 2012 гг.), которые были оформлены в виде 5996 записей. По полевым материалам, собранным автором, в БД добавлены 2779 записей. Одна запись в БД соответствует одному измерению биомассы (одной навеске). Схема БД приведена на рисунке 14.

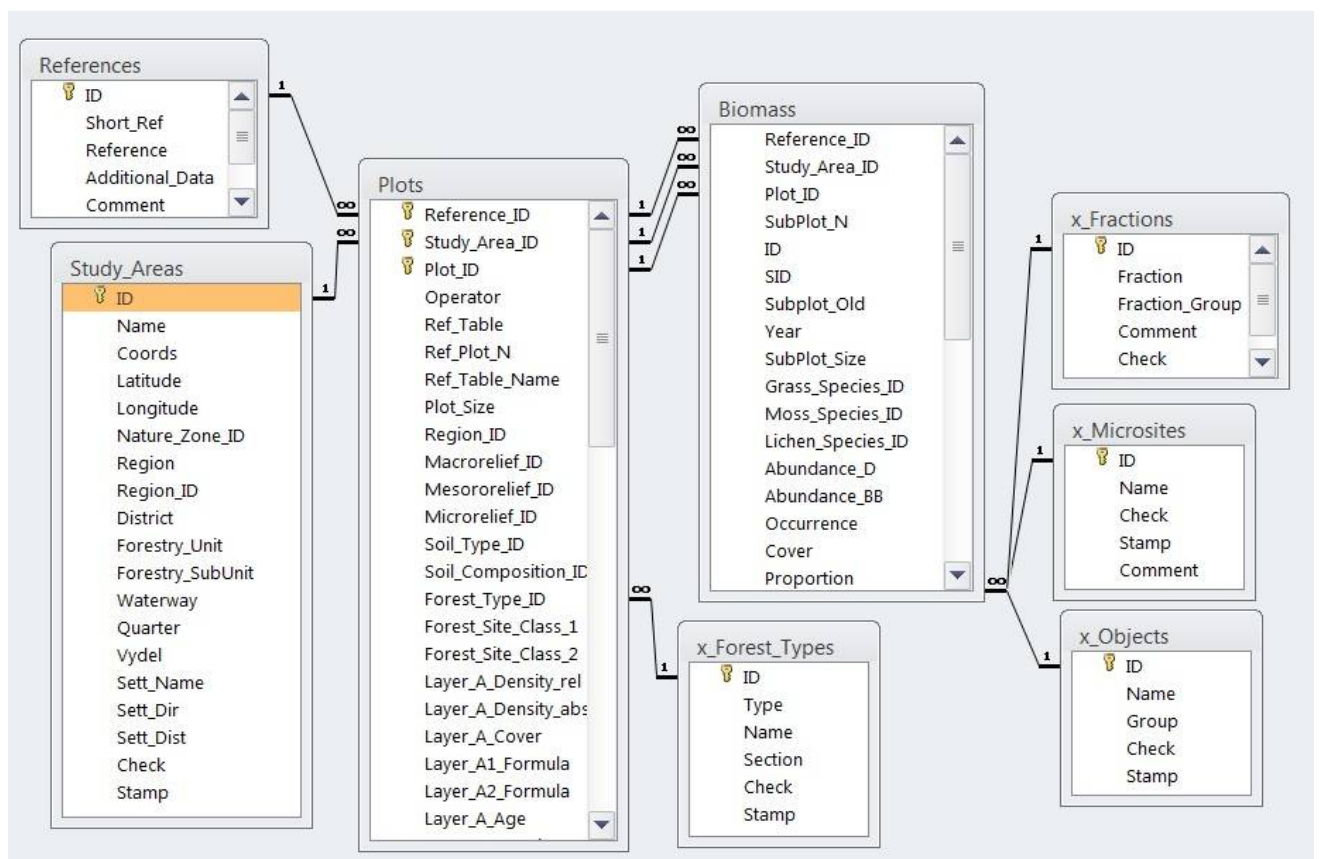


Рисунок 14 – Схема данных БД «Биомасса»

Основной особенностью разработки базы данных «Биомасса» является то, что существующие литературные данные очень неоднородны. В последнее столетие происходило накопление фактического материала по биомассе видов

растений и продуктивности живого напочвенного покрова. Однако этот материал разрознен и «разбросан» по источникам, исследования выполнены по разным методикам, с разными подходами и для разных целей. Например, существует множество способов деления напочвенного покрова на структурные элементы: парцеллы, микрогруппировки, функциональные группы, фракции и др., по которым собирался материал по биомассе напочвенного покрова. В связи с этим, БД имеет расширяемую структуру. Помимо самих данных по биомассе, в ней хранится информация об источнике информации, географической, экологической и ценотической привязках материала. Практически любой фрагмент данных является независимым от других, но в то же время данные можно группировать, обобщать и обрабатывать (Ханина, Романов и др., 2012).

База данных «Биомасса» содержит 28 таблиц, включая 4 основных, 3 списка флоры (сосудистые растения, мохообразные, лишайники) и 21 вспомогательную таблицу (Рис. 14, Табл. 20). Собственно измерения (таблица «Biomass») выполнены в пределах пробных площадей («Plots»), которые, свою очередь, позиционированы в пределах районов исследования («Study areas»). Также пробные площади имеют привязку к литературным источникам («References»). Таблицы «References» и «Study areas» представляют собой наиболее крупный иерархический уровень информации, они связаны друг с другом отношением «многие-ко-многим» (через таблицу «Plots»), т.к. в одной публикации могут быть представлены сведения из разных районов исследований, а одному району исследований может быть посвящено несколько публикаций (Ханина, Романов и др., 2012).

Таблица «Study areas» включает поля, описывающие географическое положение объекта исследования. В таблицу «Plots» вводятся лесотаксационные данные с подробным описанием древесного яруса, яруса подроста, подлеска. Сюда же вводится общая информация по травяно-кустарничковому и мохово-лишайниковому ярусам растительности с указанием проективного покрытия ярусов. В отдельные поля заносятся списки видов-доминантов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов растительности. Таблица

«Plots» также имеет поля с информацией об антропогенных воздействиях на объекте, возрасте нарушений. Таблица «Biomass» содержит информацию о самом измерении биомассы (Табл. 20).

Таблица 20 – Содержание главных таблиц в базе данных «Биомасса»

Литературный источник (References)	Район исследования (Study areas)	Площадки (Plots)	Биомасса (Biomass)
ID источника Краткое название источника (автор, год) Полное название источника	ID места исследования Название района исследований Широта (десятичные градусы) Долгота (десятичные градусы) Природная зона Субъект РФ Административный район Лесхоз (лесничество) Участковое лесничество Квартал Выдел Ближайший населенный пункт (название) Ближайший населенный пункт (направление в градусах) Ближайший населенный пункт (расстояние в км) Ближайший водоток (название)	Составной ключ (ID источника, ID места исследования, ID уникальный номер площадки) Размер площадки (м ²) Тип леса Тип почвы Тип лесорастительных условий Полнота древостоя (абсолютная) Полнота древостоя (относительная) Сомкнутость древостоя Формула яруса A ₁ Формула яруса A ₂ Возраст древостоя Группа возраста Высота древостоя Бонитет древостоя Запас (живая древесина в м ³) Число стволов (экз./га) Формула яруса B Покрытие трав (%) Покрытие мхов (%) Покрытие лишайников (%) Доминирующие виды сосудистых растений Доминирующие виды мхов Тип антропогенного воздействия Число лет после пожара Число лет после рубки Год начала исследования Год окончания исследования Методика сбора материала	Составной ключ (ID источника, ID места исследования, ID уникальный номер площадки) Размер маленькой площадки (м ²) Номер маленькой площадки Id – уникальный номер записи Виды трав Виды мхов Виды лишайников Обилие вида по шкале Друде Обилие вида по шкале Браун-Бланке Встречаемость (%) Проективное покрытие (%) Часть растительного покрова Объект измерения Фракция Масса навески Измеряемый параметр (прирост биомассы, опад биомассы, накопление биомассы и др.) Тип биомассы (абс. сухой, воздушно-сухой, сырой) Единица измерения

Таблица «Biomass» включает в себя информацию обо всех основных уровнях деления напочвенного покрова, проводившихся исследователями при сборе данных по биомассе растений (Табл. 20–21) (Ханина, Романов и др., 2013).

В таблице «Biomass» одним из важных является поле «Object» (Табл. 21). Именно в нем указывается тот уровень деления напочвенного покрова, для которого исследователь приводит значения измеренной биомассы. Это может быть уровень типа леса, яруса растительности (травяно-кустарничкового или мохово-лишайникового), элемента мозаики (например, микрогруппировка), функциональные группы видов (жизненные формы, ЭЦГ), вид растения.

Таблица 21 – Способы деления живого напочвенного покрова для сбора данных по биомассе, представленные в литературе

Уровни деления напочвенного покрова	Название поля в таблице «Biomass»	Способы деления напочвенного покрова	Примеры
Деление напочвенного покрова на элементы мозаики	«Microsite»	Парцеллы	Елово-кисличная, елово-щитовниковая, еловая вороничная, крупнотравная в окне и др.
		Микросайты	Подкроновые участки деревьев <i>Picea obovata</i> , межкроновое пространство, пристволовые повышения, межкроновая с дом. <i>Aconitum septentrionale</i> и др.
		Микрогруппировки	Зеленомошная, кустарничково-зеленомошная, лишайниковая и др.
Деление напочвенного покрова на виды или группы видов растений	«Object»	Типы леса	Различные типы леса
		Яруса растительности	Травяно-кустарничковый, мохово-лишайниковый
		Группы видов по жизненной форме	Травы, кустарнички, мхи, лишайники
		Группы видов травянистых растений	Злаки, осоки, хвощи, папоротники, плауны и др.
		Функциональные группы видов	Виды бореальной, неморальной, нитрофильной ЭЦГ и др.
		Виды растений	Вид

Продолжение таблицы 21

Уровни деления напочвенного покрова	Название поля в таблице «Biomass»	Способы деления напочвенного покрова	Примеры
Деление растений на части (фракции)	«Fraction»	Без деления на фракции	Все части (надземная и подземная части)
		С делением на крупные фракции	Надземная и подземная части
		С делением на фракции	Листья, однолетняя фотосинтезирующая часть, многолетняя фотосинтезирующая часть, многолетняя нефотосинтезирующая часть, корневища и др.

В поле «Fraction» указывается часть (фракция) растения, для которой дана биомасса (Табл. 21). В поле «Biomass» записывается численное значение измеренного параметра (масса навески) с указанием в других полях дополнительной информации о навеске: вес (абсолютно сухой, воздушно-сухой или сырой), единица измерения (г/м^2 , кг/га , т/га и др.) и др. В таблице «Biomass» есть дополнительное вычисляемое поле, где все измерения биомассы приводятся к одной единице измерения (г/м^2).

На настоящий момент в базе имеется 7573 записи по биомассе напочвенного покрова, из них 7135 записей, где указан абсолютно сухой вес (именно эти, «валидные», записи использовали далее для обработки) (Табл. 22). Также имеется 1202 записи по продуктивности, опад, биомассе углерода и др. Содержится информация по 232 видам растений (по 196 видам сосудистых растений, 32 видам мохообразных и 4 видам лишайников). Число записей по надземной биомассе сосудистых растений, введенных в БД из литературных источников (1679), оказалось сходным с числом записей, введенных по результатам авторских полевых исследований (1681 запись), что объясняется редкой публикацией в литературе первичных полевых данных (собственно навесок отдельных видов или

групп видов растений): обычно результаты расчетов биомассы приводят в виде средних значений с учетом погрешности самих измерений.

Таблица 22 – Число записей, занесенных в базу данных «Биомасса»

Измеряемый параметр	Группы видов, виды и фракции растений	Авторские полевые данные	Литературные данные	Общее число записей
Число видов растений с измерениями биомассы	Сосудистые растения	51	185	196
	Мохообразные	0	32	32
	Лишайники	0	4	4
	Все виды растений	51	221	232
Число записей по биомассе на разных уровнях пространственного деления напочвенного покрова	Живой напочвенный покров	0	416	416
	Травяно-кустарничковый ярус	0	440	440
	Мохово-лишайниковый ярус	0	45	45
	Группы видов растений	0	670	670
Число записей по общей биомассе сосудистых растений, мхов, лишайников	Сосудистые растения	83	224	307
	Мохообразные	144	714	858
	Лишайники	0	68	68
Число записей по биомассе фракций сосудистых растений	Надземная часть	1681	1679	3360
	Подземная часть	865	106	971
Общее число записей с измерениями абсолютно сухой биомассы		2779	4356	7135
Общее число записей по биомассе с различными вариантами веса		2779	4794	7573
Общее число записей с измерениями других продукционных характеристик		0	1202	1202
Общий объем базы		2779	5996	8775

Информация по подземной биомассе сосудистых растений представлена, в основном, авторскими данными (865 записей), только в 25 научных публикациях найдены данные по подземной биомассе растений (106 записей). Из научных публикаций добавлены также сведения по биомассе групп видов растений (670 записей). Данные из литературы собраны в 104 районах (точках) полевых исследований, 197 типах леса (по классификациям авторов исследований),

авторские полевые данные – в трех районах исследований, в семи типах леса. База данных содержит информацию по хвойным лесам (соснякам, ельникам, пихто-ельникам, лиственничникам, кедровникам), а также по березнякам и осинникам. Из литературных данных многочисленна информация по ельникам кустарничковым (688 записей по 28 точкам исследования), которая дополнена данными автора (734 записи по двум точкам исследования). Данные из литературы практически не содержат информации по биомассе напочвенного покрова старовозрастных темнохвойных лесов, относящихся к поздним сукцессионным стадиям развития леса (383 записи в одной точке исследования). По результатам полевых исследований, проведенных автором, база данных была пополнена недостающей информацией по ельникам высокотравным и крупнопапоротниковым (1242 записи в двух точках исследования).

6.2. Анализ базы данных «Биомасса»

Методика анализа базы данных

Для сравнения результатов полевых исследований и литературных данных проведен общий статистический анализ БД по биомассе пространственных единиц напочвенного покрова, – площадок, объединенных в типы микрогруппировок по доминирующей ЭЦГ. Также был проведен анализ на более высоком уровне пространственного деления напочвенного покрова, в котором площадки были сгруппированы по группам типов леса. Группы типов леса представляли собой типы леса разных формаций, объединенные доминирующей ЭЦГ в напочвенном покрове. Классификации групп типов леса и микрогруппировок (Табл. 23) были построены на едином принципе доминирования в напочвенном покрове видов одной или двух ЭЦГ из принятого списка (Табл. 24) (Ханина и др., 2013). Дополнительно, был проведен анализ БД по биомассе видов разных ЭЦГ; была использована базовая классификация ЭЦГ видов (Смирнов и др., 2006б) с некоторыми модификациями (Табл. 24).

Таблица 23 – Группы типов леса и микрогруппировки, использованные при анализе базы данных «Биомасса»

Аббревиатура	Группа типов леса/микрогруппировка
BN	Бореально-неморальная
Br	Бореально-мелкотравная
L	Лишайниковая
Lf	Крупнопапоротниковая (с дом. <i>Dryopteris dilatata</i>)
Nm	Неморальная
Olg	Олиготрофная
Pn	Боровая
TH	Высокотравная
Vm	Зеленомошно-черничная

Для сравнительного анализа результатов полевых исследований с литературными данными из БД были отобраны записи, пригодные для сравнения: основными критериями отбора служили географическое положение объектов (бореальная и гемибореальные зоны территории России и бывшего СССР) и возможность типизации микрогруппировки по видовому составу. Всего для сравнения авторских и литературных данных использовали 32 литературных источника (Биогеоэкологические исследования..., 1971; Бобкова и др., 1985; Рекомендации по учету надземной биомассы..., 1988; Базилевич, 1993; Бобкова, 1994, 2001, 2007; Запрудина, 2012 и др.) (Приложение IX).

Результаты анализа базы данных

Анализ значений надземной и подземной биомассы показал наличие относительного сходства по биомассе видов выделенных ЭЦГ (Рис. 15). Исключение составляет только крупнопапоротниковая группа (представленная *Dryopteris dilatata*), медиана значений которой превышает медианы значений биомассы других ЭЦГ в 20 раз. Подземная биомасса разных ЭЦГ отличается в большей степени, чем надземная (Рис. 15). Лидирует по значениям подземной биомассы также крупнопапоротниковая группа. Кроме того, высокие значения подземной биомассы имеют высокотравная (TH), нитрофильная (Nt) и бореально-кустарничковая (Br_k) группы.

Таблица 24 – Эколого-ценотические группы видов, использованные при анализе
базы данных «Биомасса» (Ханина и др., 2013)

ЭЦГ, аббревиатура	ЭЦГ, полное наименование и пояснение	Виды в базе данных, наиболее часто встречающиеся в данной группе	Число видов в базе
Br_k	Бореальные кустарнички и вечнозеленые травы	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Linnaea borealis</i> , <i>Orthilia secunda</i> , <i>Pyrola rotundifolia</i> , <i>Lycopodium annotinum</i> , <i>Lycopodium clavatum</i>	8
Br_m	Бореальное мелкотравье	<i>Oxalis acetosella</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Trientalis europaea</i> , <i>Gymnocarpium dryopteris</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i> , <i>Luzula pilosa</i> , <i>Rubus saxatilis</i> , <i>Phegopteris connectilis</i> , <i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Solidago virgaurea</i>	24
Lf	Крупный папоротник <i>Dryopteris dilatata</i>	<i>Dryopteris dilatata</i>	1
Md	Лугово-опушечная группа	<i>Fragaria vesca</i> , <i>Veronica chamaedrys</i> , <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Carex pallescens</i> , <i>Brachypodium pinnatum</i> , <i>Prunella vulgaris</i> , <i>Agrostis tenuis</i>	34
Nm	Неморальная группа (виды широколиственных лесов)	<i>Stellaria holostea</i> , <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Pulmonaria obscura</i> , <i>Carex pilosa</i> , <i>Ranunculus cassubicus</i> , <i>Carex digitata</i> , <i>Ajuga reptans</i> , <i>Convallaria majalis</i> , <i>Galeobdolon luteum</i> , <i>Asarum europaeum</i> , <i>Paris quadrifolia</i> , <i>Viola mirabilis</i> , <i>Dryopteris filix-mas</i> , <i>Lathyrus vernus</i> , <i>Melica nutans</i> , <i>Poa nemoralis</i>	34
Nt	Нитрофильная группа (виды черноольшаников)	<i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Stellaria nemorum</i> , <i>Geum rivale</i> , <i>Deschampsia cespitosa</i> , <i>Cirsium oleraceum</i> , <i>Urtica dioica</i> , <i>Lysimachia vulgaris</i>	15
Olg	Олиготрофная группа (виды верховых олиготрофных болот)	<i>Vaccinium uliginosum</i> , <i>Ledum palustre</i> , <i>Viola epipsila</i> , <i>Empetrum nigrum</i> , <i>Oxycoccus palustris</i>	12
Pn	Боровая группа (виды сосновых лесов)	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Calluna vulgaris</i> , <i>Pteridium aquilinum</i> , <i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Veronica officinalis</i>	12
TH	Бореальное высокотравье	<i>Aconitum septentrionale</i> , <i>Athyrium filix- femina</i> , <i>Crepis paludosa</i> , <i>Milium effusum</i> , <i>Chamaenerion angustifolium</i> , <i>Diplazium sibiricum</i> , <i>Geranium sylvaticum</i>	18
Wt	Водно-болотная группа (виды низинных болот, прибрежно-водные, внутриводные и виды свежего аллювия)	<i>Epilobium palustre</i> , <i>Lycopus europaeus</i> , <i>Stellaria palustris</i>	16

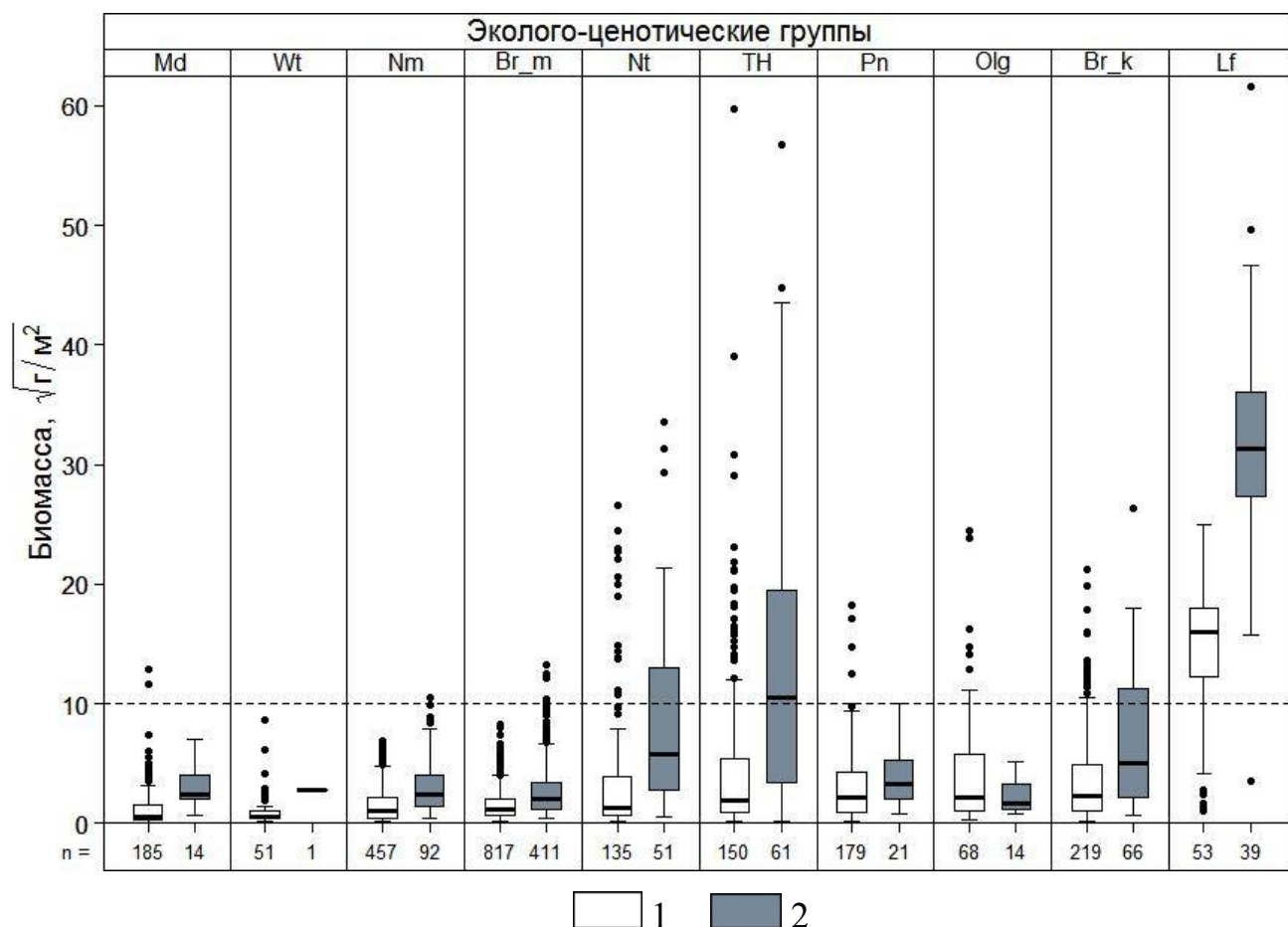


Рисунок 15 – Диаграмма значений надземной (1) и подземной (2) биомассы видов выделенных эколого-ценотических групп

Примечание: Числа под осью означают величину выборки (число площадок). Отдельными точками изображены выбросы. ЭЦГ: Md – лугово-опушечная, Wt – водно-болотная, Nm – неморальная, Br_m – бореально-мелкотравная, Nt – нитрофильная, TH – высокотравная, Pn – боровая, Olg – олиготрофная, Br_k – бореально-кустарничковая, Lf – крупнопоротниковая.

На рисунке 16 показаны результаты сравнительного анализа надземной биомассы некоторых видов сосудистых растений по авторским полевым и литературным данным. Выбраны виды, являющиеся доминантами микрогруппировок разного типа, для которых имелись презентативные литературные данные. Варьирование значений надземной биомассы этих видов по полевым, так и по литературным данным имеет в основном сходный характер. Бореальные кустарнички *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea* имеют более высокие значения медианы по сравнению с бореально-мелкотравными видами *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Gymnocarpium dryopteris* и неморальным видом *Stellaria holostea*.

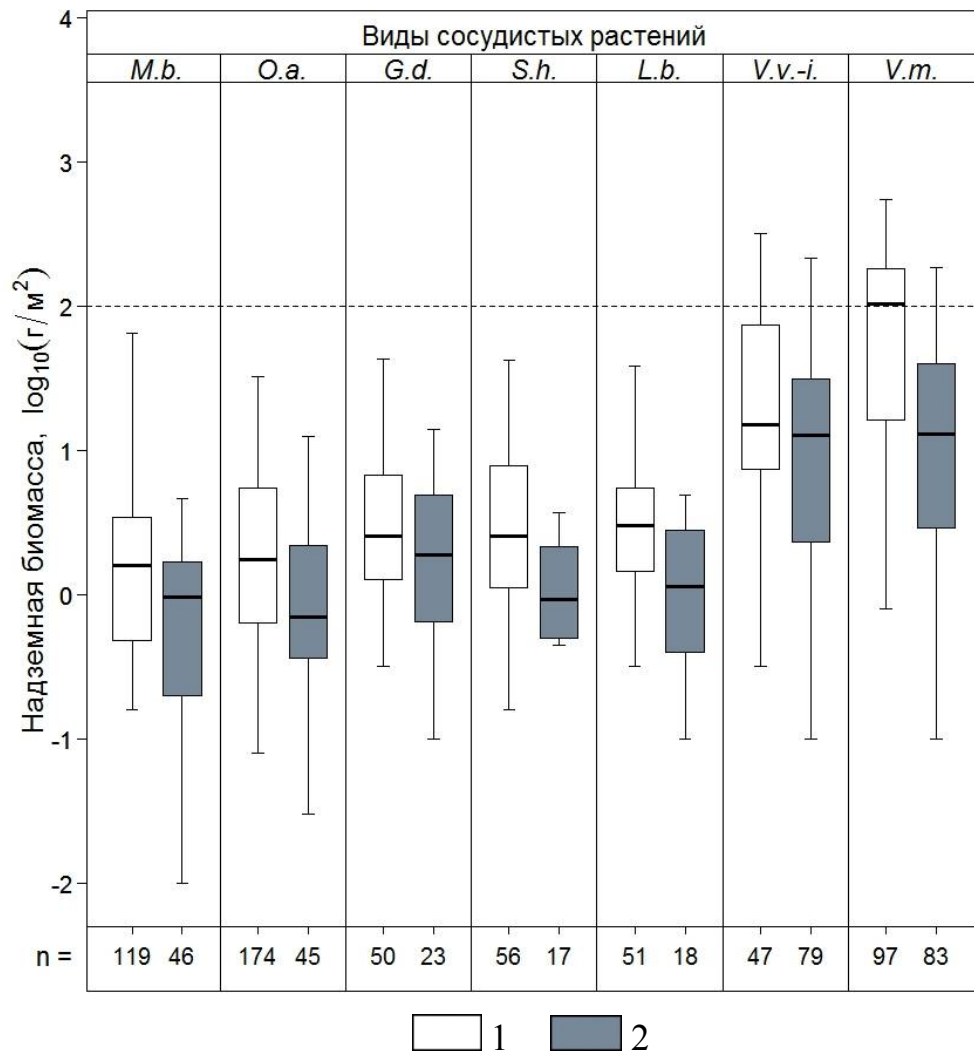


Рисунок 16 – Надземная биомасса некоторых видов сосудистых растений по экспериментальным (1) и литературным (2) данным

Примечание: Числа под осью означают величину выборки. Виды растений: *M.b.* – *Maianthemum bifolium*, *O.a.* – *Oxalis acetosella*, *G.d.* – *Gymnocarpium dryopteris*, *S.h.* – *Stellaria holostea*, *L.b.* – *Linnaea borealis*, *V.v.-i.* – *Vaccinium vitis-idaea*, *V.m.* – *Vaccinium myrtillus*.

На рисунке 17 представлена диаграмма значений надземной и подземной биомассы сосудистых растений на площадках, расположенных в разных группах типов леса, выделенных по эколого-ценотической классификации. В целом надземная биомасса сосудистых растений различается между группами типов леса (Рис. 17) в большей степени, чем надземная биомасса видов разных ЭЦГ (Рис. 15). Явно различаются два класса по близким значениям надземной биомассы. Группы типов леса лишайниковая (L), боровая (Pn), бореально-мелкотравная (Br), неморальная (Nm) и бореально-неморальная (BN) имеют меньшие значения надземной биомассы по сравнению с группами типов леса

зеленомошно-черничной (Vm), крупноппоротниковой (Lf), олиготрофной (Olg) и высокотравной (TH). Это хорошо объясняется доминированием во втором классе либо «тяжелых» кустарничков либо крупных трав и папоротников с высокими значениями биомассы. Эти классы также хорошо различаются по значениям подземной биомассы. Интересно, что для неморальной группы типов леса среднее значение надземной биомассы в несколько раз больше, чем подземной (хотя выборка значений для подземной биомассы очень мала, чтобы говорить о достоверности этого факта).

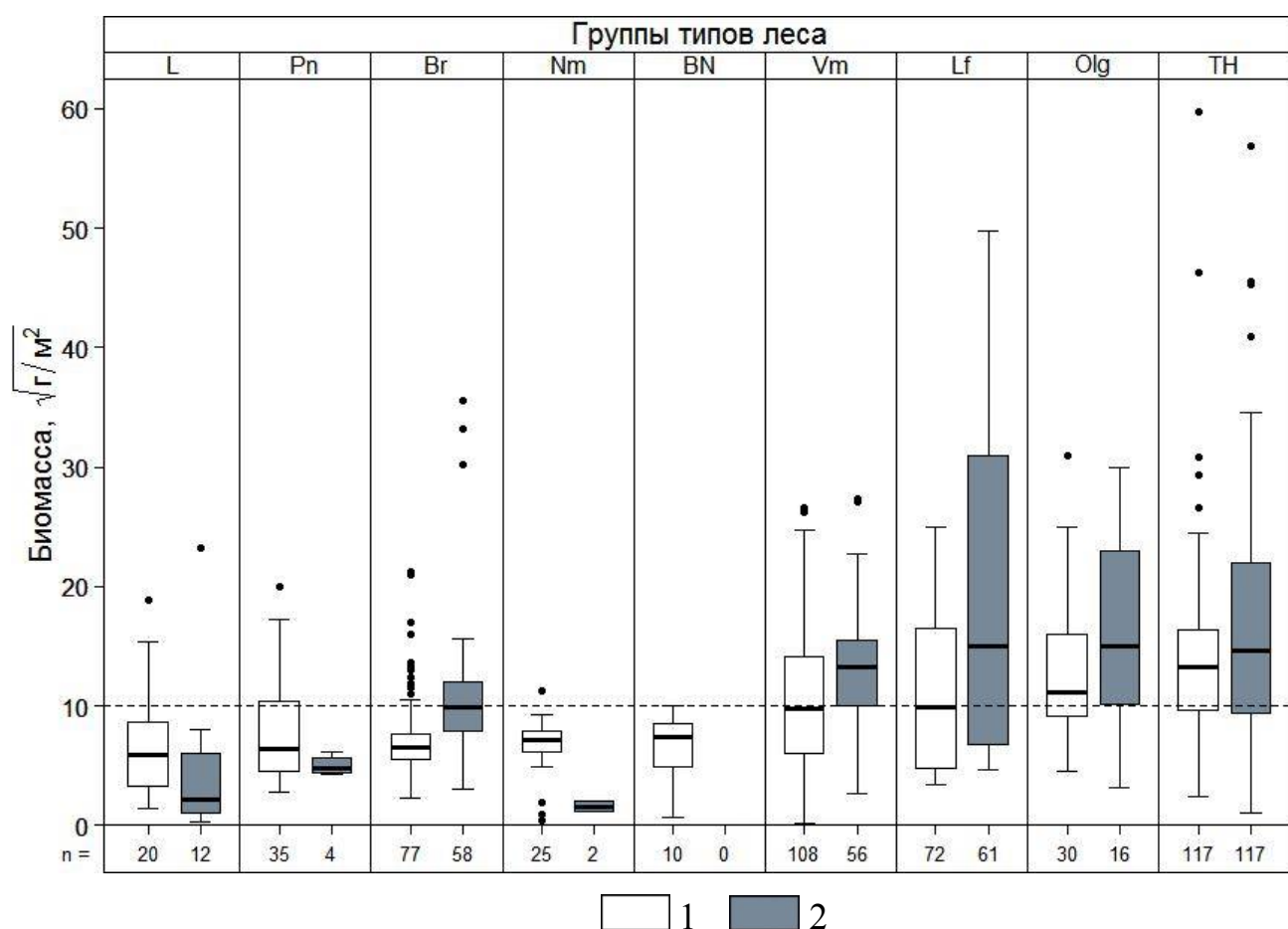


Рисунок 17 – Диаграмма значений надземной (1) и подземной (2) биомассы сосудистых растений на площадках, расположенных в группах типов леса, выделенных по эколого-ценотической классификации

Примечание: Числа под осью означают величину выборки (число площадок). Отдельными точками изображены выбросы. Группы типов леса: L – лишайниковая, Pn – боровая, Br – бореальная, Nm – неморальная, BN – бореально-неморальная, Vm – бореально-кустарничковая, Lf – крупноппоротниковая, Olg – олиготрофная, TH – высокотравная.

На рисунке 18 представлены результаты сравнительного анализа значений надземной и подземной биомассы сосудистых растений на площадках, расположенных в микрогруппировках, выделенных по доминированию видов разных эколого-ценотических групп в напочвенном покрове. Видно, что надземная биомасса сосудистых растений микрогруппировок, различающихся по доминированию видов разных ЭЦГ, визуальнo достаточно четко ранжирована: слева направо увеличиваются значения как медиан, так и остальных характеристик выборок.

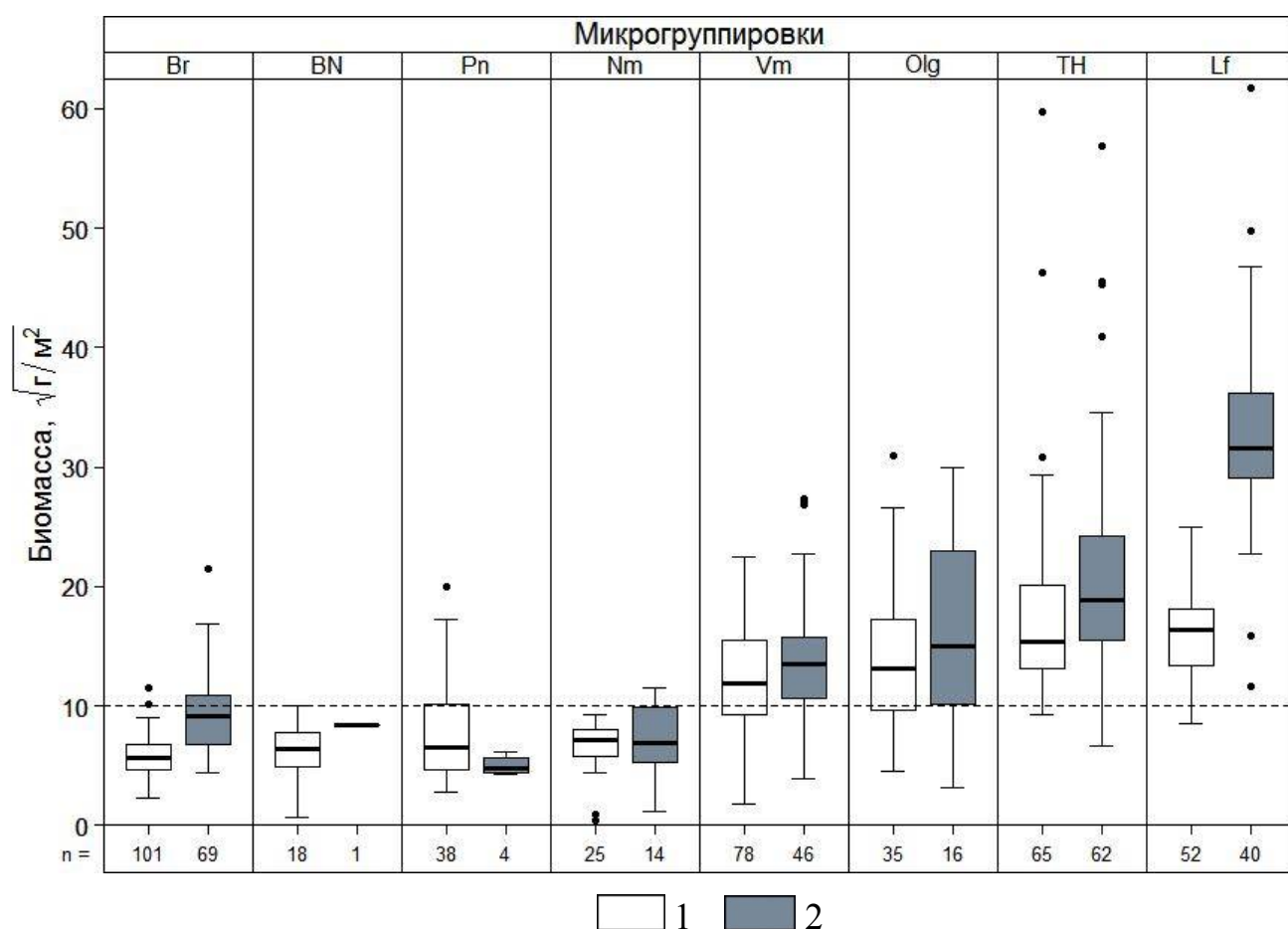


Рисунок 18 – Диаграмма значений надземной (1) и подземной (2) биомассы сосудистых растений на площадках, расположенных в микрогруппировках, выделенных по доминированию видов разных эколого-ценотических групп в напочвенном покрове

Примечание: Числа под осью означают величину выборки (число площадок). Отдельными точками изображены выбросы. Типы микрогруппировок: Br – бореальная, BN – бореально-неморальная, Pn – боровая, Nm – неморальная, Vm – бореально-кустарничковая, Olg – олиготрофная, TH – высокотравная, Lf – крупнопоротниковая.

При таком варианте группировки данных наблюдается меньше выбросов по сравнению с группировкой данных по ЭЦГ (Рис. 16) и группам типов леса (Рис. 17); также наблюдается более согласованное увеличение значений подземной биомассы при увеличении значений надземной биомассы.

Бореально-мелкотравная и бореально-неморальная микрогруппировки характеризуются минимальными, а высокотравная и крупнопапоротниковая – максимальными значениями надземной биомассы. По величине подземной биомассы крупнопапоротниковая микрогруппировка также является лидером – ее медиана в три раза превышает ближайшую по значению медиану высокотравной группировки.

Таким образом, анализ базы данных по биомассе видов и групп видов сосудистых растений подтвердил наличие существенных различий между микрогруппировками, выделенными в напочвенном покрове по доминирующей эколого-ценотической группе видов. Варьирование значений биомассы внутри одного типа микрогруппировки заметно меньше, чем варьирование значений биомассы внутри одной эколого-ценотической группы видов. Микрогруппировки, выделенные в напочвенном покрове по доминирующей эколого-ценотической группе, могут использоваться при решении задачи генерализации напочвенного покрова при включении его в модели круговорота лесных экосистем.

ВЫВОДЫ

1. Анализ значений биомассы в микрогруппировках, выделенных по доминированию видов напочвенного покрова старовозрастных темнохвойных лесов, расположенных в подзоне южной тайги, показал высокое сходство значений надземной и подземной биомассы сосудистых растений для площадок с доминированием разных видов, относящихся к одной эколого-ценотической группе.
2. Количественный анализ биомассы напочвенного покрова выявил наличие существенных различий между типами микрогруппировок растений, выделенных по доминированию видов разных эколого-ценотических групп. Общая биомасса сосудистых растений увеличивается в ряду от бореально-мелкотравной (в среднем 109 г/м^2), бореально-неморальной (118 г/м^2), бореально-кустарничковой (378 г/м^2) к высокотравной (1251 г/м^2) и крупнопапоротниковой (1485 г/м^2) микрогруппировкам. Общая биомасса мохообразных различается между разными типами микрогруппировок в меньшей степени, чем значения биомассы сосудистых растений.
3. Дисперсионный анализ экспериментальных данных показал, что тип леса и микрогруппировки статистически значимо влияют на надземную и подземную биомассу сосудистых растений напочвенного покрова. Микрогруппировки отвечают за существенно бóльшую долю дисперсии биомассы, чем тип леса; для подземной биомассы различия во влиянии факторов проявляются сильнее, чем для надземной биомассы.
4. Общая биомасса сосудистых растений в напочвенном покрове исследованных темнохвойных лесов северо-востока Костромской области, рассчитанная с учетом доли проективного покрытия каждого типа микрогруппировки, составляет от 2,8 т/га в ельнике бореально-мелкотравном до 12,1 т/га в ельнике высокотравном.
5. Создана база данных, содержащая материалы по биомассе и продуктивности лесного напочвенного покрова из 80 научных публикаций

(5996 записей) и оригинальные авторские данные (2779 записей). Данные из литературы собраны в 104 точках полевых исследований, 197 типах леса, экспериментальные данные – в трех районах исследований, в семи типах леса. В базе данных содержатся сведения по биомассе 232 видов сосудистых растений и 32 видов мохообразных.

6. Результаты количественного анализа авторских полевых данных по надземной и подземной биомассе микрогруппировок видов напочвенного покрова бореальных лесов хорошо согласуются с литературными данными. В моделях круговорота лесных экосистем более перспективно использование эколого-ценотических микрогруппировок видов, чем групп видов, выделенных без учета пространственного признака.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абатуров Ю.Д. Типы леса / Ю.Д. Абатуров, К.В. Зворыкина, А.Я. Орлов, А.В. Письмеров // Коренные темнохвойные леса южной тайги (резерват «Кологривский лес»). – М.: Наука, 1988. – С. 48–129.
2. Алексеев В.А. Закономерности распределения и фракционный состав надземной биомассы / В.А. Алексеев, К.Ф. Старостина, Л.Н. Ющенко // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. – Л.: Наука, Ленингр. отд., 1973. – С. 102–108.
3. Алексеев В.А. Углерод в экосистемах лесов и болот России / В.А. Алексеев, Р.А. Бердси. – Красноярск: ИЛИД, 1994. – 532 с.
4. Алексеев В.А. Баланс органического углерода в экосистемах лесов и болот азиатской части России / В.А. Алексеев, Э.Ф. Ведрова, С.П. Ефремов, Т.Т. Ефремова [и др.] // Отчет о НИР № 96-04-48344 (Российский фонд фундаментальных исследований). – 1996. – 40 с.
5. Анилова Л.В. К вопросу о влиянии пирогенного фактора на растительный покров степей Оренбургского Предуралья / Л.В. Анилова, Т.С. Шорина, Е.В. Пятин // Вестн. Оренбургского гос. ун-та. – 2011. – № 12 (1). – С. 19–20.
6. Аткин А.С. Масса травяно-кустарничкового яруса в лесных фитоценозах / А.С. Аткин, Л.И. Аткина // Продуктивность лесных фитоценозов. – Красноярск: Ин-т леса и древесины им. В.Н. Сукачёва, 1984. – С. 17–27.
7. Аткин А.С. Структура и динамика органической массы в лесных сообществах: учебное пособие / А.С. Аткин, Л.И. Аткина. – Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. акад., 1999.
8. Базилевич Н.И. Особенности малого биологического круговорота в различных почвенно-растительных зонах / Н.И. Базилевич, Л.Е. Родин. – М.: ДАН СССР, 1954. – Т. 97, № 6. – С. 1061 – 1064.
9. Базилевич Н.И. Динамика органического вещества и биологический круговорот азота и зольных элементов в основных типах растительности земного шара / Н.И. Базилевич, Л.Е. Родин. – М.-Л.: Наука, 1965. – 223 с.

10. Базилевич Н.И. Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах / Н.И. Базилевич, А.А. Титлянова, В.В. Смирнов, Л.Е. Родин [и др.]. – М.: Мысль, 1978. – 181 с.
11. Базилевич Н.И. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем / Н.И. Базилевич, О.С. Гребенщиков, А.А. Тишков. – М., Наука, 1986. – 297 с.
12. Базилевич Н.И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. – М.: Наука, 1993. – 293 с.
13. Базилевич Н.И. Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах / Н.И. Базилевич, А.А. Титлянова. – Новосибирск: Наука, СО РАН, 2008. – 376 с.
14. Белозёров П.И. Флора Костромской области: монография; отв. ред. В.В. Шутов, Г.Ю. Макеева. – Кострома: Изд-во КГТУ, 2008. – 197 с.
15. Белоногова Т.В. Фитомасса живого покрова сосняков южной Карелии // Лесные растительные ресурсы южной Карелии. – Петрозаводск: Изд-во «Карелия», 1971. – С. 106–110.
16. Биогеоценологические исследования в широколиственно-еловых лесах. – М.: Наука, 1971. – 333 с.
17. Биологическая продуктивность и ее факторы в лесостепной дубраве: тр. Лесостепной научно-исследовательской станции Ленинградского ун-та «Лес на Ворскле». – Л.: ЛГУ, 1974. – Т. 6. – 215 с.
18. Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера; отв. ред. К.С. Бобкова, Э.П. Галенко. – СПб.: Наука, 2001. – 278 с.
19. Биоразнообразие Европейского Севера: теоретические основы изучения, социально-правовые аспекты использования и охраны: Тез. докл. межд. конф. – Петрозаводск: Изд-во КНЦ РАН, 2001. – 360 с.
20. Бобкова К.С. Продуктивность древесной растительности еловых лесов средней подзоны тайги / К.С. Бобкова, В.Д. Надуткин // Экология ельников Севера: тр. Коми фил. АН СССР. – Сыктывкар: Изд-во Коми фил. АН СССР, 1977. – № 32. – С. 45–51.

21. Бобкова К.С. Экологические основы повышения продуктивности лесов северной тайги / К.С. Бобкова, В.А. Артёмов, Э.П. Галенко, В.А. Урнышев // Науч. докл. Коми фил. АН СССР. – Сыктывкар: Изд-во Коми фил. АН СССР, 1978. – 27 с.
22. Бобкова К.С. Экологические аспекты роста и накопления органического вещества в некоторых лесных фитоценозах северной тайги / К.С. Бобкова, Э.П. Галенко // Лесоведение. – 1981. – № 4. – С. 12–18.
23. Бобкова К.С. Биологическая продуктивность некоторых хвойных фитоценозов средней тайги // Комплексные биогеоценологические исследования хвойных лесов Европейского Северо-Востока: тр. Коми филиала АН СССР. – Сыктывкар: Изд-во Коми фил. АН СССР, 1985. – С. 5–14.
24. Бобкова К.С. Круговорот азота и зольных элементов в сосново-еловом насаждении средней тайги / К.С. Бобкова, Н.Л. Смоленцева, В.В. Тужилкина, В.А. Артёмов // Лесоведение. – 1985. – № 5. – С. 3–11.
25. Бобкова К.С. Биологическая продуктивность хвойных лесов Европейского Северо-Востока. – Сыктывкар: Наука, 1987. – 156 с.
26. Бобкова К.С. Продуктивность сосновых фитоценозов // Эколого-физиологические основы продуктивности сосновых лесов Европейского Северо-Востока. – Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН, 1993. – 176 с.
27. Бобкова К.С. Продуктивность и структура органической массы в спелых ельниках средней тайги республики Коми // Биогеоценологические исследования таежных лесов (Ляльский лесозокологический стационар): тр. Коми научного центра УрО РАН. – Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН, 1994. – С. 6–21.
28. Бобкова К.С. Вертикальное распределение фитомассы в еловых лесах Европейского Северо-Востока / К.С. Бобкова, А.П. Урнышев, А.А. Урнышев // Лесоведение. – 2000. – № 3. – С. 49–54.
29. Бобкова К.С. Еловые леса // Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера. – СПб.: Наука, 2001. – С. 52–68.

30. Бобкова К.С. Содержание углерода и калорийность органического вещества в лесных экосистемах Севера / К.С. Бобкова, В.В. Тужилкина // Экология. – 2001. – № 1. – С. 69–71.
31. Бобкова К.С. Биологическая продуктивность и компоненты баланса углерода в молодняках сосны // Лесоведение. – 2005. – № 6. – С. 30–37.
32. Бобкова К.С. Биологическая продуктивность и компоненты баланса углерода в заболоченных коренных ельниках Севера // Лесоведение. – 2007. – № 6. – С. 45–54.
33. Бобкова К.С. Коренные ельники Печоро-Илычского биосферного заповедника: динамика роста, состояние, продуктивность / К.С. Бобкова, Э.П. Галенко, С.Н. Сенькина [и др.] // Современное состояние и перспективы развития особо охраняемых территорий Европейского Севера и Урала: Всероссийская научно-практическая конференция. – Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН, 2010. – С. 140.
34. Бобров Е.Г. История и систематика рода *Picea* A. Dietr. // Новости систематики высших растений. – 1970 (1971). – Т. 7. – С. 5–40.
35. Бобров Е.Г. Интрогрессивная гибридизация, формообразование и смены растительного покрова // Бот. журн. – 1972. – Т. 57, № 8. – С. 865–879.
36. Бобров Е.Г. Интрогрессивная гибридизация и геоисторические смены формаций таежной зоны СССР // Бот. журн. – 1983. – Т. 68, № 1. – С. 3–9.
37. Богатырёв Л.Г. Словарь терминов и показателей, используемых при изучении биологического круговорота / Л.Г. Богатырёв, В.М. Телеснина. – М.: МАКС Пресс, 2010. – 184 с.
38. Браславская Т.Ю. Оценка биоразнообразия южнотаежных лесов на северо-востоке Костромской области / Т.Ю. Браславская, Е.В. Тихонова // Лесоведение. – 2006. – № 2. – С. 34–50.
39. Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. – Л.: Наука, 1983. – 347 с.
40. Ватковский О.С. Почвы и продуктивность ельников Валдая / О.С. Ватковский, Л.А. Гришина, В.П. Лидов, И.П. Бабьева // Почвы и

- продуктивность растительных сообществ. – М.: Изд-во Московского ун-та, 1972. – Вып. 1. – С. 131–149.
41. Ватковский О.С. Экология и продуктивность геохимически автономных ельников Валдая / О.С. Ватковский, С.В. Головенко, Л.А. Гришина [и др.] // Почвы и продуктивность растительных сообществ. – М.: Изд-во МГУ, 1974. – Вып. 2. – С. 89–142.
42. Ватковский О.С. Анализ формирования продуктивности лесов. – М.: Наука, 1976. – 114 с.
43. Ведрова Э.Ф. Структура органического вещества северотаежных экосистем Средней Сибири / Э.Ф. Ведрова, Ф.И. Плешиков, В.Я. Каплунов // Лесоведение. – 2002. – № 6. – С. 3–12.
44. Ведрова Э.Ф. Масса и состав фитодендрита в темнохвойных лесах южной тайги / Э.Ф. Ведрова, Н.Н. Кошурникова // Лесоведение. – 2007. – № 5. – С. 3–11.
45. Ведрова Э.Ф. Углеродный бюджет бореальных лесов Средней Сибири / Э.Ф. Ведрова, Е.А. Ваганов // Лесоведение. – 2009. – № 5. – С. 678–682.
46. Волков А.Д. Фактор биоразнообразия и комплексная продуктивность лесных экосистем северо-запада таежной зоны Европейской части России / А.Д. Волков, Т.В. Белоногова, Ю.П. Курхинен, С.В. Сазонов [и др.]. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2002. – 223 с.
47. Волокитина А.В. Восстановление напочвенного покрова после лесных низовых пожаров в Южном Прибайкалье / А.В. Волокитина, Т.М. Софронова, А.А. Белякин // Лесной журнал. – 2013. – № 2. – С. 58–65.
48. Вомперский С.Э. Вертикально-фракционная структура и первичная продуктивность сосняков болотного ряда / С.Э. Вомперский, А.И. Иванов // Лесоведение. – 1978. – № 6. – С. 13–24.
49. Габеев В.Н. Экология и продуктивность сосновых лесов; отв. ред. В.Н. Габеев. – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1990. – 229 с.
50. Геоботаническое районирование Нечерноземья Европейской части СССР. – Л.: Наука, 1989. – 61 с.

51. Герасимова М.И. О круговороте зольных элементов в разных типах леса / М.И. Герасимова, Л.А. Гришина, Г.Г. Лазукова, В.В. Сысуев // Экология и продуктивность лесов Нечерноземья. – М.: Изд-во МГУ, 1980. – С. 84–100.
52. Глазов М.В. Продуктивность еловых лесов Валдая и роль животных в их функционировании // Структура и функционирование экосистем южной тайги. – М.: ИГАН СССР, 1985. – С. 80–102.
53. Глазов М.В. Продуктивность экосистем еловых лесов Валдая и роль животных в их функционировании // Структура и функционирование экосистем южной тайги Валдая: Сборник статей. – М.: Институт географии АН СССР, 1986. – С. 157–163.
54. Головенко С.В. Уровни продуктивности коренных сообществ северной части Валдайской возвышенности / С.В. Головенко, Г.Г. Лазукова, Ю.К. Шуйцев // Почвы и продуктивность растительных сообществ. – М.: Изд-во МГУ, 1976. – С. 73–97.
55. Гришина Л.А. Биологический круговорот и его роль в почвообразовании. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1974. – 128 с.
56. Грозовская И.С. Биопродукционные характеристики живого напочвенного покрова старовозрастных пихто-ельников северо-востока Костромской области // Изв. Самарского НЦ РАН. – 2012. – Т. 14, № 1 (6). – С. 1445–1448.
57. Грозовская И.С. Биомасса напочвенного покрова в старовозрастных темнохвойных лесах Костромской области // Актуальные проблемы биологии и экологии: материалы докладов XXI Всероссийской молодежной научной конференции, посвященной 70-летию А.И. Таскаева. – Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН, 2014. – С. 172–177.
58. Громцев А.Н. Современное состояние и проблемы сохранения коренных лесов на западе таежной зоны России // Лесоведение. – 2002. – № 2. – С. 3–7.
59. Гроссгейм А.А. Введение в геоботаническое обследование зимних пастбищ Азербайджанской ССР. – Баку: Наркомзем Азерб. ССР, 1929. – 68 с.

60. Димо Н.А. В области полупустыни. Почвенные и ботанические исследования на юге Царицынского уезда Саратовской губернии / Н.А. Димо, Б.А. Келлер. – Саратов: Изд-во Саратовского губ. земства. – 1907. – 577 с.
61. Добровольский Г.В. География почв: Учебник / Г.В. Добровольский, И.С. Урусевская. – М.: Изд-во МГУ, Изд-во «Колос», 2004. – 460 с.
62. Дылис Н.В. Структура лесного биогеоценоза. – М.: Наука, 1969. – 54 с.
63. Дылис Н.В. Программа и методика биогеоценологических исследований. – М.: Наука, 1974. – 404 с.
64. Дюбюк Е.Ф. Леса и лесное хозяйство Костромской губернии // Материалы для оценки земель Костромской губернии. – Кострома, 1912. – Т. 13, Вып. 1, Ч. 1. – С. 52–98.
65. Жила С.В. Биомасса напочвенного покрова в светлосвойных насаждениях Нижнего Приангарья / С.В. Жила, Г.А. Иванова, Е.А. Кукавская // Материалы Всероссийской конференции «Эколого-географические аспекты лесообразовательного процесса». – Красноярск: Институт леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН, 2009. – С. 247–249.
66. Забоева И.В. Биопродуктивность ельников-зеленомошников средней и северной тайги Коми АССР / И.В. Забоева, Г.В. Русанова, А.В. Слобода // Растительные ресурсы. – 1973. – Т. IX, Вып. 1. – С. 100–106.
67. Зайцева И.В. Коренные старовозрастные леса Мурманской области / И.В. Зайцева, К.Н. Кобяков, В.В. Никонов, Д.Ю. Смирнов // Лесоведение. – 2002. – № 2. – С. 14–22.
68. Залесов С.В. Видовой состав и надземная фитомасса живого напочвенного покрова в кедровниках различных периодов восстановительно-возрастной динамики / С.В. Залесов, В.А. Галако, И.В. Предеина, А.Н. Павлов // Изв. Оренбургского государственного аграрного ун-та. – 2006. – № 1. – С. 32–36.
69. Замолотчиков Д.Г. Углерод в лесном фонде и сельскохозяйственных угодьях России / Д.Г. Замолотчиков, Г.Н. Коровин, А.И. Уткин. – М.: Т-во науч. изданий КМК, 2005. – 200 с.

70. Запрудина М.В. Микромозаичная организация травяно-кустарничкового и мохового покрова высокотравных пихто-ельников с кедром нижней части бассейна реки Большая Порожня (приток р. Печора) / М.В. Запрудина, В.Э. Смирнов // Тр. Печоро-Илычского заповедника. – Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УрО РАН, 2010. – Вып. 16. – С. 60–68.
71. Запрудина М.В. Микромозаичная организация травяно-кустарничкового и мохового покрова среднетаежных темнохвойных лесов Урала: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08. – М., 2012. – 204 с.
72. Заугольнова Л.Б. Распространение и классификация бореальных лесов / Л.Б. Заугольнова, О.В. Морозова // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность; отв. ред. О.В. Смирнова. – М.: Наука, 2004. – Кн. 2. – С. 295–383.
73. Заугольнова Л.Б. Типология и классификация лесов Европейской России: методические подходы и возможности их реализации / Л.Б. Заугольнова, О.В. Морозова // Лесоведение. – 2006. – № 1. – С. 34–48.
74. Заугольнова Л.Б. Высокотравные таежные леса на востоке Европейской части России / Л.Б. Заугольнова, О.В. Смирнова, Т.Ю. Браславская, С.В. Дёгтева [и др.] // Растительность России. – 2009. – № 15. – С. 3–26.
75. Зворыкина К.В. Состав и надземная масса растений травяно-кустарничкового и мохового ярусов в некоторых типах березняков на суглинистых почвах // Лесоводственные исследования в подзоне южной тайги. – М.: Наука, 1977. – С. 42–50.
76. Зозулин Г.М. Исторические свиты растительности Европейской части СССР // Бот. журн. – 1973. – Т. 58, № 8. – С. 1081–1092.
77. Зыкова И.Д. Минеральный состав надземных органов *Filipendula ulmaria* (L) Maxim. / И.Д. Зыкова, А.А. Ефремов // Сибирский медицинский журнал. – 2012. – № 7. – С. 103–104.
78. Иванова Г.А. Послепожарное формирование живого напочвенного покрова в сосняках Среднего Приангарья / Г.А. Иванова, В.Д. Перевозникова // Сибирский экологический журнал. – 1996. – Вып. 1. – С. 109–116.

79. Иванова Н.В. Находки редких видов травянистых растений на территории Родинского участкового лесничества (Межевской район, Костромская область) / Н.В. Иванова, М.П. Шашков, И.С. Грозовская, С.А. Грозовский // Вестн. Костромского государственного ун-та имени Н.А. Некрасова. – 2013. – Т. 19, №1. – С. 9–12.
80. Иванова Н.С. Динамика продуктивности травяно-кустарничкового яруса в лесах западных низкогорий Южного Урала // Бот. журн. – 2007. – Т. 92. – № 9. – С. 1427–1442.
81. Игнатов М.С. Список мхов на территории бывшего СССР / М.С. Игнатов, О.М. Афолина // ARCTOA. – 1992. – № 1. – С. 1–85.
82. Ипатов В.С. Автогенные сукцессии в сосняке лишайниково-зеленомошном. Экологическая система ассоциаций / В.С. Ипатов, Г.Г. Герасименко, Л.А. Кирикова [и др.] // Бот. журн. – 1996. – Т. 81, № 8. – С. 23–35.
83. Исаев А.С. Круговорот углерода на территории России / А.С. Исаев, Г.Н. Коровин. – М.: Министерство науки и техники Российской Федерации, 1999. – С. 63–95.
84. Исаев А.С. Углерод в лесах Северной Евразии. Круговорот углерода на территории России: Избранные тр. по проблеме: Глобальная эволюция биосферы. Антропогенный вклад / А.С. Исаев, Г.Н. Коровин. – М.: ВНИИЦлесресурс, 1999. – С. 63–95.
85. Исаченко Т.И. Среднетаежные леса // Североевропейские еловые леса. Растительность Европейской части СССР. – Л.: Наука, 1980в. – С. 90–93.
86. Исаченко Т.И. Южнотаежные леса // Североевропейские еловые леса. Растительность Европейской части СССР. – Л.: Наука, 1980г. – С. 93–96.
87. Казимиров Н.И. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии / Н.И. Казимиров, Р.М. Морозова. – М.: Наука, Ленинградское отд-ние, 1973. – 175 с.
88. Казимиров Н.И. Органическая масса и потоки веществ в березняках средней тайги / Н.И. Казимиров, Р.М. Морозова, В.К. Куликова. – Л.: Наука, Ленинградское отд-ние, 1978. – 216 с.

89. Карманова И.В. Пространственная структура сложных сосняков / И.В. Карманова, Т.Н. Судницына, Н.А. Ильина. – М.: Наука, 1987. – 201 с.
90. Качинский Н.А. Корневая система растений в почвах подзолистого типа (Исследование в связи с водным и питательным режимом почв). – М.: Изд-во Моск. обл. сел.-хоз. опытной станции, 1925. – Ч.1. – 90 с.
91. Кожевников А.В. История геологического развития территории в неогене и четвертичном периоде // Почвенно-геологические условия Нечерноземья. – М.: Изд-во МГУ, 1984. – С. 17–41.
92. Коломыц Э.Г. Региональная модель глобальных изменений природной среды; отв. ред. Э.Г. Коломыц. – М.: Наука, 2003. – 371 с.
93. Комаров А.С. Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах / А.С. Комаров, О.Г. Чертов, А.В. Михайлов, В.Э. Смирнов [и др.]; отв. ред. В.Н. Кудеяров. – М.: Наука, 2007. – 380 с.
94. Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции. – СПб.: Наука, 2006. – 337 с.
95. Корнева С.В. Динамика фитомассы живого напочвенного покрова зеленомошных сосняков подзоны южной тайги после низовых пожаров (Ленинградская обл.) // Растительные ресурсы. – 1999. – Вып. 2. – С. 48–52.
96. Корчагин А.А. Еловые леса Западного Притиманья в бассейне р. Мезенской Пижмы: (их строение и возобновление) // Уч. зап. ЛГУ. Сер. геогр. наук. – 1956. – Вып. 11, № 213. – С. 111–239.
97. Корчагин А.А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. – Л.: Наука, Ленинградское отд-ние, 1976. – Т. V. – С. 7–131.
98. Красная книга Костромской области. – Кострома: Изд-во ДПРиООС Костромской области, Костромской государственный университет им. Н.А. Некрасова, 2009. – 387 с.
99. Кудеяров В.Н. Потоки и пулы углерода в наземных экосистемах России / В.Н. Кудеяров, Г.А. Заварзин, С.А. Благодатский, А.В. Борисов [и др.]. – М.: Наука, 2007. – 315 с.

100. Курнаев С.Ф. Лесорастительное районирование СССР. – М.: Наука, 1973. – 203 с.
101. Курнаев С.Ф. Дробное лесорастительное районирование Нечерноземного центра. – М.: Наука, 1982. – 1181 с.
102. Лавренко Е.М. Профиль продуктивности надземной части природного растительного покрова СССР от тундр к пустыням / Е.М. Лавренко, В.Н. Андреев, В.Л. Леонтьев // Бот. журн. – 1955. – Т. 40, № 3. – С. 415–419.
103. Лазукова Г.Г. Первичная лесная растительность и ее биотопы / Г.Г. Лазукова, Ю.К. Шуйцев // Экология и продуктивность лесов Нечерноземья. – М.: Изд-во МГУ, 1980. – С. 28–50.
104. Лархер В. Экология растений. – М.: Мир, 1978. – 382 с.
105. Левина В.И. Определение массы ежегодного опада в двух типах соснового леса на Кольском полуострове // Бот. журн. – 1960. – Т. 45, № 3. – С. 418–423.
106. Лесное хозяйство и лесные ресурсы Республики Коми; под ред. Г.К. Козубова, А.И. Таскаева. – М.: Изд.-продюсерский центр «Дизайн. Информация. Картография», 2000. – 512 с.
107. Луговая Д.Л. Разнообразие растительных сообществ после пожаров и рубок в лесах Костромской области // Лесоведение. – 2008а. – № 4. – С. 34–43.
108. Луговая Д.Л. Роль экотопических и антропогенных факторов в формировании видового и структурного разнообразия южнотаежных лесов (восток Костромской области): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. – М., 2008б. – 26 с.
109. Луговая Д.Л. Влияние экотопических факторов и природопользования на разнообразие лесных сообществ севера Костромской области // Экология. – 2010. – № 1. – С. 9–16.
110. Лукина Н.В. Изменение первичной продуктивности еловых древостоев под влиянием техногенных загрязнений на Кольском полуострове / Н.В. Лукина, В.В. Никонов // Лесоведение. – 1991. – № 4. – С. 37–45.

111. Лукина Н.В. Состояние еловых биогеоценозов Севера в условиях техногенного загрязнения / Н.В. Лукина, В.В. Никонов. – Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1992. – 133 с.
112. Лукина Н.В. Биогеохимические циклы в лесах севера в условиях аэротехногенного загрязнения / Н.В. Лукина, В.В. Никонов. – Апатиты: Изд-во Кольского НЦ РАН, 1996. – Ч. 1. – 213 с.
113. Лукина Н.В. Биогеохимические циклы в лесах севера в условиях аэротехногенного загрязнения / Н.В. Лукина, В.В. Никонов. – Апатиты: Изд-во Кольского НЦ РАН, 1996. – Ч. 2. – 192 с.
114. Лукина Н.В. Техногенные дигрессии и восстановительные сукцессии в северотаежных лесах/ Н.В. Лукина, Т.А. Сухарева, Л.Г. Исаева. – М.: Наука, 2005. – 245 с.
115. Лукина Н.В. Питательный режим почв северотаежных лесов / Н.В. Лукина, Л.М. Полянская, М.А. Орлова; отв. ред. Л.О. Карпачевский. – М.: Наука, 2008а. – 342 с.
116. Лукина Н.В. Техногенные сукцессии в лесах Кольского полуострова // Экология. – 2008б. – № 5. – С. 336–337.
117. Лукина Н.В. Плодородие почв как основа взаимосвязи между растительностью и почвами лесных биогеоценозов / Н.В. Лукина, М.А. Орлова, Л.Г. Исаева // Лесоведение. – 2010а. – № 5. – С. 45–56.
118. Лукина Н.В. Характеристика лесного напочвенного покрова / Н.В. Лукина, М.А. Орлова, Т.В. Кравченко // Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки; отв. ред. Л.Б. Заугольнова, Т.Ю. Браславская. – М.: Т-во науч. изданий КМК, 2010б. – С. 173–188.
119. Малышева Т.В. Роль мохообразных и лишайников в жизни леса. – М.: Ин-т Лесоведения, типография РОТЭКС, 1992. – Т. 1. – 217 с.
120. Манаков К.Н. Поглощение растительностью минеральных элементов и азота из почвы в лесах Кольского полуострова // Почвоведение. – 1961. – № 8. – С. 34–42.

121. Манаков К.Н. О роли растительного покрова в аккумуляции минеральных элементов в еловом и сосновом лесах Кольского полуострова // Вопросы ботаники и почвоведения в Мурманской области. – М.-Л.: АН СССР, 1962а. – С. 172–181.
122. Манаков К.Н. Поступление азота и зольных элементов с опадом в лесах Кольского полуострова // Почвоведение. – 1962б. – № 4. – С. 55–61.
123. Манаков К.Н. Первичная биологическая продуктивность еловых лесов Кольского полуострова / К.Н. Манаков, В.В. Никонов // Бот. журн. – 1979. – Т. 64, № 2. – С. 232–241.
124. Марченко А.И. Об изучении запасов растительной массы в ельниках-зеленомошниках северной тайги / А.И. Марченко, Е.М. Карлов // Бот. журн. – 1961. – Т. 46, № 8. – С. 1146–1152.
125. Марченко А.И. Минеральный обмен в еловых лесах северной тайги и лесотундры Архангельской области / А.И. Марченко, Е.М. Карлов // Почвоведение. – 1962. – № 7. – С. 52–67.
126. Матвеева Н.В. Структура растительного покрова полярных пустынь полуострова Таймыр (мыс Челюскина) // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. – Л.: Наука, 1979. – С. 5–27.
127. Матвеева Н.В. Зональность в растительном покрове Арктики. – СПб.: Наука, 1998. – 220 с.
128. Мелехов И.С. Леса севера Европейской части СССР // Леса СССР. – М.: Наука, 1966. – Т.1. – С. 60–69.
129. Мирин Д.М. Мозаичность некоторых типов приручьевых лесов // Тез. докл. VII мол. конф. ботаников в Санкт-Петербурге. – СПб., 2000. – С. 192.
130. Мирин Д.М. Внутрифитоценозные элементы неоднородности растительного покрова // Изв. Самарского НЦ РАН. – 2012. – Т. 14, № 1 (5). – С. 1320–1323.
131. Миркин Б.М. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии / Б.М. Миркин, Г.С. Розенберг, Л.Г. Наумова. – М.: Наука, 1989. – 223 с.

132. Миркин Б.М. Современное состояние основных концепций науки о растительности / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова; под ред. Б.М. Миркина, Л.Г. Наумовой. – Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. – 488 с.
133. Митрофанов Д.П. Оценка продуктивности северотаежных лесов Сибири / Продуктивность лесных фитоценозов. – Красноярск: Институт леса и древесины им. В.Н. Сукачева, 1984. – С. 95–102.
134. Молчанов А.А. Круговорот органического вещества в процессе роста сосняка черничника // Сообщ. лабор. лесовед. АН СССР. – 1961. – Вып. 5. – С. 3–13.
135. Молчанов А.А. Методика изучения прироста древесных растений / А.А. Молчанов, В.В. Смирнов. – М.: Наука, 1967. – 99 с.
136. Молчанов А.А. Продуктивность органической массы в лесах различных зон. – М.: Наука, 1971. – 275 с.
137. Молчанов А.А. Продуктивность органической массы в сосняках брусничниках / Продуктивность органической и биологической массы леса. – М.: Наука, 1974. – С. 16–23.
138. Мониторинг биологического разнообразия лесов России: методология и методы; отв. ред. А.С. Исаев. – М.: Наука, ЦЭПЛ РАН, 2008. – 453 с.
139. Морозов В.Л. Экология Дальневосточного крупнотравья / В.Л. Морозов, Г.А. Белая. – М.: Наука, 1988. – 255 с.
140. Морозова О.В. Классификация бореальных лесов севера Европейской России. Олиготрофные хвойные леса / О.В. Морозова, Л.Б. Заугольнова, Л.Г. Исаева, В.А. Костина // Растительность России. – 2008. – № 13. – С. 61–81.
141. Наумова Л.Г. Основы фитоценологии: Учебное пособие. – Уфа: Башкирский государственный педагогический институт, 1995. – 238 с.
142. Немчинова А.В. Эколого-ценотическая индикация свойств южнотаежных ландшафтов на примере лесов заповедника «Кологривский лес» / А.В. Немчинова, И.Н. Петухов, А.С. Кощеева, А.В. Хорошев [и др.] // Вестн. КГУ им. Н.А. Некрасова. – 2012. – № 4. – С. 17–21.

143. Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. – 1969. – Т. 54, № 7. – С. 1002–1014.
144. Ниценко А.А. Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. – Л.: Наука, 1971. – 184 с.
145. Ничипорович А.А. О путях повышения продуктивности фотосинтеза растений в посевах // Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 5–25.
146. Норин Б.Н. Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. – Л.: Наука, 1979. – 200 с.
147. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского севера. – Л.: Наука, Ленингр. отд., 1977. – 304 с.
148. Одум Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
149. Онихенко В.Г. Функциональная фитоценология: Синэкология растений. – М.: КРАСАНД, 2013. – 576 с.
150. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках европейской России. – М.: Научный мир, 2000. – 185 с.
151. Панкова Е.И. Вклад Н.И. Базилевич в развитие почвенной науки / Е.И. Панкова, Т.В. Турсина, А.А. Тишков // Почвоведение. – 2010. – № 11. – С. 1283–1295.
152. Панов А.В. Структура и динамика фитомассы на вырубках в сосняках лишайниковых Средней Сибири / А.В. Панов, А.А. Онучин, Н.Н. Кошурникова // Вестн. КрасГАУ. – 2009. – № 12 (39). – С. 129–133.
153. Паршевников А.Л. Круговорот азота и зольных элементов в связи со сменой пород в лесах средней тайги // Типы леса и почвы северной части Вологодской области. – М.-Л.: Изд-во Академии Наук СССР, 1962. – С. 196–209.
154. Пахучий В.В. Коренные леса Республики Коми: состояние и проблемы охраны // Лесоведение. – 2002. – № 2. – С. 8–13.

155. Перевозникова В.Д. Динамика формирования травянистой растительности на вырубках южнотаежных лесов Сибири // Экология. – 1998. – № 2. – С. 283–291.
156. Писарева В.В. Судиславская ледораздельная зона / В.В. Писарева, И.Н. Лобачёв // Московский ледниковый покров Восточной Европы. – М.: Наука, 1982а. – С. 202–203.
157. Писарева В.В. Ярославско-Костромское Поволжье / В.В. Писарева, И.Н. Лобачёв // Московский ледниковый покров Восточной Европы. – М.: Наука, 1982б. – С. 82–95.
158. Письмеров А.В. Методические указания по лесорастительному районированию Костромской области (с применением математических методов). – М.: ВНИИЛМ, 1977. – 26 с.
159. Поздняков Л.К. Биологическая продуктивность лесов Средней Сибири и Якутии / Л.К. Поздняков, В.В. Протопопов, В.М. Горбатенко. – Красноярск: Кн. Изд-во, 1969. – 155 с.
160. Поздняков Л.К. Продуктивность лесов Сибири // Ресурсы биосферы. – Л.: Наука, 1975. – Вып. 1. – С. 43–55.
161. Постановление администрации Костромской области от 16.06.2008 № 172А (ред. от. 16.04.2014) «Об утверждении схемы развития и размещения особо охраняемых природных территорий регионального значения Костромской области»
162. Прилепский Н.Г. Растительный покров северо-востока Костромской области (бассейн р. Вохма): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. – М.: Биологический факультет МГУ, 1993. – 21 с.
163. Прилепский Н.Г. Очерк растительности северо-востока Костромской области (бассейн р. Вохмы). Леса // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. – 2009. – Т. 114, Вып. 4. – С. 27–36.
164. Продуктивность и круговорот элементов в фитоценозах Севера. – Л.: Наука, 1975. – 130 с.

165. Прокушкин С.Г. Биомасса напочвенного покрова и подлеска в лиственничных лесах криолитозоны средней Сибири / С.Г. Прокушкин, А.П. Абаимов, А.С. Прокушкин // Сибирский экологический журнал. – 2006. – Т. 13, № 2. – С. 131–139.
166. Пьявченко Н.И. Биологический круговорот азота и зольных веществ в болотных лесах // Почвоведение. – 1960. – № 6. – С. 21–23.
167. Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. – 384 с.
168. Работнов Т.А. Фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1983. – 292 с.
169. Работнов Т.А. Фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1992. – 352 с.
170. Разумовский Ф.М. Костромской лес. – Кострома: Кн. Изд-во, 1957. – 80 с.
171. Раменский Л.Г. Учет и описание растительности (на основе проективного метода). – М.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1937. – 100 с.
172. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. – М.: Сельхозгиз, 1938. – 620 с.
173. Растительность Европейской части СССР. – Л.: Наука, 1980. – 236 с.
174. Рекомендации по учету надземной фитомассы основных компонентов живого напочвенного покрова под пологом лесных насаждений. – Минск: Белорус. технол. ин-т им. С.М. Кирова, Белорус. НИИ науч.-техн. информ. и технико-эконом. исслед. Госплана БССР, 1988.
175. Ремезов Н.П. Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах Европейской части СССР / Н.П. Ремезов, Л.Н. Быкова, К.М. Смирнова – М.: Изд-во МГУ, 1959. – 284 с.
176. Ремезова Г.Л. Накопление органического вещества в процессе развития травяного покрова дубравы // Бот. журн. – 1964. – Т. 49, № 6. – С. 894–900.
177. Ремезова Г.Л. Роль травяного покрова в биологическом круговороте дубравы // Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. – Л.: Наука, Ленингр. отд., 1971. – С. 241–245.
178. Ресурсы биосферы. – М.: Наука, 1975. – Вып. 1. – 292 с.
179. Ресурсы биосферы. – М.: Наука, 1976. – Вып. 2. – 240 с.
180. Ресурсы биосферы. – М.: Наука, 1976. – Вып. 3. – 300 с.

181. Родин Л.Е. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара / Л.Е. Родин, Н.И. Базилевич. – М.-Л.: Наука, 1965. – 254 с.
182. Родин Л.Е. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах / Л.Е. Родин, Н.П. Ремезов, Н.И. Базилевич. – Л.: Наука, 1968. – 143 с.
183. Родин Л.Е. Итоги советских исследований по международной биологической программе // Ресурсы биосферы. – Л.: Наука, 1975. – Вып. 1. – С. 128–166.
184. Руднева Е.Н. Круговорот зольных элементов и азота в ельнике-зеленомошнике северной тайги бассейна реки Мезень / Е.Н. Руднева, В.Д. Тонконогов, К.Я. Дорохова // Почвоведение. – 1966. – № 3. – С. 14–26.
185. Русанова Г.В. Биологическая продуктивность сосняка лишайникового среднетаежной подзоны Коми АССР / Г.В. Русанова, А.В. Слобода // Бот. журн. – 1974. – Том 59, № 12. – С. 1827–1833.
186. Рысин Л.П. К методике определения продуктивности надземной части травяного покрова / Л.П. Рысин, Ф.Н. Золотова // Сложные боры хвойно-широколиственных лесов и пути ведения лесного хозяйства в лесопарковых условиях Подмосковья. – М.: Наука, 1968. – С. 138–144.
187. Сидорович Е.А. Световой режим напочвенного покрова хвойных фитоценозов / Е.А. Сидорович, М.М. Мотыль. – Мн.: Наука и техника. 1986. – 151 с.
188. Смирнов В.В. Органическая масса в некоторых лесных фитоценозах Европейской части СССР. – М.: Наука, 1971. – 362 с.
189. Смирнов В.Э. Обоснование системы эколого-ценотических групп видов растений лесной зоны Европейской России на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа / В.Э. Смирнов, Л.Г. Ханина, М.В. Бобровский // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2006а. – Т. 111, № 2. – С. 36–47.
190. Смирнов В.Э. Развитие системы эколого-ценотических групп видов сосудистых растений для северной и средней тайги Европейской России на

- основе многомерных статистических методов / В.Э. Смирнов, Л.Г. Ханина, М.В. Бобровский, Е.М. Глухова // Гидрофильный компонент в науке о растительности: Материалы всероссийского теоретического семинара (заповедник «Галичья гора»); отв. ред. А.В. Славгородский. – Воронеж: Воронежский гос. ун-т, 2006б. – С. 57–67.
191. Смирнов В.Э. Экспертно-статистический подход к выделению эколого-ценотических групп видов сосудистых растений: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. – Тольятти, 2007. – 18 с.
 192. Смирнова О.В. Старовозрастные леса Пяозерского лесхоза северо-западной Карелии / О.В. Смирнова, В.Н. Коротков // Бот. журн. – 2001. – Т. 86. – № 1. – С. 98–109.
 193. Смирнова О.В. Руководство по полевой практике. Методы сбора и первичного анализа геоботанических и демографических данных / О.В. Смирнова, Л.Г. Ханина, М.В. Бобровский, Н.А. Торопова [и др.] // Сохранение и восстановление биоразнообразия. Учебно-методическое издание. – М.: Изд-во Научного и учебно-методического центра, 2002. – С. 109–144.
 194. Смирнова О.В. Популяционная организация ненарушенного биогеоценотического покрова лесных территорий лесного пояса Восточной Европы // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность; отв. ред. О.В. Смирнова. – М.: Наука, 2004а. – Кн. 1. – С. 25–43.
 195. Смирнова О.В. Эколого-ценотические группы в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы / О.В. Смирнова, Л.Г. Ханина, В.Э. Смирнов // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность; отв. ред. О.В. Смирнова. – М.: Наука, 2004б. – Том 1. – С. 165–175.
 196. Смирнова О.В. Биоразнообразие и сукцессионный статус старовозрастных темнохвойных лесов Европейской России / О.В. Смирнова, М.В. Бобровский, Л.Г. Ханина // Успехи современной биологии. – 2006а. – Т. 126, № 1. – С. 27–49.

197. Смирнова О.В. Генезис восточноевропейской тайги в голоцене / О.В. Смирнова, В.Н. Калякин, С.А. Турубанова, Е.Ю. Бакун // Закономерности вековой динамики биogeоценозов: Доклады XXI чтений памяти акад. В.Н. Сукачёва. – М.: Т-во науч. изданий КМК, 2006б. – С. 18–65.
198. Смирнова О.В. Структурно-динамическая организация лесных экосистем / О.В. Смирнова, М.В. Бобровский // Мониторинг биологического разнообразия лесов России; отв. ред. А.С. Исаев. – М.: Наука, 2008. – С. 58–70.
199. Смирнова О.В. Пространственная неоднородность почвенно-растительного покрова темнохвойных лесов в Печоро-Илычском заповеднике / О.В. Смирнова, А.А. Алейников, А.А. Семиколенных, А.Д. Бовкунов [и др.] // Лесоведение. – 2011. – № 6. – С. 67–78.
200. Смирнова О.В. Модельная реконструкция восстановленного лесного покрова таежных лесов / О.В. Смирнова, Д.Л. Луговая, Т.С. Проказина // Успехи современной биологии. – 2013. – Т. 133, № 2. – С. 164–177.
201. Сохранение биологического разнообразия Фенноскандии: Тез. докл. межд. конф. – Петрозаводск: РАН Кар. науч. центр, 2000. – 157 с.
202. Таранов С.А. Экологические и генетические особенности почв лесного пояса Горной Шории: дис. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 1970. – 239 с.
203. Тужилкина В.В. Надземная фитомасса и углерод нижних ярусов растительности еловых фитоценозов // Вестн. Института Коми НЦ УрО РАН. – 2011. – № 9. – С. 4–6.
204. Тужилкина В.В. Структура фитомассы и запасы углерода в растениях напочвенного покрова лесов на северо-востоке европейской России // Растительные ресурсы. – 2012. – Т. 48, № 1. – С. 44–50.
205. Усольцев В.А. Формирование банков данных о фитомассе лесов; отв. ред. В.А. Усольцев. – Екатеринбург: УрО РАН, 1998. – 541 с.
206. Усольцев В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии: база данных и география; отв. ред. В.А. Усольцев. – Екатеринбург: УрО РАН, 2001. – 708 с.

207. Усольцев В.А. Биологическая продуктивность лесов Северной Евразии: методы, база данных и ее приложения. – Екатеринбург: УрО РАН, 2007. – 636 с.
208. Утехин В.Д. Первичная биологическая продуктивность лесостепных экосистем. – М.: Наука, 1977. – 146 с.
209. Уткин А.И. Изучение вертикального распределения фитомассы в лесных фитоценозах / А.И. Уткин, Н.В. Дылис // Бюл. МОИП, Отд. биол. – 1966. – Т. 71, Вып. 6. – С. 79–91.
210. Уткин А.И. Биологическая продуктивность лесов: методы изучения и результаты // Итоги науки и техники. Сер. «Лесоведение и лесоводство». – М.: ВИНТИ, 1975. – Т. 1. – С. 1–190.
211. Уткин А.И. Первичная биологическая продуктивность культур сосны обыкновенной во Владимирской области / А.И. Уткин, М.Г. Иванова, Л.С. Ермолова // Лесоведение. – 1981. – № 4. – С. 19–27.
212. Уткин А.И. Определение запасов углерода насаждений на пробных площадях: сравнение аллометрического и конверсионно-объемного методов / А.И. Уткин, Д.Г. Замолотчиков, Г.Н. Коровин, В.В. Нефёдьев [и др.] // Лесоведение. – 1997. – № 5. – С. 51–65.
213. Факторы регуляции экосистем еловых лесов; под ред. В.Г. Карпова. – Л.: Наука, 1983. – 318 с.
214. Физико-географическое районирование Нечерноземного центра; под ред. Н.А. Гвоздецкого, В.К. Жучковой. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1963. – 451 с.
215. Ханина Л.Г. Новый метод анализа лесной растительности с использованием многомерной статистики (на примере заповедника «Калужские засеки») / Л.Г. Ханина, В.Э. Смирнов, М.В. Бобровский // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2002. – Т. 107, № 1. – С. 40–48.
216. Ханина Л.Г. Базы данных для моделирования динамики живого напочвенного покрова лесных экосистем / Л.Г. Ханина, М.С. Романов, М.В. Бобровский, Н.В. Лукина [и др.] // Математическая биология и

- биоинформатика: IV Международная конференция. Доклады; под ред. В.Д. Лахно. – М.: МАКС Пресс, 2012. – С. 202–203.
217. Ханина Л.Г. Анализ базы по биомассе лесного напочвенного покрова для моделирования его динамики в круговоротных моделях лесных экосистем / Л.Г. Ханина, И.С. Грозовская, В.Э. Смирнов, М.С. Романов [и др.] // Хвойные бореальные зоны. – 2013. – Т. 31, № 1–2. – С. 22–29.
218. Холопова Л.Б. Растительный и почвенный покров через 25 лет после сплошной рубки древостоя / Л.Б. Холопова, О.Н. Солнцева // Динамика естественных и искусственных лесных биогеоценозов Подмосковья. – М.: Наука, 1987. – С. 52–62.
219. Хорошев А.В. Ландшафты и экологическая сеть Костромской области. Ландшафтно-географические основы проектирования экологической сети Костромской области / А.В. Хорошев, А.В. Немчинова, В.О. Авданин. – Кострома: Изд-во КГУ им. Н.А. Некрасова, 2013. – 428 с.
220. Цельникер Ю.Л. Радиационный режим под пологом леса. – М.: Наука, 1969. – 100 с.
221. Чепурко Н.Л. Структура и годовой баланс биомассы в лесах Хибинского горного массива // Почвы и продуктивность растительных сообществ. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1972. – Вып. 1. – С. 94–116.
222. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. – СПб.: Мир и семья, 1995. – 990 с.
223. Честных О.В. Широтные и меридиональные закономерности распределения запасов фитомассы, почвенного органического вещества и первичной продукции наземных экосистем севера России от Кольского полуострова до Чукотки / О.В. Честных, Д.В. Карелин, Д.Г. Замолотчиков // Вестн. Моск. ун-та. Биология. – 1995. – Сер. 16, № 3. – С. 47–51.
224. Чиркин И.Н. Леса и лесное хозяйство Ветлужского уезда // Производительные силы Нижегородской губернии. – Нижний Новгород: Изд-во Нижегородская Ассоциация по изучению производительских сил, 1929. – Вып. 10. – 104 с.

225. Шалыт М.С. Методика изучения морфологии и экологии подземной части отдельных растений и растительных сообществ // Полевая геоботаника. – М.-Л.: Наука, 1960. – Т. 2. – С. 369–447.
226. Швиденко А.З. Продуктивность лесов России / А.З. Швиденко, С. Нильссон, В.В. Страхов // Лесохозяйственная информация. – 1999. – № 9–10. – С. 5–22.
227. Швиденко А.З. Продуктивность лесов России. Пространственный масштаб оценки продуктивности / А.З. Швиденко, В.В. Страхов, С. Нильссон // Лесохозяйственная информация. – 2000. – Вып. 1–2. – С. 7–23.
228. Швиденко А.З. Чистая первичная продукция лесных экосистем России: новая оценка / А.З. Швиденко, Д.Г. Щепаченко, Е.А. Ваганов, С. Нильссон // Доклады Академии Наук. – 2008. – Т. 421, № 6. – С. 822–825.
229. Швиденко А.З. Биосферная роль России на старте третьего тысячелетия: углеродный бюджет и протокол КИОТО / А.З. Швиденко, Е.А. Ваганов, С. Нильссон // Сиб. экол. журнал. – 2010. – Т. 10, № 6. – С. 649–658.
230. Шенников А.П. Из результатов исследования строения и изменчивости луговых сообществ / А.П. Шенников, Е.П. Баратынская // Журн. русского ботанического общества. – 1924. – Т. 9. – С. 75–82.
231. Шенников А.П. Введение в геоботанику. – Л.: ЛГУ, 1964. – 447 с.
232. Щепаченко Д.Г. Биологическая продуктивность и бюджет углерода лиственных лесов северо-востока России: монография / Д.Г. Щепаченко, А.З. Швиденко, В.С. Шалаев. – М.: ГОУ ВПО МГУЛ, 2008. – 296 с.
233. Щербаков Н.М. Биометрическая характеристика спелых ельников юга Карелии / Н.М. Щербаков, Н.Л. Зайцева // Лесные растительные ресурсы южной Карелии. – Петрозаводск: Изд-во «Карелия», 1971. – С. 22–40.
234. Эколого-физиологические основы продуктивности сосновых лесов Европейского северо-востока; под ред. К.С. Бобковой. – Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 1993. – 176 с.
235. Ярмишко В.Т. Методы изучения биологической продуктивности нижних ярусов лесных сообществ / В.Т. Ярмишко, Е.Н. Андреева, Е.А. Мазная [и др.]

- // Методы изучения лесных сообществ / Е.Н. Андреева, И.Ю. Баккал, В.В. Горшков [и др.]. – СПб.: НИИХимии СПбГУ, 2002а. – С. 89–102.
236. Ярмишко В.Т. Методы изучения подземных частей растений // Методы изучения лесных сообществ / Е.Н. Андреева, И.Ю. Баккал, В.В. Горшков [и др.]. – СПб.: НИИХимии СПбГУ, 2002б. – С. 139–153.
237. Ярошенко А.Ю. Малонарушенные лесные территории европейского Севера России / А.Ю. Ярошенко, П.В. Потапов, С.А. Турубанова. – М.: Гринпис России, 2001. – 75 с.
238. Ярошенко П.Д. Результаты изучения микрогруппировок некоторых ассоциаций на летних пастбищах Азербайджанской ССР // Тр. по геоботаническому обследованию пастбищ Азербайджана. Сер. С. (Работы стационарных пунктов). – Баку: Азерб. ФАН СССР, 1931. – С. 1–27.
239. Ярошенко П.Д. К изучению горизонтального расчленения растительного покрова // Бот. журн. – 1958. – Т. 53, № 3. – С. 381–387.
240. Ярошенко П.Д. Геоботаника. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1961. – 474 с.
241. Ярошенко П.Д. Геоботаника. – М.: Просвещение, 1969. – 200 с.
242. Aerts R. Seasonal allocation of biomass and nitrogen in four *Carex* species from mesotrophic and eutrophic fens as affected by nitrogen supply / R. Aerts, H. De Caluwe, H. Konings // J. Ecol. – 1992. – № 80. – P. 653–664.
243. Aerts R. The impact of atmospheric nitrogen deposition on vegetation processes in terrestrial non-forest ecosystems / R. Aerts, R. Bobbink // The Impact of deposition on Nitrogen Deposition on Natural and Semi-Natural Ecosystems. – Kluwer, Dordrecht, 1999. – P. 85–122.
244. Aerts R. The mineral Nutrition of Wild Revisited: A Re-evaluation of processes and patterns / R. Aerts, F. Chapin // Advances in Ecological Research. – 2000. – Vol. 30. – P. 1–67.
245. Alaback P.B. Biomass regression equations for understory plants in coastal Alaska: effects of species and sampling design on estimates // Northwest Science. – 1986. № 60 (2). – P. 90–103.

246. Alaback P.B. Biomass-dimension relationships of understory vegetation in relation to site and stand age / P.B. Alaback, E. Wharton, T. Cunia [et al.] // Estimating tree biomass regressions and their error. Proceedings of the workshop. May 26–30, 1986. General Technical Report NE-117. – USDA Forest Service, Syracuse, NY., 1987. – P. 141–148.
247. Andersson S. Leaching of dissolved organic carbon (DOC) and dissolved organic nitrogen (DON) in mor humus as affected by temperature and pH / S. Andersson, S.I. Nilson, P. Saetre // Soil Biol. Biochem. – 2000. – № 32. – P. 1–10.
248. Bakkenes M. Impacts of different climate stabilization scenarios on plant species in Europe / M. Bakkenes, B. Eickhout, R. Alkemade // Global Environmental Change. – 2006. – Vol. 16. – P. 19–28.
249. Baldocchi D.D. Seasonal variation of carbon dioxide exchange rates above and below boreal jack pine forest canopy / D.D. Baldocchi, C.A. Vogel, B. Hall // J. Geophys. Res. (BOREAS special issue). – 1997. – № 102. – P. 28939–28951.
250. Berendse F. Organic matter accumulation and nitrogen mineralization during secondary succession in heathland ecosystems // J. Ecol. – 1990. – № 78. – P. 413–427.
251. Berntson G.M. Allocation within and between organs and dynamic of root length changes in two birch species / G.M. Berntson, E.J. Farnsworth, F.A. Bazzaz // Oecologia. – 1995. – № 101. – P. 439–447.
252. Bobbink R. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis / R. Bobbink, K. Hicks, J. Galloway, T. Spranger [et al.] // Ecological applications. – 2010. – V. 20. – P. 30–59.
253. Boot R.G.A. Effects of nitrogen supply on growth, allocation and gas exchange characteristics of two perennial grasses from inland dunes / R.G.A. Boot, K.C. den Dubbelden // Oecologia. – 1990. – № 85. – P. 15–121.
254. Boot R.G.A. Size and morphology of root systems of perennial grasses from contrasting habitats as affected by nitrogen supply / R.G.A. Boot, M. Mensik // Plant Soil. – 1990. – № 129. – P. 291–299.

255. Bråkenhielm S. Long-term effects of clear-felling on vegetation dynamics and species of clear-felling on vegetation dynamics and species diversity in boreal pine forest / S. Bråkenhielm, Q. Liu // *Biodiversity and Conversation*. – 1998. – № 7. – P. 207–220.
256. Bridgham S.D. Nutrient-use efficiency: a litterfall index, a model, and a test along a nutrient-availability gradient in North Carolina peatlands / S.D. Bridgham, J. Pastor, C.A. McClaugherty, C.J. Richardson // *Am. Nat.* – 1995. – № 45. – P. 1–21.
257. Brouwer R. Distribution of dry matter in the plant // *Neth. J. Agric. Sci.* – 1962a. – № 10. – P. 361–376.
258. Brouwer R. Nutritive influences on the distribution of dry matter in the plant // *Neth. J. Agric. Sci.* – 1962b. – № 10. – P. 399–408.
259. Campbell B.D. A trade-off between scale and precision in resource foraging / B.D. Campbell, J.P. Grime, J.M.L. Mackey // *Oecologia*. – 1991. – № 87. – P. 532–538.
260. Cairns M.A. Root biomass allocation in the worlds upland forests / M.A. Cairns, S. Brown, E.H. Helmer, E.H. Helmer [et al.] // *Oecologia (Berlin)*. – 1997. – Vol. 111. – P. 1–11.
261. Cannel M.G.R. World forest biomass and primary production data. – London: Acad. Press, 1982. – 391 p.
262. Chapin F.S. The mineral nutrition of wild plants // *Annual review of ecology and Systematics*. – 1980. – Vol. 11. – P. 233–260.
263. Chiarucci A. Cover versus biomass as an estimate of species abundance: does it make a difference to the conclusions? / A. Chiarucci, J.B. Wilson, B.J. Anderson, V. de Dominicis // *Journal of Vegetation Science*. – 1999. – № 10. – P. 35–42.
264. Crick J.C. Morphological plasticity and mineral nutrients capture in two herbaceous species of contrasting ecology / J.C. Crick, J.P. Grime // *New Phytol.* – 1987. – P. 403–414.

265. De Jager A. Effects of a localized supply of H_2PO_4 , NO_3 , SO_4 , Ca and K on the production and distribution of dry matter in young maize plants // *Neth. J. Agric. Sci.* – 1982. – P. 193–203.
266. De Vries W. Use of dynamic soil–vegetation models to assess impacts of nitrogen deposition on plant species composition: an overview / W. de Vries, W. Wamelink, H. Van Dobben, H. Kros [et al.] // *Ecological Applications*. – 2010. – V. 20. – P. 60–79.
267. Deangelis D.L. Productivity of forest ecosystems studied during the IBP: The woodlands data set / D.L. Deangelis, R.H. Gardner, H.H. Shugart // *Dynamic properties of forest ecosystems. IBP-23. Ed. Reichle D.E.* – Cambridge: Univ. Press, 1981. – P. 567–672.
268. DiTomaso A. Resource manipulation in nature vegetation: a review / A. DiTomaso, L.W. Aarssen // *Vegetatio*. – 1989. – № 84. – P. 9–29.
269. Ellenberg H. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa [Indicator values of plants in Central Europe]. *Scripta Geobotanica*. Verlag Erich Goltze KG / H. Ellenberg, H.E. Weber, R. Dull, V. Wirth [et al.]. – Gottingen, 1991. – V. 18. – 248 p.
270. Fitter R.H. Functional significance of root morphology and root system architecture // *Ecological Interactions in Soil. Plants, Microbes and Animals*. – Blackwell, Oxford, 1985. – P. 87–106.
271. Fowler A. Earth observation for sustainable development: Using space-based technology for monitoring Canada's forests / A. Fowler, K. Low, J. Stone // *Information Forestry. Canadian Forest Service. Pacific Forestry Centre*. – Victoria; British, Columbia, 2002. – P. 6–7.
272. Gill R.A. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems / R.A. Gill, R.B. Jackson // *New Phytol.* – 2000. – Vol. 147. – P. 13–31.
273. Grime J.P. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. // Wiley. Chichester. – UK, 1979.
274. Grime J.P. Integrated screening validates primary axes of specialization in plants / J.P. Grime, K. Thomson, R. Hunt, J.G. Hodgson [et al.] // *Oikos*. – 1997. – № 79. – P. 259–281.

275. Heinrichs S. The estimation of aboveground biomass and nutrient pools of understory plants in closed Norway spruce forests and on clearcuts / S. Heinrichs, M. Bernhardt-Römermann, W. Schmidt // Eur. J. Forest Res. – 2010. – № 129. – P. 613–624.
276. Hemond H.F. The nitrogen budget of Thoreau's bog // Ecology. – 1983. – № 64. – P. 99–109.
277. Hetrick B.A.D. Root architecture of warm and cool-season grasses: relationship to mycorrhizal dependence / B.A.D. Hetrick, G.W.T. Wilson, J.F. Leslie // Can. J. Bot. – 1991. – № 69. – P. 112–118.
278. Ingestad T. Nitrogen stress in birch seedlings. II. N, K, P, Ca and Mg nutrition // Physiol. Plant. – 1979. – № 45. – P. 149–157.
279. Jarvis P.G. Terrestrial global productivity (Eds. J. Roy, B. Sauger, H.A. Mooney) / P.G. Jarvis, B. Sauger, E.-D. Schultze. – San Diego, Academic Press, 2001. – P. 211–244.
280. Jonasson S. Evaluation of point intercept method for the estimation of plant biomass // Oikos. – 1988. – № 52. – P. 10–106.
281. Koerselman W. Nutrient dynamic in mires of various tropic status: nutrient inputs and outputs and the internal nutrient cycle / W. Koerselman, J.T.A. Verhoeven // Fens and Bogs in the Netherlands: Vegetation, History, Nutrient Dynamics and Conservation. – Kluwer, Dordrecht. 1992. – P. 397–432.
282. Kofman P.D. Harvesting and processing forest biomass for energy production in Ireland. The Forest Energy 2006 program / D. Pieter Kofman, T. Kent. – Dublin, Ireland: COFORD, National Council for Forest Research and Development, 2007. – 58 p.
283. Lajtha K. The effect of varying nitrogen and phosphorus availability on nutrient use by *Larrea tridentata*, a desert evergreen shrub / K. Lajtha, M. Klein // Oecologia. – 1988. – № 75. – P. 348–353.
284. Lambers H. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences / H. Lambers, H. Poorter // Adv. Ecol. Res. – 1992. – № 22. – P. 187–261.

285. Landolt E. Flora indicative. Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen / E. Landolt, B. Bäumler, A. Erhardt, O. Hegg [et al.]. – Haupt-Verlag, 2010. – 376 p.
286. Mack M.C. Recovery of aboveground biomass and productivity after fire in mesic and dry black spruce forests of interior Alaska / M.C. Mack, K.K. Treseder, K.L. Manies, J.W. Harden [et al.] // *Ecosystems*. – 2008. – Vol. 11, № 2. – P. 209–225.
287. Mattila E. Survey of reindeer winter ranches as a part of the Finnish National Inventory in 1976–1978 // *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae*. – 1981. – № 99(6). – 78 p.
288. McCune B. Analysis of ecological communities / B. McCune, J.B. Grace. – Gleneden Beach: MjM Software, 2002. – 304 p.
289. McCune B. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data. Version 6.12 / B. McCune, M.J. Mefford – Gleneden Beach: MjM Software, 2011, <http://www.pcord.com/>
290. Morris J.T. Effects of nitrogen loading on wetland ecosystems with particular reference to atmospheric deposition // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* – 1991. – № 22. – P. 257–279.
291. Muukkonen P. Relationship between biomass and percentage cover in understorey vegetation of boreal coniferous forests / P. Muukkonen, R. Mäkipää, R. Laiho, K. Minkkinen [et al.] // *Silva Fennica*. – 2006. – № 40(2). – P. 231–245.
292. Olff H. Biomass and shoot/root allocation of five species from grassland succession series at different combinations of light and nutrient supply / H. Olff, J. van Andel, J.P. Bakker // *Funct. Ecol.* – 1990. – № 4. – P. 193–200.
293. Olff H. Effects of light and nutrient availability on dry matter and N allocation in six successional grass species. Testing for resource ratio effects // *Oecologia*. – 1992. – № 89. – P. 412–421.
294. Orlova M.A. Soil nutrient's spatial variability in forest-tundra ecotones on the Kola Peninsula, Russia / M.A. Orlova, N.V. Lukina, O.V. Tutubalina, V.E. Smirnov [et al.] // *Biogeochemistry*. – 2013. – Vol. 113. – P. 283–305.

295. Palviainen M. Changes in the above- and belowground biomass and nutrient pools of ground vegetation after clear-cutting of mixed boreal forests / M. Palviainen, L. Finer, H. Mannerkoski, S. Piirainen [et al.] // Plant and soil. – 2005. – Vol. 275, № ½. – P. 157–167.
296. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. – Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2012, <http://www.r-project.org/>
297. Robinson D. A comparison of the responses of *Lolium perenne* L., *Holcus lanatus* L. and *Deschampsia flexuosa* L. Trin. to a localized supply of nitrogen / D. Robinson, I.H. Rorison // New Phytol. – 1983. – № 94. – P. 263–273.
298. Robinson D. Compensatory changes in the partitioning of dry matter in relation to nitrogen uptake and optimal variations in growth // Ann. Bot. – 1986. – № 86. – P. 841–848.
299. Robinson D. Plasticity in grass species in relation to nitrogen supply / D. Robinson, I.H. Rorison // Funct. Ecol. – 1988. – № 2. – P. 249–257.
300. Röttgermann M. Linear relationship between aboveground biomass and plant cover in low open herbaceous vegetation / M. Röttgermann, T. Steinlein, W. Beyschlag, H. Dietz // Journal of Vegetation Science. – 2000. – № 11 (1). – P. 145–148.
301. Schenk H.J. The global biogeography of roots / H.J. Schenk, R.B. Jackson // Ecological Monographs. – 2002. – Vol. 72, № 3. – P. 311–328.
302. Schenk H.J. A global database of ecosystem root profiles (ERP) / H.J. Schenk, R.B. Jackson. – Fullerton: California State University, 2003. – 26 p.
303. Schultze E.-D. Productivity of forest in the Euro-Siberian boreal region and their potential to act as a carbon sink – a synthesis / E.-D. Schultze, J. Lloyd, F.M. Kelliher [et al.] // Global change Biol. – 1999. – № 5. – P. 703–722.
304. Scurlock J.M.O. Terrestrial NPP: toward a consistent data set for global model evaluation / J.M.O. Scurlock, W. Cramer, R.J. Olson [et al.] // Ecol. Applications. – 1999. – Vol. 9, № 3. – P. 913–919.

305. Shaver G.R. Long-term responses to factorial NPK fertilizer treatment by Alaskan wet and moist tundra sedge species. / G.R. Shaver, F.S. Chapin // *Ecography*. – 1995. – № 18. – P. 259–275.
306. Shipley B. The allometry of seed weight and seedling relative growth rate / B. Shipley, G.H. Peters // *Funct. Ecol.* – 1990. – № 4. – P. 523–529.
307. Shvidenko A.Z. Phytomass, Increment, Mortality and Carbon Budget of Russian Forests / A.Z. Shvidenko, S. Nilsson. – Laxenburg, Australia, International Institute for Applied Systems Analysis, IR-98-105, 1998.
308. Shvidenko A. A synthesis of the impact of Russian forests on the global carbon budget for 1961–1998 / A. Shvidenko, S. Nilsson // *TELLUS*. – 2003. – V. 55B. – P. 391–415.
309. Smirnova O. FORUS – database on geobotanic reliefs of European Russian forests / O. Smirnova, L. Zaugol'nova, L. Khanina, T. Braslavskaya [et al.] // *Математическая биология и биоинформатика: Доклады; под ред. В.Д. Лахно*. – М.: МАКС Пресс, 2006. – С. 150–151.
310. Smith W.R. Energy from Forest Biomass: XVII Iufro World Congress Energy Group Proceeding; W.R. Smith. – Academic Pr., 1982. – 279 p.
311. Tilman D. Nitrogen-limited growth in plants from different successional stages // *Ecology*. – 1986. – № 67. – P. 555–563.
312. Tilman D. Plant traits and resource reduction for five grasses growing on nitrogen gradient / D. Tilman, D. Wedin // *Ecology*. – 1991. – № 72. – P. 685–700.
313. Ulanova N.G. The effects of windthrow of forests at different spatial scales: a review // *Forest Ecology and Management*. – 2000. – Vol. 135, № 1–3. – P. 155–167.
314. van den Driessche R. Prediction of mineral nutrients status of trees by foliar analysis // *Bot. Rev.* – 1974. – № 40. – P. 347–394.
315. van der Werf A. Contribution of physiological and morphological plant traits to species competitive ability at high and low nitrogen supply / A. van der Werf, M. van Nuenen, A.J. Visser, H. Lambers // *Oecologia*. – 1993. – № 94. – P. 434–440.

316. Vitousek P.M. Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawaii: patterns, mechanisms and models / P.M. Vitousek, D.R. Turner, W.J. Parton, R.L. Sanford // *Ecology*. – 1994. – № 75. – P. 418–429.
317. Vogt K.A. Production, turnover and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests / K.A. Vogt, C.C. Griear, D.J. Vogt // *Advan. Ecol. Res.* – 1986. – Vol. 15. – P. 303–377.
318. Wassen M.J. Nutrient concentration in mire vegetation as a measure of nutrient limitation in mire ecosystems / M.J. Wassen, H.G.M. Olde Venterink, E.O.A.M. de Swart // *J. Veg. Sci.* – 1995. – № 6. – P. 5–16.
319. Wilson S.D. Competitive responses of eight old-field plant species in four environments / S.D. Wilson, D. Tilman // *Ecology*. – 1995. – № 76. – P. 1169–1180.
320. Yarie J. Biomass regression equations for determination of vertical structure of major understory species of Southeast Alaska / J. Yarie, B.R. Mead // *Northwest Science*. – 1989. – № 63 (5). – P. 221–231.
321. Доклад департамента природных ресурсов об экологической ситуации в Костромской области в 2012 году [Электронный ресурс] // Губернское деловое образование. – 2013. – 28 февраля (№ 18). – Режим доступа: www.region.kostroma.ru/i/u/doklad28.02.2013.doc, свободный. – Загл. с экрана. (30.11.14.).
322. Продуктивность экосистем Северной Евразии [Электронный ресурс] // Режим доступа: <http://biodat.ru/db/prod/index.htm>, свободный. – Загл. с экрана. (30.11.14.).

ПРИЛОЖЕНИЕ

Приложение I – Пихто-ельник бореально-мелкотравно-чернично-крупнопапоротниковый

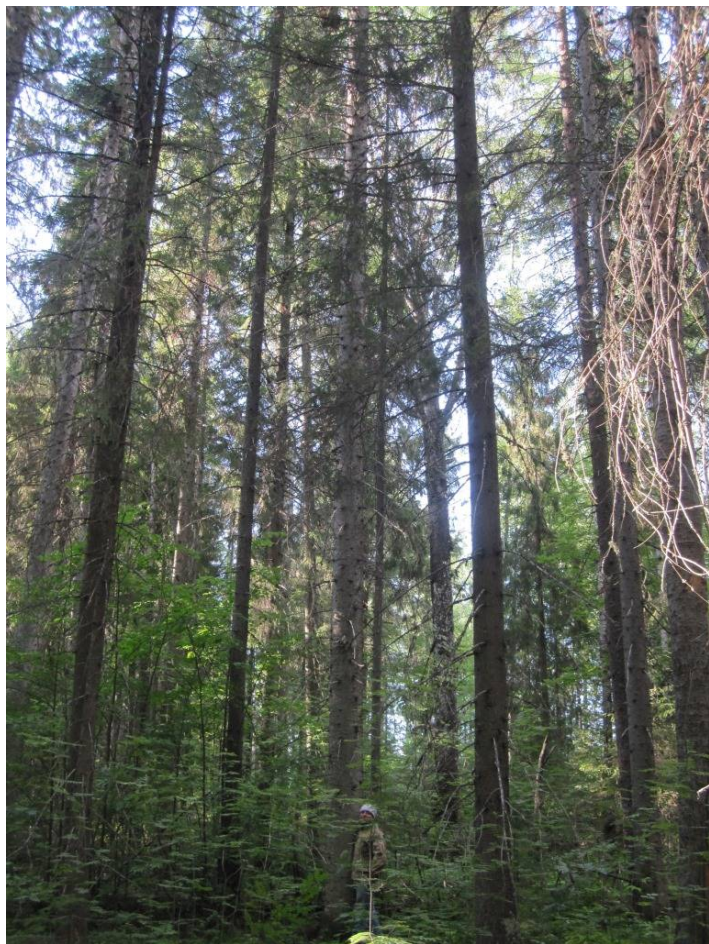


Рис. 1 – Древесный ярус из *Picea abies* и *Abies sibirica*



Рис. 2 – Крупнопапоротниковая микрогруппировка с доминированием *Dryopteris dilatata*



Рис. 3 – Бореально-мелкотравная микрогруппировка с доминированием *Phegopteris connectilis* и *Rubus saxatilis*

Приложение II – Пихто-ельник разнотравный



Рис. 4 – Древесный ярус из *Picea abies* и *Abies sibirica*



Рис. 5 – Напочвенный покров из видов бореального мелкотравья (*Oxalis acetosella*), неморальных видов (*Pulmonaria obscura*), видов высокотравья (*Aconitum septentrionale*)



Рис. 6 – Бореально-неморальная микрорассадка с доминированием *Stellaria holostea* и *Maianthemum bifolium*

Приложение III – Ельник черничный



Рис. 7 – Ельник черничный (ГПЗ «Кологривский лес»)



Рис. 8 – Ельник черничный (ГПЗ «Кологривский лес»)

Рис. 9 – Бореально-кустарничковая микрогруппировка с доминированием *Vaccinium myrtillus*Рис. 10 – Боровая микрогруппировка с доминированием *Vaccinium vitis-idaea*

Приложение IV – Липо-ельник крупнопапоротниковый



Рис. 11 – Липо-ельник крупнопапоротниковый



Рис. 13 – Липо-ельник крупнопапоротниковый



Рис. 12 – *Dryopteris dilatata*



Рис. 14 – Бореально-мелкотравная микрогруппировка с доминированием *Phegopteris connectilis*

Приложение V – Ельник бореально-мелкотравный



Рис. 15 – Ельник бореально-мелкотравный

Рис. 16 – Бореально-мелкотравная микрогруппировка с доминированием *Oxalis acetosella* и *Maianthemum bifolium*Рис. 17 – Бореально-мелкотравная микрогруппировка с доминированием *Gymnocarpium dryopteris* и *Oxalis acetosella*

Приложение VI – Ельник высокотравный



Рис. 18 – Ельник высокотравный

Рис. 20 – Окно в древостое с папоротником *Diplazium sibiricum*
(Красная книга Костромской области)Рис. 19 – Высокотравная микрогруппировка с доминированием *Aconitum septentrionale*Рис. 21 – Высокотравные виды *Cirsium oleraceum* и *Diplazium sibiricum*

**Приложение VII – Эколого-ценотические группы (ЭЦГ) видов: особенности
экологии и ценотическая приуроченность (Смирнова и др., 2004;
Смирнов и др., 2006)**

ЭЦГ, аббревиатура	ЭЦГ, полное наименование и пояснение	Особенности экологии и ценотическая приуроченность
Br_k	Бореальные кустарнички и вечнозеленые травы	Полутеневые виды, произрастающие на свежих и влажных бедных слабокислых почвах
Br_m	Бореальное мелкотравье	
Lf	Крупнопапоротниковая	Образована единственным видом крупного папоротника <i>Dryopteris dilatata</i> . Отличается от других видов высокотравья особенностями ценотического поведения
Md	Лугово-опушечная	Теневые/полутеневые виды, произрастающие на свежих в основном нейтральных почвах со средним богатством
Nm	Неморальная группа (виды широколиственных лесов)	Теневые/полутеневые виды, произрастающие на свежих в основном нейтральных почвах со средним богатством
Nt	Нитрофильная группа (виды черноольшаников)	Полутеневые/полусветовые растения, растущие на сырых и влажных в основном нейтральных богатых почвах
Olg	Олиготрофная группа (виды верховых олиготрофных болот)	Световые растения, произрастающие на сырых, плохо аэрируемых кислых и очень бедных местообитаниях
Pn	Боровая группа (виды сосновых лесов)	Полусветовые/световые растения, произрастающие на сухих в основном кислых бедных/очень бедных почвах
TH	Бореальное высокотравье	Крупные мезофитные, мезогигрофитные, мезоксерофитные относительно светолюбивые травы
Wt	Водно-болотная группа (виды низинных болот, прибрежно-водные, внутриводные и виды свежего аллювия)	Полусветовые/световые растения, растущие в воде и на сырых, часто затопляемых, слабокислых/нейтральных местообитаниях со средним богатством

Приложение VIII – Проективное покрытие микрогруппировок в исследованных типах леса (%)

Типы леса*	Типы леса**	Номер участка	Типы микрогруппировок											
			Br	BN	Vm	Lb	Pn	Gr	Lf	TH (D.s.)	TH (A.f.)	TH (A.s.)	TH (C.o.)	TH (F.u.)
ПЕБ	PcBr	1	25	–	35	–	–	–	40	–	–	–	–	–
ПЕР	PcBN	1	35	45	–	–	–	–	10	–	–	10	–	–
ЕЧ-1	PcVm	1	9	–	90	–	–	–	1	–	–	–	–	–
ЛЕКРП	PcLf	1	15	–	–	–	–	–	85	–	–	–	–	–
		2	20	8	2	–	–	–	70	–	–	–	–	–
		3	28	2	–	–	–	–	70	–	–	–	–	–
ЕБМ	PcBr	1	95	–	5	–	–	–	–	–	–	–	–	–
		2	80	10	10	–	–	–	–	–	–	–	–	–
		3	50	–	30	–	–	–	20	–	–	–	–	–
ЕВ	PcH	1	–	–	–	–	–	–	–	3	20	10	17	50
		2	–	–	–	–	–	–	5	25	5	10	55	–
		3	–	–	–	–	–	–	10	35	–	10	5	40
ЕЧ-2	PcVm	1	–	–	100	–	–	–	–	–	–	–	–	–
		2	–	–	50	20	–	10	20	–	–	–	–	–
		3	–	–	60	–	40	–	–	–	–	–	–	–
		4	20	–	40	–	40	–	–	–	–	–	–	–

*Названия типов леса даны по доминантной классификации (Названия типов леса см. Табл. 10)

**Названия типов леса даны по эколого-фитоценотической классификации (Названия типов леса см. Табл. 10)

Приложение IX – Общая характеристика типов леса (литературные данные), участвовавших в сравнительном анализе с авторскими полевыми данными

	Источник	Участие в работе по МБП*	Место исследования	Типы леса (авторское название)	Виды-доминанты травяно-кустарничкового яруса	Виды-доминанты мохово-лишайникового яруса
1	Алексеев и др., 1973	да	Центральный лесной государственный биосферный заповедник (Тверская обл.)	Ельник чернично-кисличный, ельник сфагново-черничный	<i>Carex globularis</i> , <i>Goodyera repens</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i>	<i>Sphagnum girgensohnii</i> , <i>Sphagnum magellanicum</i> , <i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Hylocomium splendens</i> , <i>Dicranum scoparium</i>
2	Базилевич, 1993	да	Кольский п-ов, Хибины, бассейн Северной Двины и Онежского озера	Ельники травяные и мохово-травяные, ельник зеленомошный, ельник чернично-зеленомошный, ельник черничный, ельник кустарничково-травяно-зеленомошный	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Gymnocarpium dryopteris</i> , <i>Athyrium filix-femina</i> , <i>Dryopteris carthusiana</i> , <i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Geranium sylvaticum</i>	<i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Polytrichum commune</i>
3	Белоногова, 1971		Заповедник Кивач (Респ. Карелия)	Сосняк черничный	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i> , <i>Calluna vulgaris</i> , <i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	—

Продолжение приложения IX

№	Источник	Участие в работе по МБП*	Место исследования	Типы леса (авторское название)	Виды-доминанты травяно-кустарничкового яруса	Виды-доминанты мохово-лишайникового яруса
4	Биогеоценологические..., 1971		Краснопахорский лесхоз (Московская обл.)	Липо-ельник зеленомошно-волосистоосоковый	<i>Carex digitata</i> , <i>Carex pallescens</i> , <i>Carex pilosa</i> , <i>Convallaria majalis</i> , <i>Galeobdolon luteum</i> , <i>Luzula pilosa</i> , <i>Gymnocarpium dryopteris</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Pulmonaria obscura</i> , <i>Aegopodium podagraria</i>	—
5	Бобкова и др. 1985		Чернамский лесной стационар (Респ. Коми)	Сосняк с елью чернично-зеленомошный	<i>Vaccinium myrtillus</i>	—
6	Бобкова, 1994		Ляльский лесозоологический стационар (Респ. Коми)	Ельник черничный свежий, ельник черничный влажный	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i> , <i>Trientalis europaea</i> , <i>Linnaea borealis</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i>	<i>Hylocomium splendens</i> , <i>Pleurozium schreberi</i>
7	Бобкова, 2001		Ляльский лесозоологический стационар (Респ. Коми)	Ельник черничный	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Linnaea borealis</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Trientalis europaea</i>	<i>Hylocomium splendens</i> , <i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Dicranum polysetum</i> , <i>Polytrichum commune</i> , <i>Sphagnum girgensohnii</i> , <i>Sphagnum wulfianum</i>
8	Бобкова, 2007		Зеленоборский лесной стационар (Респ. Коми)	Ельник чернично-долгомошный	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i> , <i>Rubus chamaemorus</i> , <i>Carex globularis</i>	<i>Polytrichum commune</i>

Продолжение приложения IX

№	Источник	Участие в работе по МБП*	Место исследования	Тип леса (авторское название)	Виды-доминанты травяно-кустарничкового яруса	Виды-доминанты мохово-лишайникового яруса
9	Ватковский и др., 1972		Валдай-Стационар гидрологической лаборатории им. Урываева (Новгородская обл.)	Ельник кисличный	<i>Oxalis acetosella</i>	—
10	Глазов, 1986		Валдай (Новгородская обл.)	Ельник разнотравно-кисличный, Ельник кисличный	<i>Oxalis acetosella</i>	—
11	Забоева и др., 1973		г. Сыктывкар (5 км к западу), с. Усть-Цильма (17 км к востоку) (Респ. Коми)	Ельник зеленомошный	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Trientalis europaea</i>	<i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Hylocomium splendens</i> , <i>Dicranum polysetum</i> , <i>Polytrichum commune</i>
12	Залесов и др., 2006		Самаровский Чугас (Тюменская обл.)	Кедровник зеленомошно-мелкотравный	<i>Oxalis acetosella</i> , <i>Trientalis europaea</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Stellaria nemorum</i>	—
13	Запрудина, Смирнов, 2010		Печоро-Илычский заповедник (Респ. Коми)	Пихто-ельник с кедром высокотравный	<i>Crepis sibirica</i> , <i>Delphinium elatum</i> , <i>Cacalia hastata</i> , <i>Milium effusum</i> , <i>Aconitum septentrionale</i> , <i>Actaea spicata</i> , <i>Paeonia anomala</i>	—

Продолжение приложения IX

№	Источник	Участие в работе по МБП*	Место исследования	Тип леса (авторское название)	Виды-доминанты травяно-кустарничкового яруса	Виды-доминанты мохово-лишайникового яруса
14	Запрудина, 2012		Печоро-Илычский заповедник (Респ. Коми)	Пихто-ельник бореально-мелкотравный, пихто-ельник чернично-зеленомошный	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i> , <i>Gymnocarpium dryopteris</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Maianthemum bifolium</i>	<i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Hylocomium splendens</i> , <i>Polytrichum commune</i> , <i>Dicranum majus</i>
15	Зворыкина, 1977		Рыбинский лесокOMBинат (Ярославская обл.)	Березняк кислично-черничный	<i>Daphne mezereum</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i> , <i>Stellaria holostea</i> , <i>Milium effusum</i> , <i>Deschampsia cespitosa</i> , <i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Dryopteris expansa</i> , <i>Maianthemum bifolium</i>	<i>Sphagnum girgensohnii</i> , <i>Polytrichum commune</i>
16	Иванова, 2007		Катав-Ивановский лесхоз, Южный Урал (Челябинская обл.)	Пихто-ельник злаково-чернично-разнотравный	<i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Carex pilosa</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Veratrum lobelianum</i> , <i>Succisa pratensis</i> , <i>Brachypodium pinnatum</i> , <i>Aconitum septentrionale</i>	—
17	Карманова и др., 1987		Серебряноборское опытное лесничество (Московская обл.)	Сосняк с дубом лещиново-разнотравный, липняк волосистоосоковый	<i>Carex digitata</i> , <i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Rubus saxatilis</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Dryopteris cristata</i>	—

Продолжение приложения IX

№	Источник	Участие в работе по МБП*	Место исследования	Тип леса (авторское название)	Виды-доминанты травяно-кустарничкового яруса	Виды-доминанты мохово-лишайникового яруса
18	Корнева, 1999			Сосняк зеленомошный	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i> , <i>Melampyrum pratense</i> , <i>Calluna vulgaris</i> , <i>Lycopodium clavatum</i>	<i>Dicranum polysetum</i> , <i>Pleurozium schreberi</i>
19	Лукина, Никонов, 1996		Кольский п-ов, Финская Лапландия, Северная Норвегия (Мурманская обл.)	Ельник кустарничково-зеленомошный	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i> , <i>V. uliginosum</i> , <i>Empetrum hermaphroditum</i> , <i>Avenella flexuosa</i>	—
20	Манаков, Никонов, 1979		п. Варзуга, п. Умбозеро, мыс Турий (Мурманская обл.)	Ельник черничный	<i>Vaccinium myrtillus</i>	—
21	Марченко, 1962		р. Вага (Архангельская обл.)	Ельник зеленомошный	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. uliginosum</i> , <i>Empetrum nigrum</i>	<i>Polytrichum commune</i> , <i>Hylocomium splendens</i>
22	Митрофанов, 1984		г. Игарка (Красноярский край)	Ельник разнотравно-зеленомошный	—	—
23	Обмен веществ и энергии..., 1977	да	Респ. Карелия	Сосняк черничный	<i>Vaccinium myrtillus</i>	—
24	Паршевников, 1962		Северная научно-исследовательская лесная станция Института леса (Вологодская обл.)	Ельник травяно-зеленомошный	—	—

Продолжение приложения IX

№	Источник	Участие в работе по МБП*	Место исследования	Тип леса (авторское название)	Виды-доминанты травяно-кустарничкового яруса	Виды-доминанты мохово-лишайникового яруса
25	Рекомендации по учету надземной биомассы..., 1988		Белоруссия	Сосняк мшистый, сосняк кисличный, сосняк черничный, ельник мшистый, ельник кисличный, ельник черничный, березняк мшистый, березняк кисличный, березняк черничный, осинник кисличный, осинник черничный	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Oxalis acetosella</i>	—
26	Сидорович, Мотыль, 1986		Налибокская пуща (Белоруссия)	Ельник мшисто-кисличный, сосняк мшисто-черничный, сосняк чернично-долгомошный	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i> , <i>V. uliginosum</i> , <i>Ledum palustre</i> , <i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Andromeda polifolia</i>	<i>Sphagnum angustifolium</i> , <i>Polytrichum commune</i> , <i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Hylocomium splendens</i> , <i>Dicranum polysetum</i>
27	Смирнов, 1971	да	Кадниковский район (Вологодская обл.)	Ельник травяно-зеленомошный	—	—
28	Холопова, Солнцева, 1987		Малинская биогеоценологическая станция (Московская обл.)	Ельник волосистоосоковый, березняк злаково-разнотравный	<i>Carex pilosa</i> , <i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Agrostis tenuis</i> , <i>Deschampsia cespitosa</i> , <i>Dactylis glomerata</i>	—

Продолжение приложения IX

№	Источник	Участие в работе по МБП*	Место исследования	Тип леса (авторское название)	Виды-доминанты травяно-кустарничкового яруса	Виды-доминанты мохово-лишайникового яруса
29	Чепурко, 1972		Хибины-гора Юкспор (Мурманская обл.)	Ельник черничный	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. uliginosum</i> , <i>Empetrum nigrum</i> , <i>Avenella flexuosa</i> , <i>Milium effusum</i> , <i>Pyrola rotundifolia</i> , <i>Melampyrum sylvaticum</i> , <i>Solidago virgaurea</i>	<i>Pleurozium schreberi</i>
30	Щербаков, Зайцева, 1971		Пряжинский лесхоз (Респ. Карелия)	Ельник разнотравно-черничный	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i>	—
31	Экология и продуктивность лесов Нечерноземья..., 1980		п. Приобье, Октябрьский р-н (Ханты-Мансийский автономный округ)	Сосняк черничный	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i>	—
32	Эколого-физиологические особенности..., 1993		Чернамский лесной стационар (Респ. Коми)	Сосняк черничный влажный	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i> , <i>V. uliginosum</i> , <i>Empetrum nigrum</i>	<i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Dicranum polysetum</i> , <i>Ptilium crista-castrensis</i> , <i>Hylocomium splendens</i> , <i>Polytrichum commune</i>

*МБП – Международная биологическая программа.

Примечание: Знак «—» означает отсутствие в литературном источнике описания видового состава травяно-кустарничкового и (или) мохово-лишайникового ярусов растительности.