

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

*Центрально-Лесной государственный природный
биосферный заповедник*

**Сукцессионные процессы в заповедниках России и
проблемы сохранения биологического разнообразия**

Санкт-Петербург

1999

УДК 504.7.006 (470)+630*182.21+574.4+504.73+504.74 ББК 28.088

Успешные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. О.В.Смирновой, Е.С.Шапошникова - СПб.: РБО, 1999. - 549 с.

В рукописи представлены результаты многолетних совместных исследований сотрудников восьми российских заповедников и специалистов академических учреждений и вузов страны. Основополагающей идеей, объединяющей эти работы, стала необходимость оценить статус лесов европейской части России, определить степень потери биологического разнообразия и дать в связи с этим научно обоснованные рекомендации по восстановлению естественного хода процессов, сохранению уникальных лесных экосистем и щадящему их использованию на эксплуатируемых территориях. Многолетние уникальные наблюдения на охраняемых территориях были обобщены при финансировании в рамках федеральных программ «Экологическая безопасность России», «Биологическое разнообразие», и при поддержке других фондов: фонда Дж.Сороса по программе «Биоразнообразие» 1995-96, программы НИОКР № I з – 98 от 20.02. 1998 г. программ I ЭФ (соглашение № II – В/12 – 98 от 22.12.1997 г., соглашение № II В/25-99 от 23.04.1999 г.). Публикуется значительный материал, представляющий огромную ценность для регионального и федерального планирования природопользования. Результаты исследований в естественных эталонных экосистемах вызовут несомненный интерес за рубежом. Обширные резюме и подписи к рисункам, графикам и таблицам на английском языке делают материал доступным для понимания зарубежным ученым.

Рукопись подготовлена к печати благодаря финансовой поддержке АБ ИНКОМБАНК.

Ответственные редакторы

О.В.Смирнова, Е.С.Шапошников

Минаева Т.Ю.

Редакция

Попадюк Р.В., Заугольнова Л.Б.,

Коротков В.Н.

Рецензенты

Л.М.Носова, Ю.Н.Нешатаев

Секретарь

Минаева Т.Ю.

Forest successions in protected areas of Russia and problems of biodiversity conservation / Eds. O.V.Smirnova, E.S.Shaposhnikov – St-Petersburg: Russian Botanical Society, 1999. - 549 p.

The book presents results of long term joint investigations of the research staff of eight Russian Nature Reserves (zapovedniks), Institutes of Russian Academy of Science and Universities. The main idea that joined the investigations was to evaluate the forest succession status in the European part of Russia and define the level of losses in the biological diversity. And thus to provide scientifically proved recommendations for the restoration of natural processes, conservation of unique forest ecosystems and their sustainable using. The long term investigations on the protected areas were summarized and generalized within two federal programmes "Ecological Security of Russia" and "Biological Diversity" and with the financial support of several foundations: «Biodiversity» program of Sores Foundation 1995-96, NIOCR program № I з – 98 from 20.02. 1998 г. (Global Ecological Foundation program (agreement № II – В/12 – 98 from 22.12.1997 г., agreement № II В/25-99 from 23.04.1999 г.)) Significant material of great value for the federal and regional land using planning is published. The results of investigations of the natural ecosystems are supposed to be of interest for the foreign scientists. English resume at the end of each chapter and translation of captures and signs in tables and figures should help to get better understanding of the given data.

The publication was prepared with the financial support of AB "INKOMBANK"

Editors:

O.V.Smirnova, E.S.Shaposhnikov

Editorial board:

R.V.Popadyuk, L.B.Zaugolnova,

Korotkov V.N.

Reviewed by:

L.M.Nosova

©Русское Ботаническое Общество, 1999

©Нелидовская типография, 1999

Y.N.Neshatayev

Secretary:

T.Y.Minayeva

©Russian Botanical Society, 1999

©Nelidovo Press, 1999

ISBN 5-86871-030-4

Глава 9. ЗАПОВЕДНИК “КОСТОМУКШСКИЙ”

9.1. Краткая характеристика природных условий

Территория государственного заповедника “Костомукшский” расположена в пределах Балтийского кристаллического щита на восточном склоне Западно-Карельской возвышенности (Белоусова и др., 1988). Географические координаты заповедника - 64° - 65° северной широты и 30° - 31° восточной долготы.

Преобладающим типом рельефа является денудационно-тектонический, для которого характерны приподнятые гряды, разделенные линейными понижениями (Белоусова и др., 1988). Коренные породы (гнейсо-граниты, гнейсо-гранодиориты) на повышениях рельефа частично перекрываются тонким слоем четвертичных отложений, а местами выходят на поверхность. Понижения между приподнятыми массивами кристаллических пород приурочены к древним разломам. К этим понижениям приурочены заболоченные низины, озерные котловины и долины рек.

На значительной части территории развит рельеф ледниковой и водно-ледниковой аккумуляции. В пределах заповедника понижения рельефа заняты моренными равнинами. Характер поверхности моренных равнин определяется неровностями коренного ложа, что связано с небольшой мощностью моренного покрова (0,5-4 м). Водно-ледниковые формы рельефа представлены долиной р. Камснной - крупной древней долиной стока талых ледниковых вод и аккумулятивной водно-ледниковой системой.

Заповедник находится в атлантико-арктической климатической области умеренного пояса (Алисов, 1956). Зима здесь относительно мягкая, лето короткое и прохладное. Продолжительность безморозного периода составляет 183 дня, среднегодовая температура воздуха +0,5° С, среднегодовое количество осадков 535 мм (Белоусова и др., 1988).

Гидрологическая сеть заповедника включает многочисленные озера, реки, ручьи и болота (рис. 9.1).

Территория заповедника, согласно ботанико-географическому районированию, расположена в северо-таежной подзоне Валдайско-Онежской подпровинции Североевропейской таежной провинции (Растительность европейской части СССР, 1980). По флористическому районированию Карелии (Раменская, 1960) территория заповедника относится к Куйтозерско-Лексозерскому флористическому району, для которого характерно преобладание во флоре бореальных видов и незначительное участие неморальных и арктических элементов. В растительном покрове преобладают сосновые леса (69,6% лесопокрытой площади). Ельники встречаются значительно реже (10,3% лесопокрытой площади), в основном по долинам рек и ручьев, а также у оснований склонов. Производные мелколиственные леса составляют менее 10% лесопокрытой площади. Средний бонитет насаждений IV-V, полнота 0,5-0,6 (Белоусова и др., 1988). Отличительной особенностью лесов заповедника является практически полное отсутствие нарушений, вызванных рубками, на большей части охраняемой территории.

В настоящей работе объектами изучения были леса заповедника “Костомукшский”. Лесные ландшафты заповедника являются удобным модельным объектом для изучения послепожарных сукцессий. Здесь повсеместно наблюдаются следы многократных пожаров: обожженные стволы и пожарные подсушины на соснах, обилие обугленных сухостойных деревьев и валежника, а также слой угля под подстилкой. Уникальная особенность выбранного объекта состоит в том, что здесь можно проследить влияние пожаров разной давности в чистом виде, так как другие виды катастрофических воздействий на лесные экосистемы, в частности сплошные рубки, на территории заповедника в прошлом отсутствовали, а выборочные рубки имели крайне ограниченное распространение. Большинство пожаров спровоцировано человеком. Об этом свидетельствует приуроченность очагов пожаров к дорогам, рекам и озерам, которые привлекали местных охотников и рыболовов.

Пожары относятся к наиболее важным факторам развития лесных сообществ Финноскандии, структура живого покрова здесь в ряде случаев огнезависима (Корчагин, 1954; Вакуров, 1975; Громцев, 1993; Наарален,

1965; Naaranen, Siitonen, 1978). В литературе дискутируется целесообразность применения контролируемых пожаров для поддержания биологического разнообразия природных экосистем (Kilgore, 1984; Gruell, 1984; и др.). Данный подход применительно к особо охраняемым природным территориям должен основываться на детальных исследованиях экосистем, подвергавшихся воздействию пожаров разной интенсивности и периодичности, в конкретных заповедниках и национальных парках (Кулешова и др., 1983). В настоящей работе поставлены следующие задачи: дать комплексную характеристику лесных экосистем, поврежденных пожарами разной давности, и проанализировать ход послепожарных сукцессий.



Рис. 9.1. Схема территории государственного заповедника "Костомукшский" и места закладки пробных площадей (по: Белоусовой и др., 1988 с дополнениями). Условные обозначения: 1 - точки проведения исследований, 2 - контора заповедника, 3 - озера и реки, 4 - болота, 5 - леса.

Fig 9.1. Scheme of Kostomukshsky Nature Reserve territory and locations of the sample area (by Belousova et. al, 1988 with additions). Legend: 1 - locations of the sample area, 2 - office of Kostomukshsky Nature Reserve administration, 3 - lakes and rivers, 4 - bogs, 5 - forests.

9.2. Материалы и методика

Комплексные исследования лесов Костомукшского заповедника в связи с лесными пожарами проводились в 1987-1988 годах (Потапова, 1989; Русанова, 1989; Яновицкая, 1989), а также в 1992-1993 годах на 5-ти стационарных пробных площадях. Одна площадь (18 га) была заложена в 1987 году в окрестностях озера Каливо (208 квартал заповедника) и охватывает основное разнообразие сообществ, характерных для денудационно-тектонического типа ландшафта, четыре другие (11, 12, 15 и 1 га) - на водоразделах, примыкающих к реке Каменная (151-153, 145 кварталы) и отражающих разнообразие водно-ледниковых ландшафтов (рис. 9.1).

В работе использовался комплексный подход к изучению пирогенных сукцессий (Кулешова и др., 1987). Были заложены стационарные пробы, на которых датировалось время пожаров, проводились геобоганические, популяционные, почвенно-зоологические и орнитологические исследования. Краткие результаты комплексных исследований опубликованы (Кулешова и др., 1996). В настоящей работе более подробно освещаются результаты геоботанических и почвенно-зоологических исследований.

Для датировки пожаров использовались деревья, имеющие огневые раны. На основе анализа 80 возрастных кернов и зарубок огневых ран проведена датировка пожаров за последние 400 лет. На основе датировок пожаров и анализа растительного покрова составлены схемы распространения и повторяемости пожаров на стационарных пробных площадях в масштабе 1:1000. Для удобства картирования пробные площади разбивались пикетами на квадраты 50 x 50 м. Для территории окрестностей р.Каменной (кварталы 151-153) составлена схема распространения пожаров. При этом за основу были взяты таксационные планшеты масштаба 1:10000.

В пределах стационарных площадей выполнено 96 геоботанических описаний по методике Браун-Бланке¹ (Александрова, 1969) на учетных площадках по 100 м². На каждой стационарной пробе проведено картирование растительности, оценена плотность деревьев и кустарников. Популяционный анализ древесной синузии проводился на 20 пробных площадях размером от 0,25 га до 1 га. Каждая площадь для учета онтогенетического состава популяций древесных видов располагалась в пределах участка гари одного возраста.

Сбор мезофауны проведен в июне-июле 1992 и июле 1993 гг. двумя методами (стандартные почвенные пробы 25x25 см и почвенные ловушки), дополняющими друг друга и позволяющими наиболее полно выявить комплекс почвенных беспозвоночных в исследуемом биотопе (Гиляров, 1975). Первый метод позволяет охарактеризовать население, обитающее в подстилке и в почве, второй - активность населения наземных беспозвоночных. Всего отобрано 337 почвенных проб, отработано 2957 ловушко-суток. Объем собранного материала - 5085 экземпляров почвенных беспозвоночных.

9.3. Флористическая классификация лесной растительности Костомукшского заповедника

Все лесные сообщества Костомукшского заповедника относятся к классу хвойных борсальных лесов *Vaccinio-Piceetea*, который имеет следующие отличительные особенности: 1) господство в древостое обычно хвойных пород (хотя возможны и исключения, например, вторичные мелколиственные леса); 2) характерные виды класса *Vaccinium myrtillus* и *Vaccinium vitis-idaea*; 3) преобладание в напочвенном покрове трех видов зеленых мхов: *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium* (Kielland-Lund, 1981).

В заповеднике преобладают сосновые и сосново-еловые леса порядка *Cladonio-Vaccinietalia*, куда входят и болотные сосняки. Приручьевые ельники и сфагновые еловые и елово-сосновые леса относятся к порядку *Vaccinio-Piceetalia*. Ниже приведена синтаксономия лесов Костомукшского заповедника.²

¹ - Авторы выражают особую благодарность Е.А.Игнатовой за просмотр и определение гербария мохообразных. Латинские названия мохообразных приведены по спискам (Ignatov, Afonina, 1992; Konstantinova, Potemkin, Schljakov, 1992). Латинские названия сосудистых растений выверены по С.К. Черепанову (1995), лишайников - по сводке (Определитель лишайников СССР, 1978).

² Флористическая классификация проведена на основе геоботанических описаний, выполненных В.Н.Коротковым. Полные синтаксономические таблицы будут опубликованы в отдельном сборнике.

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

Порядок Cladonio-Vaccinietalia K.-Lund 1967

Союз Phyllodoco-Vaccinion Nord. 1936

подсоюз *Cladonio-Pinenion* K.-Lund 1981

ассоциация *Cladonio-Pinetum* (Caj. 1921) K.-Lund 1967

subass. *typicum* K.-Lund 1967

subass. *vaccinictosum myrtilli* subass. nov.

1. var. *Calluna vulgaris*

2. var. *Ledum palustre*

подсоюз *Ledo-Pinenion* K.-Lund 1981

ассоциация *Oxycocco quadripetali-Pinetum* K.-Lund 1981

subass. *polytrichietosum communis* subass. nov.

Союз Dicrano-Pinion Libbert 1933

ассоциация *Vaccinio-Pinetum boreale* Caj. 1921

Порядок Vaccinio-Piceetalia Br.-Bl. 1939 em. K.-Lund 1967

Союз Vaccinio-Piceion Br.-Bl., Sissingh et Vlieger 1939

подсоюз *Sphagno-Piceenion* K.-Lund 1981

ассоциация *Rubo chamaemori-Piceetum* K.-Lund 1962

subass. *vaccinietosum* subass. nov.

ассоциация *Carici loliacae-Piceetum* ass. nov.

Порядок *Cladonio-Vaccinietalia* объединяет олиготрофные лишайниковые и моховые сосняки. Подобные сообщества широко распространены в Северной Европе. Для северо-западной Европы более типичны сообщества союза *Phyllodoco-Vaccinion*. Для них характерно присутствие *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*, *Sphagnum nemoreum*, *Dicranum congestum*, *Cladina stellaris* и *Peltigera aptosa*. Олиготрофные сухие сосновые леса входят в подсоюз *Cladonio-Pinenion*, а сфагновые сосняки объединены в подсоюз сфагновых заболоченных сообществ *Ledo-Pinenion* (Kielland-Lund, 1981).

Союз *Dicrano-Pinion* включает хвойные сообщества на песках, распространенные в субконтинентальных и континентальных районах Средней и Восточной Европы (Matuszkiewicz, 1981).

9.3.1. Ассоциация Cladonio-Pinetum (Caj. 21) K.-Lund 1967.

Полное название ассоциации *Cladonio arbusculae-Pinetum boreale*.

Ассоциация включает сухие лишайниковые сосняки с хорошо развитым лишайниковым покровом. Ассоциация диагностируется присутствием *Arctostaphylos uva-ursi*, *Cladonia uncialis*, *Polytrichum piliferum* и *Icmadophila ericetorum*. Сообщества ассоциации занимают сухие олиготрофные местообитания, вершины и склоны холмов, озы.

В напочвенном покрове преобладают кустистые лишайники: *Cladina stellaris*, *C. arbuscula*, *C. rangiferina*, постоянно присутствует *Cetraria islandica* и ряд видов рода *Cladonia* (*Cladonia uncialis*, *C. pleurota*). В травяно-кустарничковом ярусе преобладают брусника, вороника, местами версек и черника.

Синонимы: *Pineto-Vaccinietum myrtilli arctostaphyletosum* (Braun-Blanquet et al., 1939), Фенноскандия; *Calluna-type* (Cajander, 1909), южная Финляндия; *Cladina-type* (Cajander, 1921), северная Финляндия; *Calluna-Cladina* группа и *Cetraria islandica-Calluna* группа (Oksanen, Ahti, 1982), Финляндия.

География. Ареал ассоциации довольно широк и охватывает Северную Европу и северную часть Восточной Европы. Сообщества *Cladonio-Pinetum* описаны в Норвегии (Kielland-Lund, 1981), Швеции (Omberg, 1980), аналогичные описания известны из Финляндии (Oksanen, Ahti, 1982). Лишайниковые сосняки Костомукшского заповедника оказались по встречаемости и обилию видов очень близки с сообществами *Cladonio-Pinetum* из Норвегии: коэффициент сходства для видов со встречаемостью от III класса и более (Kspc) равен 72.

Для норвежских сообществ ассоциации характерными видами помимо *Arctostaphylos uva-ursi* являются *Dicranum robustum* (редкий для Карелии более северный вид) и *D. spurium*. В Финляндии система Браун-Бланке не распространена, однако, сообщества *Calluna-Cladina* группы и *Cetraria islandica-Calluna* группы (Oksanen, Ahti, 1982) явно относятся к ассоциации *Cladonio-Pinetum*.

В пределах ассоциации в Костомукшском заповеднике выделяются две субассоциации.

1. Субассоциация *Cladonio-Pinetum typicum*. Похожие сообщества распространены в средней части Финляндии (*Cetraria islandica-Calluna grunna*, Oksanen, Ahti, 1982). Также как и леса Костомукшского заповедника они отличаются от более северных норвежских сообществ большим участием *Cetraria islandica*, отсутствием *Empetrum hermaphroditum*, *Cladonia coccifera*, меньшим присутствием *Dicranum fuscescens*. Сюда же относятся сообщества гарей, описанные в заповеднике (гарь 1968 г.). Их можно рассматривать как более раннюю сукцессионную стадию ассоциации *Cladonio-Pinetum*. Для них характерно значительное участие *Arctostaphylos uva-ursi* и преобладание вереска, аналогичные черты отмечены для сукцессионно более молодого варианта финских сообществ *Cetraria islandica-Calluna* группы (Oksanen, Ahti, 1982).

2. Субассоциация *Cladonio-Pinetum vaccinietosum myrtilli subass. nov.* К этой субассоциации отнесены сосняки со смешанным покровом из лишайников и зеленых мхов. Сообщества занимают более богатые местообитания, и для них характерно большее обилие черники и присутствие *Dicranum scoparium* в напочвенном покрове. От типичной субассоциации отличается присутствием *Melampyrum pratense*, *Ledum palustre*, *Polytrichum commune*. Сообщества со значительным обилием вереска отнесены к варианту *Calluna vulgaris*, а более мезофильные сосняки с *Hylocomium splendens* и *Ledum palustre* к варианту *Ledum palustre*. Аналогичные сосняки широко распространены в средней части Финляндии и относятся к *Calluna-Cladina* группе сообществ (Oksanen, Ahti, 1982).

9.3.2. Ассоциация *Oxycocco quadripetali-Pinetum* K.-Lund 1981

В ассоциацию входят сообщества сфагновых сосняков, в которых преобладают болотные виды и при этом сохраняют свою роль виды хвойных бореальных лесов *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Pleurozium schreberi*. Значительное участие этих видов, а также почти полное отсутствие *Sphagnum angustifolium*, невысокое постоянство *Sphagnum magellanicum* дают основание отнести эти сообщества к классу *Vaccinio-Piceetea*. Сообщества характеризуются разреженным древостоем (сомкнутость крон от 0.4 до 0.1), хорошо развитым ярусом кустарничков из *Chamaedaphne calyculata* и *Ledum palustre*. В травяном покрове преобладает *Rubus chamaemorus*, *Vaccinium myrtillus* и постоянно присутствует *Carex globularis* и *Eriophorum vaginatum*.

Синонимы: *Calluna-Sphagnum fuscum-*, *Calluna-moore* (Kielland-Lund, 1981), Финляндия: *Pinetum sphagnosum* Kaks 1941 (Нешатаев, 1985), Ленинградская обл.

География. Заболоченные сосняки с хорошо выраженным кустарничковым ярусом, с *Carex globularis*, моховым покровом из видов р. *Sphagnum* широко распространены на севере Восточной Европы. Сосняки сфагновые описаны в Ленинградской области (Богдановская-Гиснэф, 1928; Нешатаев, 1985), известны из Архангельской области (Лсонтьев, 1937). Все эти сообщества относятся к одной ассоциации *Oxycocco quadripetali-Pinetum*. Ассоциация *Oxycocco quadripetali-Pinetum* описана Kielland-Lund (1981) для юго-восточной Норвегии. Аналогичные сообщества встречаются в северной и средней Швеции и в Финляндии (Kielland-Lund, 1981). От более северных норвежских сообществ ассоциации заболоченных сосняков Костомукшского заповедника отличаются присутствием *Chamaedaphne calyculata*, *Carex globularis* и *Empetrum nigrum*, а также незначительным участием *Sphagnum fuscum*, *Sphagnum fallax* и ряда других болотных мхов, что позволило выделить их в отдельную субассоциацию *Oxycocco quadripetali-Pinetum polytrichietosum communis*. Викарирующая ассоциация сфагновых сосняков Средней Европы *Vaccinio uliginosi-Pinetum* Kleist 1929 (Neuhausl, 1972) отличаются от более северной ассоциации *Oxycocco quadripetali-Pinetum* присутствием *Frangula alnus*, *Molinia caerulea* и отсутствием таких видов как *Oxycoccus microcarpus*, *Betula nana*, *Cladina stellaris*.

Сообщества с *Sphagnum fuscum*, описанные в заповеднике, значительно отличаются от ассоциации *Oxycocco quadripetali-Pinetum*. В них сосна представлена единичными деревьями. Для этих сообществ характерно почти полное отсутствие черники, брусники и *Pleurozium schreberi*. Вместе с тем здесь хорошо развит моховой покров из *Sphagnum fuscum*, присутствует *Drosera rotundifolia*, единично отмеченная в сфагновых сосняках. Подобные богатые кустарничками сфагновые олиготрофные болота с доминированием *Sphagnum fuscum* относятся к ассоциации *Ledo-Sphagnetum fusci Du Rietz 1921* класса верховых сфагновых болот *Oxycocco-Sphagnetum*. На них могут встречаться отдельные деревья сосны, но фитоценотическая роль ее незначительна.

В Карелии отмечена похожая субассоциация олиготрофных сфагновых болот с единичной сосной, занимающая окраины болот (Кузнецов, 1991). Возможно, при наличии большего количества материала эти описания будут отнесены именно к ассоциации *Ledo-Sphagnetum fusci*.

9.3.3. Ассоциация *Vaccinio-Pinetum boreale* Caj. 1921

Ассоциация объединяет зеленомошные сосновые и сосново-еловые леса с небольшой долей лишайников в папочвенном покрове. Постоянное участие *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*, *Dicranum rugosum* позволяет отнести эту ассоциацию к порядку *Cladonio-Vaccinietalia*, однако, небольшое покрытие лишайников, практическое отсутствие *Cladina stellaris* и присутствие видов *Vaccinio-Piceetalia* указывает на ее принадлежность к союзу *Dicrano-Pinion*. Ассоциация дифференцируется *Goodyera repens* и *Diphasiastrum complanatum*.

Для этих сообществ характерен хорошо развитый моховой покров (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*) с участием лишайников, в первую очередь *Cladina rangiferina*. Достаточно хорошо развит травяно-кустарничковый ярус, где доминируют черника и брусника, постоянно присутствует *Linnaea borealis*, *Avenella flexuosa*. Изредка встречается *Lycopodium annotinum*, *Orthilia secunda*. В древостое обычно присутствие, а часто и равное наряду с сосной участие ели. Сообщества ассоциации приурочены к более благоприятным по богатству и увлажнению местообитаниям (присутствие *Polytrichum commune*) чем типичные сосняки.

Синонимы: *Vaccinium-type* (Cajander, 1909) южная и средняя Финляндия; *Pinetum-Vaccinietum myrtilli arctostaphyletosum* (Braun-Blanquet et al., 1939) Фенноскандия; *Vaccinium* и *Empetrum-Vaccinium-type*, *Empetrum-Myrtillus-type*, *Myrtillus-Calluna-Cladonio-type* (Kalela, 1970), Финляндия

География. Сообщества *Vaccinio-Pinetum* менее широко распространены в северной части Скандинавии (Kjelland-Lund, 1981), где проходит северная граница ареала союза *Dicrano-Pinion*: они чаще встречаются на территории Финляндии и, вероятно, широко распространены на севере Европейской части России. Ассоциация занимает промежуточное положение между *Cladonio-Pinetum* и зеленомошными еловыми лесами ассоциации *Eu-Piceetum myrtilletosum*. Сообщества ассоциации Костомукшского заповедника отличаются от очень похожих норвежских сообществ *Vaccinio-Pinetum* (Kspc 61) меньшим участием лишайников в папочвенном покрове, примесью березы в древостое (*Betula pubescens* и *B. pendula*), присутствием *Lycopodium annotinum*, *Empetrum nigrum* и *Polytrichum commune*.

Заболоченные еловые леса Костомукшского заповедника относятся к порядку *Vaccinio-Piceetalia* и союзу *Vaccinio-Piceion*. Заболоченные ельники выделяются в подсоюз *Sphagno-Piceion* (Kjelland-Lund, 1981).

9.3.4. Ассоциация *Rubro chamaemori-Piceetum* K.-Lund 1962

Ассоциацию характеризуют *Listera cordata*, *Sphagnum angustifolium*. Для сообществ этой ассоциации характерно высокое постоянство и обилие видов *Vaccinio-Piceetalia*. Участие видов *Oxycocco-Sphagnetum* указывает на принадлежность заболоченных ельников к подсоюзу *Sphagno-Piceion*.

Заболоченные елово-сосновые леса Костомукшского заповедника наиболее похожи на сообщества ассоциации *Chamaemori-Piceetum*, описанной в юго-восточной Норвегии (Kjelland-Lund, 1981). Коэффициент сходства с типичной субассоциацией равен 64. Однако, сообщества Костомукшского заповедника отличаются от норвежских заболоченных лесов значительное участие сосны и различных видов кустарничков (*Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*). Название *Chamaemori-Piceetum* требует изменения в соответствии с правилами фи-

тосоциологического Кодекса (Barkman et al., 1976). Правильным названием будет *Rubo chamaemori-Piceetum* (Korotkov et al., 1991).

Сообщества ассоциации часто приурочены к нижним пологим частям склонов холмов, вершины которых занимают сосняки ассоциации *Cladonio-Pinetum*, в результате чего в этих сообществах присутствуют виды р. *Cladonia*. Влияние сосны оказывает существенное влияние на флористический состав сообществ, что позволяет выделить отдельную субассоциацию *RP pinetosum sylvestris*.

Синонимы: *Pinetosum myrtilloso-sphagnosum* (Нешатаев, 1985), Ленинградская обл.

География. Ассоциация *Rubo chamaemori-Piceetum*, объединяющая заболоченные еловые и сосново-еловые леса Северной Европы, встречается в Норвегии, Финляндии (Kielland-Lund, 1981). Аналогичные сообщества описаны южнее как *Pineta myrtilloso-sphagnosa* (Соколов, 1931: Горьковская обл.; Нешатаев, 1985: Ленинградская обл.), куда отнесены сосняки со сфагновым покровом, часто занимающие еловые экотопы.

9.3.5. Ассоциация *Carici loliaceae-Piceetum* ass. nov.

Ассоциация объединяет приручьевые ельники, значительно отличающиеся своим флористическим составом. Характеризующая группа видов ассоциации включает: *Carex cinerea*, *Viola epipsila*, *Equisetum palustre*, *Carex loliacea*, *Rhizomnium punctatum*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Phegopteris connectilis*, *Carex disperma*. Кроме того ассоциация дифференцируется значительным участием *Comarum palustre*, *Calamagrostis canescens*, *Caltha palustris*.

Древостой состоит из ели с примесью березы пушистой. Довольно хорошо развит кустарниковый ярус, состоящий из подроста ели, березы и ольхи серой с примесью *Sorbus gorodkovii* и *Salix phylicifolia*. В травяном покрове преобладают *Equisetum sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Viola epipsila*, *Comarum palustre*. В этих лесах хорошо выражен блок видов *Vaccinio-Piceetea* (черника, брусника, линнея северная, плаун годичный, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*). Поэтому принадлежность их к классу хвойных бореальных лесов не вызывает сомнения.

Приручьевые ельники Северной Европы описаны в юго-восточной Норвегии в асс. *Calamagrostio purpureae-Salicetum pentandrae*, относящейся к классу черноольховых лесов *Alnetea glutinosae* (Kielland-Lund, 1981). По флористическому составу и по набору преобладающих видов приручьевые ельники Костомукшского заповедника похожи на субассоциацию *hylocomioidesum* этой ассоциации. Однако их отличает значительное участие видов *Vaccinio-Piceetea* и почти полное отсутствие видов *Alnetea glutinosae* (*Sphagnum squarrosum*, *Alnus glutinosa*, *Carex elongata*, *Mnium cinclidioides*, *Salix pentandra*). Приручьевые сообщества более южных районов (Новгородская обл., Польша) значительно богаче по составу и отличаются большим участием видов *Alnetea glutinosae* (Коротков, 1991; Sokolowski, 1980).

9.4. Влияние пожаров на лесные сообщества

Для решения этой задачи была заложена стационарная площадь размером 18 га в южной части Костомукшского заповедника (208 квартал Каливского лесничества), включающая лесные сообщества со следами многократных пожаров XVII - XX веков.

Ландшафтная характеристика. Площадь приурочена к наиболее приподнятой части заповедника. Ландшафтная структура здесь определяется наличием крупного тектонического разлома, обозначенного на местности цепочкой озер, связанных порожистыми протоками. Разлом разбивает территорию на серию гряд с абсолютной высотой 240-260 метров с болотами в межрядовых понижениях (рис. 9.2).

В результате проведенных исследований были выделены следующие ландшафтные разности (Русанова, 1989): 1) урочища вершин и верхних частей склонов гряд, сложенных кристаллическими породами и прикрытых маломощной песчаной мореной; 2) урочища склонов гряды, преимущественно ступенчатых, завалуненных, прикрытых неравномерным слоем песчаной морены от 10 до 50 см; 3) урочища озовых гряд, сложенных грубозернистыми ледниковыми отложениями; 4) урочища межрядовых понижений - логов, для которых характер-

на временная или постоянная проточность; 5) урочища плоских и вогнутых заболоченных межрядовых понижений с застойным увлажнением. Все эти элементы ландшафтной структуры представлены на стационарной пробной площади.

Датировка пожаров и геоботаническая характеристика. На пробной площади представлены сообщества, испытавшие многократное воздействие огня: в 1924 г. пожаром был охвачен участок площадью 8,4 га, в 1816 г. - 4,2 га и в 1787 г. - 5,4 га (рис. 9.2).

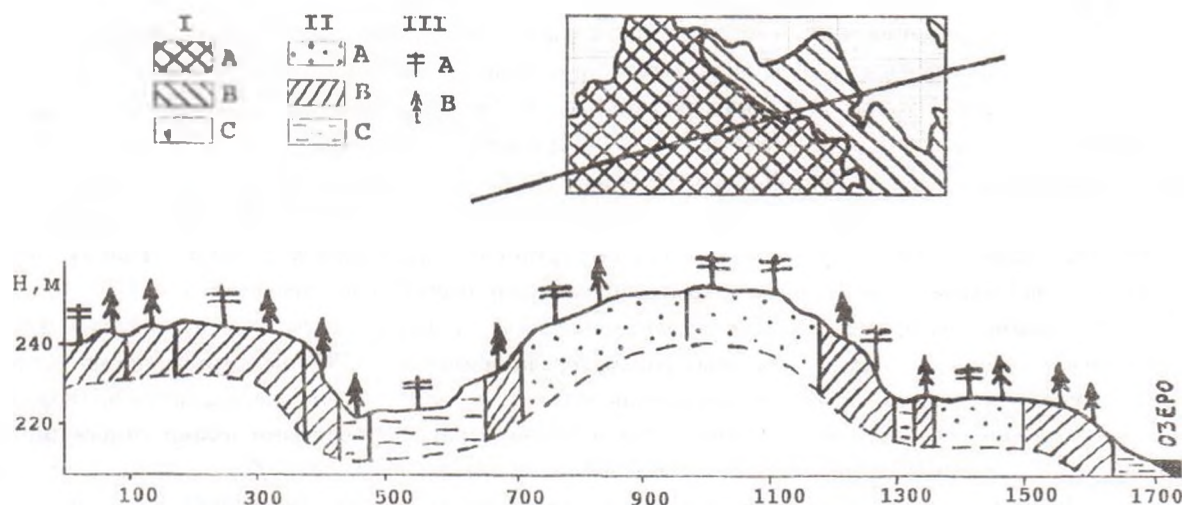


Рис. 9.2. Схема распространения пожаров на стационарной пробной площади и положение ее на гипсометрическом профиле (208 квартал Каливского лесничества). Условные обозначения: I - Гари разного возраста: А - гать 1924 года, В - гать 1816 года, С - гать 1787 года; II - Растительные ассоциации на гипсометрическом профиле: А - зеленомошно-лишайниковые и лишайниково-зеленомошные, В - зеленомошные, С - сфагновые ассоциации, III - Лесобразующие породы: А - сосна, В - ель; II - высота над уровнем моря, м

Fig. 9.2. Map of fire disturbance in the sample area and its disposition on hypsometrical profile (208 quartel of Kalivskoe lesnichestvo). Legend: I: Fire area of different age: A - 1924 year, B - 1816 year, C - 1787 year; II: Plant associations in the hypsometrical profile: A - lichen & green moss (*Cladonia* spp + *Pleurozium schreberi*), B - *Pleurozium schreberi* + *Dicranum* spp., C - *Sphagnum* spp.; III: Tree species: A - *Pinus sylvestris*, B - *Picea obovata*, II - height above sea level, m.

Урочища вершин и верхних частей склонов характеризуются высокой частотой пожаров. Пожары здесь повторялись 2-3 раза в столетие: в 1646, 1667, 1694, 1738, 1787, 1816, 1924 годах. Здесь произрастают сосновые леса паркового типа, относящиеся к ассоциации *Cladonia arbuscula-Pinetum boreale vaccinetosum myrtilli*.

В верхнем ярусе преобладает поколение деревьев сосны (*Pinus sylvestris* L.) 140-180 летнего возраста, сформированное после сильного пожара 1816 года. На стволах сосен сохранились огневые раны, полученные во время низового пожара 1924 г. Изредка встречаются сосны 380-400 летнего возраста с многочисленными огневыми ранами, несущими информацию о 7 крупных пожарах начиная с начала XXVII века. Для древостоя характерна примесь березы повислой (*Betula pendula* Roth). В подросте в незначительном количестве, но с высоким постоянством встречаются сосна, ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.), осина (*Populus tremula* L.), реже - береза пушистая (*B. pubescens* Ehrh.), ива козья (*Salix caprea* L.). Кустарниковая синузия представлена единичными экземплярами рябины гладковатой (*Sorbus gorodkovii* Pojark.) и можжевельника (*Juniperus communis* L.). Среди кустарничков доминируют брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.) и вереск (*Calluna vulgaris* (L.) Hill). Участие вереска значительно увеличивается в разреженных участках леса. В примеси встречаются черника (*Vaccinium myrtillus* L.) и водяника черная (*Empetrum nigrum* L.).

Синузия трав слабо выражена и имеет обедненный видовой состав. В ней встречаются единичные экземпляры золотой розги (*Solidago virgaurea* L.), луговика извилистого (*Avenella flexuosa* (L.) Drej.), иван-чая

(*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.), марьяника лугового (*Melampyrum pratense* L.). В ярусе D содоминируют зеленые мхи - плеврозий Шребера (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.), виды рода дикранум (*Dicranum* sp.) и кустистые лишайники из родов *Cladina* sp. и *Cladonia* sp. Распределение мхов и лишайников неравномерное. Первые преобладают в сомкнутых частях парковых сосняков, вторые - на прогалинах с разреженным древостоем.

Урочища средних частей склонов отличаются несколько меньшей частотой пожаров, чем на верхних частях склонов. Пожары здесь проходили не чаще 1-2 раз в 100 лет: в 1737, 1787, 1816 гг. В растительном покрове преобладают елово-сосновые зеленомошные леса, относящиеся к ассоциации *Vaccinio-Pinetum boreale*. Сосновый древостой, господствующий в верхнем ярусе, несет следы огневых ран, возникших во время последнего пожара в 1816 году. По сравнению с урочищами вершин и верхних частей склонов, здесь значительно увеличивается доля подроста ели. Его покрытие составляет от 10 до 40 %. В кустарничковой синузии доминирующие позиции принадлежат чернике и бруснике, а доля вереска существенно уменьшена. Проективное покрытие синузии трав, включающей плаун годичный (*Lycopodium annotinum* L.), осоку шаровидную (*Carex globularis* L.) и ортилию однобокую (*Ortilia secunda* (L.) Haussk.), остается относительно низким. В ярусе папочвенных мхов и лишайников господство принадлежит *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in B.S.G. и видам рода *Dicranum*. Проективное покрытие лишайников значительно уменьшается.

Урочища нижних частей склонов, озовые гряды, а также урочища межгрядовых понижений с проточным и застойным увлажнением, судя по огневым ранам, горели примерно в 1787 году. Эти ландшафтные выделы имеют хорошее или избыточное увлажнение и очень редко (1 раз в 200-300 лет) повреждаются пожарами.

Урочища нижних частей склонов и озовых гряд покрыты сомкнутыми еловыми лесами, относящимися к ассоциации *Fu-Piceetum myrtilletosum*, с участием в первом ярусе сосны, берез повислой и пушистой, реже осины. Сосна представлена только старовозрастными деревьями (от 300 до 390 лет) с заросшими огневыми ранами, полученными во время последнего пожара в 1787 году. Часть деревьев сосны отмирает. Ель представлена несколькими поколениями, которые формируют сообщества с вертикальной сомкнутостью. В сообществе возрастает встречаемость кустарников - рябины гладковатой и можжевельника обыкновенного. В кустарничковой синузии доминирующие позиции занимают черника и брусника. К ним применяется динеея северная (*Linnæa borealis* L.). Проективное покрытие синузии трав достигает 30 %, в ней сохранились - майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt), седмичник европейский (*Trientalis europæa* L.), перловник понижающийся (*Melica nutans* L.), голокучник обыкновенный (*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm.), любка двулистная (*Platanthera bifolia* (L.) Rich.) тайник яйцевидный (*Listera cordata* (L.) R.Br.) и другие. В синузии мхов абсолютное господство принадлежит зеленым мхам (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in B.S.G., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not.). Видовой состав и ценотическая роль лишайников сильно сокращаются.

Урочища межгрядовых понижений с проточным и застойным увлажнением повреждались пожарами в наименьшей степени, поэтому здесь сохранилась экологически обусловленная растительность климаксового типа. В понижениях с проточным увлажнением эта растительность представлена сфагновыми ельниками, относящимися к ассоциации *Carici Ioliaceae-Piceetum*, отличающейся высоким флористическим разнообразием. В синузии трав доминируют морощка (*Rubus chamaemorus* L.), голокучник обыкновенный, вейник седловатый (*Calamagrostis canescens* (Web.) Roth), хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum* L.) и несколько видов осок. Здесь встречаются дерен шведский (*Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Aschers. et Graebn.) и пальчатокоренник пятнистый (*Dactylorhiza maculata* (L.) Soo). Растительность межгрядовых понижений с застойным увлажнением представлена сфагновыми сосняками ассоциации *Oxycocco quadripetali-Pinetum*. Синузия деревьев сформирована разновозрастными популяциями сосны болотной формы (*Pinus sylvestris* L. var. *nana* Pall.). В синузии кустарничков доминируют карликовая береза (*Betula nana* L.) и подбел обыкновенный (*Andromeda polifolia* L.). В состав синузии трав входят осока малоцветковая (*Carex pauciflora* Lightf.), пушица влагалишная (*Eriophorum vaginatum* L.), ситняг болотный (*Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult.), рослянка круглолистная (*Drosera rotundifolia* L.) и некоторые другие виды.

Население почвенных беспозвоночных. Население почвенных беспозвоночных изучали в местообитаниях, приуроченных к разным вариантам гарей: гарь 1924 года (сосняк зеленомошно-лишайниковый и сосняк зеленомошный) и гарь 1787 года (слово-сосновый лес зеленомошный и ельник зеленомошно-долгомошный).

По данным почвенных проб, доминирующими группами во всех обследованных биотопах являются пауки (*Araneida*), которые составляют 29-46% от общей численности, а также щелкуны (*Elateridae*) - 31-35%. Кроме этих групп в ельнике преобладают стафилины (*Staphylinidae*) (9%), в слово-сосновом зеленомошном лесу - сеноеды (*Copeognatha*) (18%) и личинки долгоносиков (*Curculionidae*) (5%), а в сосняке лишайниковом - сеноеды (6%) и жужелицы (*Carabidae*) (5%). Доля моллюсков (*Mollusca*), дождевых червей (*Lumbricidae*) и котянок (*Lithobiidae*) всюду низка. Эти животные, в основном, обитатели подстилки, которая слабо развита в исследуемых лесных биотопах. По данным учетов в ловушках, среди герпетобионтов во всех местообитаниях доминируют пауки (13-31%), жужелицы (24-58%) и стафилины (9-26%). В сосняке лишайниковом заметную долю составляют жуки-долгоносики (11%). Во всех местообитаниях преобладают фитофаги и хищники, а обилие сапрофагов невелико.

Достоверные различия в суммарной численности и динамической плотности почвенных беспозвоночных прослеживаются на гарях разного типа прослеживаются при сравнении крайних вариантов местообитаний - сосняка зеленомошно-лишайникового и ельника зеленомошно-долгомошного (Потапова, 1989). Первый вариант отличается относительно низкими значениями этих показателей (88,9 экз/м², 3,3 экз/10 ловушко-суток), второй - наиболее высокими (190,0 экз/м², 5,1 экз/10 ловушко-суток). Высокие значения численности и динамической плотности беспозвоночных нижних частей склонов объясняется тем, что сообщества этих урочищ менее трансформированы пожарами. Здесь сохранились запасы растительных остатков (подстилка разной степени разложения), являющиеся пищевой базой и средой размножения для этих животных.

Исследования стационарной площади в районе оз. Каливо показали, что наибольшей частотой пожаров отличаются урочища, расположенные на повышенных элементах рельефа. Увеличение частоты пожаров приводит к следующим последствиям: 1) в сообществах резко ослабевает роль основного эдификатора северотасжских лесов (ели сибирской) и существенно усиливаются позиции сосны; 2) из состава ценозов практически полностью исчезает синюзия трав, а господствующие позиции в напочвенном покрове переходят к синузиям лишайников, мхов и кустарничков; 3) обедняется население почвенных беспозвоночных; 4) формируются своеобразные орнитокомплексы, связанные с послепожарными парковыми сосняками (Кулшова и др., 1996).

9.5. Послепожарные сукцессии растительности

Сукцессии лесных ценозов, испытавших нарушения пожарами разной (от 20 до 250 летней) давности, удалось проследить на примере четырех пробных площадей, заложенных в пределах долинного ландшафта на расстоянии 100-900 м от реки Каменной (рис. 9.3).

По результатам исследований выделено два варианта пространственных рядов послепожарных сосняков, которые из-за сходства почвообразующих пород и положения в рельефе (вершины, верхние и средние части склонов) можно трактовать как временные последовательности. Существенными факторами, определяющими направление пирогенных сукцессий, являются повторяемость пожаров и размеры гарей.

По *первому варианту* развитие послепожарных смен происходит после многократных и частых пожаров, охватывавших большие площади (порядка 10² - 10³ га). Частые пожары лишают восстанавливающиеся здесь сообщества собственных источников семян ели и других позднесукцессивных видов, а значительная площадь нарушений препятствует достаточному заносу семян с других территорий в связи с ограниченными возможностями их распространения.

На начальных этапах смены, в первые десятилетия после пожара (гарь 1968 года, пробная площадь N1) формируются сильно разреженные парковые сосняки вересковые зеленомошно-лишайниковые (ассоциация *Cladonio arbuscula-Pinetum boreale typicum*), а также лишенные древостоя вересковые лишайниковые пустоши с возобновлением сосны.

В древостое сохраняется небольшая доля здоровых, оправившихся после пожара, генеративных деревьев сосны с диаметром стволов от 12 до 48 см. Их плотность составляет 30-40 деревьев на 1 га. Наиболее старые деревья имеют возраст 350-390 лет. На старых деревьях хорошо заметны следы 6-7 пожаров, прошедших здесь начиная с начала XVII века. Незначительную долю составляют ослабленные, сильно ослабленные усыхающие старовозрастные деревья с диаметром стволов 32-48 см. Небольшую долю составляют сухостойные и ветровальные деревья сосны среднего и большого диаметра (16 - 40 см), погибшие в результате пожара 1968 года. Деревья сосны с диаметром стволов менее 8-16 см практически полностью сгорели.

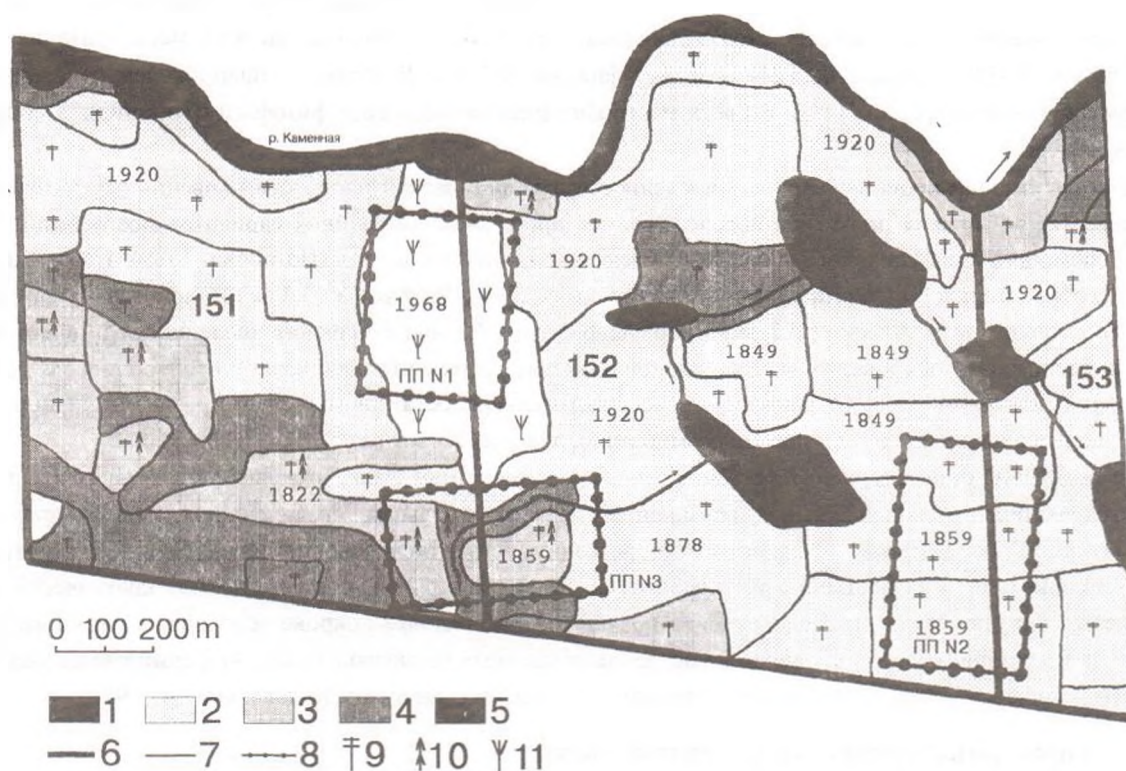


Рис. 9.3. Схема размещения пробных площадей на территории, относящейся к флювиогляциальному пологоувалистому ландшафту у реки Каменной. Условные обозначения: 1 - реки и озера, 2 - зеленомошно-лишайниковые ассоциации, 3 - зеленомошные ассоциации, 4 - сфагновые ассоциации, 5 - пойменные луга, 6 - границы кварталов, 7 - границы выделов, 8 - границы пробных площадей, 9 - древостои с доминированием сосны, 10 - древостои с доминированием ели, 11 - участок гари 1968 года. Цифрами на карте показаны номера кварталов и годы последних пожаров.

Fig. 9.3. The locations scheme of the sample areas in fluvio-glacial gentle-hill landscape near river Kamennaya. Legend: 1 - lakes and rivers, 2 - *Cladonia* spp. + *Pleurozium schreberi* associations, 3 - *Pleurozium schreberi* + *Dicranum* spp. associations, 4 - *Sphagnum* spp. associations, 5 - flood meadow, 6 - boundaries of quartels, 7 - boundaries of forest contours, 8 - boundaries of the sample area, 9 - stands of *Pinus sylvestris* trees, 10 - stands of *Picea obovata* trees, 11 - area of fire 1968 year. Number of quartels and years of last fire is marked in the map by figure.

После пожаров происходит активное возобновление сосны, численность подроста которой в настоящее время составляет более 50 тысяч экземпляров на 1 га. В условиях свежей гари возобновление ели, березы, осины происходит слабо (численность подроста составляет 100-200 штук/га, табл. 9.1). В синузии кустарничков господствующие позиции занимает вереск, к которому примешивается в небольших количествах брусника. Отдельными пятнами встречается черника, водяника и толокнянка (табл. 9.2). Синузия трав слабо выражена и представлена только единичными экземплярами *Solidago virgaurea* L., *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Diphysastrum complanatum* (L.) Holub, *Avenella flexuosa* (L.) Drej. Самой

разнообразной оказывается сингузия лишайников (9-12 видов). Наиболее характерными видами лишайников являются *Cladonia phyllophora* Hoffm., *C. deformis* (L.) Hoffm., *C. pleurota* (Flk.) Schaer., *Cladina rangiferina* (L.) Harm. и др. (Табл. 9.2) В сингузии мхов занимающей подчиненное положение, заметное участие принимают *Polytrichum juniperinum* Hedw., *P. piliferum* Hedw., *Pleurozium schreberi* (Sm.) Mitt., дикрантум (*Dicranum scoparium* Hedw.).

На первом этапе послепожарной сукцессии бедный песчаный субстрат с интенсивным промывным режимом определяет доминирование в сообществе наиболее олиготрофных видов: сосны - в древесной сингузии, вереска - в кустарничковой, кладоний - в ярусе мхов и лишайников. Достаточно длительное время продолжается распад поврежденного пожаром древостоя сосны, что приводит к формированию мозаики ветровально-почвенных комплексов (ВПК), представленные стволами, вывальными ямами и буграми. Несмотря на то, что на первом этапе сукцессии вывалов мало (всего 40-50 штук на 1 га), в сообществе они создают дополнительную мозаику, которая дифференцировано используется растениями для приживания. Так, встречаемость возобновления сосны в западинах составляет 60%, на незатронутых вывалами субстратах - 36%, на комлях - всего 29%. Незначительное возобновление березы и ели встречается только в западинах. Видимо, на первых этапах сукцессии, западины отличаются повышенной влажностью. В кустарничковой сингузии виды с относительно высокой требовательностью к водообеспеченности (черника, водяника) (Цыганов, 1983) предпочитают приживаться в вывальных ямах, а малотребовательные виды (толокнянка, вереск, брусника) активно осваивают более сухие элементы ВПК (табл. 9.3).

На втором этапе (гарь 1920 года, пробная площадь N1) формируется ступенчато-разновозрастный сосняк, который также относится к ассоциации *Cladonio arbuscula-Pinetum boreale typicum*. Максимальную численность (400-500 штук/га) имеют тонкомерные виргинильные и молодые генеративные деревья сосны с диаметром стволов 8-12 см, появившиеся после пожара 1920 года (табл. 9.1, рис. 9.4). Снижение жизненного состояния и постепенное отмирание старых генеративных деревьев среднего и большого диаметра приводит к сильному уменьшению их численности. В сообществе формируется среднесомкнутый ярус подроста (рис. 9.4), который преобразуя световой режим в нижних ярусах леса, определяет следующие изменения в напочвенном покрове:

1) среди кустарничков возрастает участие брусники, водяники, черники, доля вереска заметно уменьшается. Черника и водяника на этом этапе сукцессии способны осваивать не только западины, но и стволы с вывальными буграми (табл. 9.3);

2) сингузия трав почти полностью выпадает из состава сообществ;

3) в ярусе D возрастает относительная доля мхов и уменьшается доля лишайников (табл. 9.2).

На третьем этапе сукцессии (134 год развития сообщества после пожара, пробная площадь N2) в древостое преобладают молодые и средневозрастные генеративные деревья сосны диаметром 16-24 см, имеющие возраст 130-140 лет (гарь 1858 года) (табл. 9.1). Верхний полог, формируемый генеративными деревьями, имеет разреженную структуру (рис. 9.5). Детальное картирование этих сообществ показало, что ступенчатая древостоя приурочены к ВПК (рис. 9.6). Это явление можно объяснить тем, что на песчаном субстрате выживание сосны выше там, где в почвенном покрове сохранились корневые ходы от прежнего поколения леса. При сведении сообществ (в т.ч. при пожарах) корневые ходы обычно заплывают песком и уплотняются. Этот субстрат мало пригоден для поселения деревьев. Сосны, пережившие пожар, сохранили под собой в почвенном покрове ризотектонику, которая интенсивно используется корнями молодых растений (Погребняк, 1968). В результате формируется контактно-групповое размещение популяций сосны в послепожарных сообществах (рис. 9.6). Видовой состав напочвенного покрова существенных изменений не перетерпел. Происходит только его пространственное перераспределение по элементам мозаики леса. На участках со сгущениями древостоя доминирующее положение принадлежит зеленым мхам и кустарничкам (бруснике, чернике и водянике), в прогалинах леса с повышенной освещенностью господствуют лишайники - *Cladina rangiferina* (L.) Harm., *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale et W.Culb., *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo., *Cladonia uncialis* (L.) Wigg. (табл. 9.2). Описанные здесь сосновые сообщества относятся к субассоциации *Cladonio-Pinetum vaccinetosum myrtilli*.

Таблица 9.1. Онтогенетическая структура популяций древесных растений в послепожарных сообществах на разных этапах сукцессионной смены. Костомукшский заповедник, 1992-1993 год

Ontogenic structure of tree populations (steam/ha) in postfire communities on the different stages of succcessions. Kostomukshsky Nature Reserve, 1992-1993 years.

Виды	Число особей на 1 га по онтогенетическим состояниям						Всего особей
	j	in	v	g ₁	g ₂	g ₃	
Первый вариант послепожарной сукцессии							
Сосняк по гарю 1968 года							
<i>Pinus sylvestris</i>	18875	40000	186	-	22	39	59122
<i>Picea obovata</i>	-	85	-	-	-	-	85
<i>Betula pubescens</i>	-	50	-	-	-	-	50
<i>Populus tremula</i>	-	150	-	-	-	-	150
Сосняк по гарю 1920 года							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	2440	4094	2352	11	16	8913
<i>Picea obovata</i>	-	128	29	5	-	-	162
<i>Betula pubescens</i>	-	130	133	6	2	4	275
<i>Populus tremula</i>	-	190	-	-	-	-	190
Сосняк по гарю 1858 года							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	92	156	1016	272	8	1544
<i>Picea obovata</i>	-	12	3	8	1	-	24
<i>Betula pubescens</i>	-	88	25	9	5	3	130
<i>Populus tremula</i>	-	8	-	-	-	-	8
Второй вариант послепожарной сукцессии							
Ельник по гарю 1822 года							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	-	-	5	32	37
<i>Picea obovata</i>	49	231	266	334	171	9	1060
<i>Betula pubescens</i>	-	543	77	90	133	122	965
<i>Populus tremula</i>	20	-	-	-	-	-	20
<i>Salix caprea</i>	37	-	-	-	-	22	59
<i>Sorbus glabrata</i>	80	1300	20	-	-	-	1400
Ельник по гарю 1773 года							
<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	-	-	12	22	34
<i>Picea obovata</i>	101	428	1024	296	252	72	2173
<i>Betula pubescens</i>	-	4	16	8	104	108	240
<i>Populus tremula</i>	-	24	-	20	36	84	164
<i>Salix caprea</i>	-	-	-	-	-	24	24
<i>Sorbus glabrata</i>	3	1044	5	-	-	-	1052

Таким образом, в настоящее время на части территории заповедника, подвергавшейся частым и крупным пожарам в прошлом, формируются монодоминантные сосновые леса субклимаксного типа. Об этом свидетельствует разновозрастная структура популяций сосны и пространственная разобщенность ее возрастных локусов.

Основным механизмом сукцессии является постоянное преобразование экотопа, выражающееся в увеличении мощности подстилки (горизонта A_0) и накоплении разлагающейся древесины. Так, если на гарю 1968 года толщина подстилки составляла 0,3-0,8 см, на гарю 1920 года - 1,0-1,8 см, то в сосняках по гарю середины XIX века мощность подстилки достигает 4,5-5 см. Важным элементом преобразования экотопа является постоянное

образование вывалов, что приводит к увеличению мозаичности живого напочвенного покрова и появлению условий для возобновления новых видов. О потенциальной возможности возобновления ели в сосняках этого типа свидетельствует единственный подрост этого вида, причем плотность подроста тесно связана с расстоянием от источника семян. Так, плотность подроста ели в сосняке лишайниково-зеленомошном, сформировавшемся после пожара 1858 г., на расстоянии 20 метров от прирубьевого ельника (источник семян) составляет 4,1 тыс. штук/га, 60 м - 2,5, 100 м - 1,5, 150 м - 0,7, 200 м - 0,3 тыс. штук/га.

Второй вариант сукцессии характерен для сообществ, которые в прошлом испытывали пожары не чаще 1 раза в 100-200 лет, а площадь нарушений, ими вызванная, относительно невелика (пробные площади N3 - 151-152 кварталы, N4 - 145 квартал). При низкой частоте пожаров в сообществах успевает сформироваться генеративное поколение популяций ели и других поздне-сукцессивных видов, диаспоры которых заносятся в ценозы с близлежащих неповрежденных пожаром окружающих территорий.

Таблица 9.2. Встречаемость видов (в %) в послепожарных сообществах разного возраста. Костомукшский заповедник. 1992-1993 года.

Frequency of plant species (%) in postfire communities of different ages. Kostomukshsky Nature Reserve, 1992 - 1993 years.

Названия растений по ярусам и сингузиям	Сообщество				
	Сосняк по гари 1968 года	Сосняк по гари 1920 года	Сосняк по гари 1858 года	Ельник по гари 1822 года	Ельник по гари 1773 года
	Квартал				
	151-152	151	152-153	151	145
	Количество описаний				
	21	13	24	6	7
1	2	3	4	5	6
ЯРУС А					
Общее проективное покрытие, %	10	20	30	45	50
Сингузия деревьев:					
проективное покрытие, %	10	20	30	45	50
<i>Betula pendula</i> Roth.	-	-	13	33	29
<i>B. pubescens</i> Ehrh.	-	-	17	100	100
<i>Picea obovata</i> Ledeb.	-	-	13	100	100
<i>Pinus sylvestris</i> L.	43	92	96	83	43
<i>Populus tremula</i> L.	-	-	-	17	71
<i>Salix caprea</i> L.	-	-	-	17	29
ЯРУС В					
Общее проективное покрытие, %	20	40	25	10	20
Сингузия деревьев:					
проективное покрытие, %	20	40	25	10	20
<i>Betula pendula</i> Roth.	24	8	13	-	-
<i>B. pubescens</i> Ehrh.	24	31	29	50	14
<i>Picea obovata</i> Ledeb.	-	-	67	100	100
<i>Pinus sylvestris</i> L.	81	92	100	-	-
<i>Salix caprea</i> L.	-	-	-	17	-
Сингузия кустарников:					
проективное покрытие, %	<1	-	-	<1	1
<i>Juniperus communis</i> L.	-	-	-	17	-
<i>Sorbus gorodkovii</i> Pojark.	-	-	-	50	14
ЯРУС С					
Общее проективное покрытие, %	55	60	40	70	30
Сингузия деревьев:					

Таблица 9.2. (продолжение)

1	2	3	4	5	6	
проективное покрытие, %	10	5	5	5	1	
<i>Betula pendula</i> Roth.	-	-	4	17	-	
<i>B. pubescens</i> Ehrh.	33	-	13	33	14	
<i>Picea obovata</i> Ledeb.	62	62	29	83	40	
<i>Pinus sylvestris</i> L.	86	38	92	-	-	
<i>Populus tremula</i> L.	29	-	8	17	57	
<i>Salix caprea</i> L.	-	-	-	-	14	
Синузия кустарников:						
проективное покрытие, %	<1	<1	-	5	<1	
<i>Juniperus communis</i> L.	-	-	-	-	14	
<i>Salix phylicifolia</i> L.	10	-	13	-	-	
<i>Sorbus gorodkovii</i> Pojark.	-	-	-	100	100	
Синузия кустарничков:						
проективное покрытие, %	35	55	35	40	10	
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng.	48	-	-	-	-	
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hill	81	85	83	-	-	
<i>Empetrum nigrum</i> L.	52	92	100	33	-	
<i>Ledum palustre</i> L.	-	-	17	17	-	
<i>Linnaea borealis</i> L.	-	-	-	100	100	
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	57	69	88	100	100	
<i>V. uliginosum</i> L.	29	-	21	-	-	
<i>V. vitis-idaea</i> L.	100	100	96	100	100	
Синузия трав:						
проективное покрытие, %	5	-	<1	20	20	
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	10	-	-	-	-	
<i>Carex globularis</i> L.	-	-	-	17	71	
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	19	-	-	-	14	
<i>Diphysastrum complanatum</i> (L.) Holub	14	-	-	-	-	
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	-	-	-	-	29	
<i>Googyera repens</i> (L.) R.Br.	-	-	-	67	57	
<i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drej	10	-	-	83	100	
<i>Listera cordata</i> (L.) R.Br.	-	-	-	-	43	
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	-	-	-	-	86	
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	-	-	-	67	86	
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	-	-	-	100	100	
<i>Melampyrum pratense</i> L.	-	10	-	17	100	
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	-	-	-	-	100	
<i>Oxalis acetosella</i> L.	-	-	-	-	71	
<i>Solidago virgaurea</i> L.	19	-	-	33	71	
<i>Trientalis europaea</i> L.	-	-	-	-	100	
ЯРУС D						
Общее проективное покрытие, %	-	60	100	90	80	95
Синузия мхов:						
проективное покрытие, %	25	60	40	70	90	
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwaegr.	-	-	-	-	43	
<i>Barbilophozia barbata</i> (Schmid. ex Schreb.) Loeske	-	-	-	-	57	
<i>Brachythecium reflexum</i> (Starce in Web. et Mohr) Shimp.	-	-	-	-	14	
<i>Buxbaumia aphylla</i> Hedw.	-	-	8	-	-	
<i>Calypogeia neesiana</i> (C. Mass. et C. Arest.) K. Muell.	-	-	-	-	29	
<i>Dicranum congestum</i> Brid.	-	-	-	-	29	
<i>D. fuscescens</i> Turn.	-	-	-	-	14	
<i>D. polysetum</i> Michx.	67	8	92	-	14	
<i>D. scoparium</i> Hedw.	-	100	50	83	100	
<i>Funaria hydrometrica</i> Hedw.	29	-	17	-	14	
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp. in B.S.G.	-	-	4	100	100	

Таблица 9.2. (окончание)

1	2	3	4	5	6
<i>Orthocaulis attenuatus</i> (Mart.) Evans	-	-	-	-	14
<i>Plagiothecium denticulatum</i> (Hedw.) Shimp. in B.S.G.	-	-	-	-	14
<i>P. lactum</i> Schimp. in B.S.G.	-	-	-	-	14
<i>Pleurozium schreberi</i> (Sm.) Mitt.	81	100	96	83	100
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.	19	-	8	-	29
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	-	-	-	50	100
<i>P. juniperinum</i> Hedw.	76	-	33	-	-
<i>P. piliferum</i> Hedw.	29	-	38	-	-
<i>P. strictum</i> Brid.	-	-	-	-	14
<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.	-	-	-	100	43
<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i> (Bruch et Schimp.) T.Kop.	-	-	-	17	-
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.	-	-	-	-	14
<i>Sphagnum capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.	-	-	-	-	29
<i>S. flexuosum</i> Dozy et Molk.	-	-	-	33	14
<i>S. girgensohnii</i> Russ.	-	-	-	-	14
<i>S. russowii</i> Warnst.	-	-	-	-	43
<i>Tetraphis pellucida</i> Hedw.	-	-	-	-	29
Синузия лишайников:					
проективное покрытие, %	35	40	50	10	5
<i>Cetraria islandica</i> (L.) Ach.	10	23	54	-	-
<i>Cladina stellaris</i> (Opiz) Brodo	48	23	92	-	-
<i>Cladonia deformis</i> (L.) Hoffm.	86	85	83	-	-
<i>Cladonia phyllophora</i> Hoffm.	71	-	71	-	-
<i>Cladonia mitis</i> (Sandst.) Hale et W.Culb.	-	85	-	-	-
<i>Cladonia pleurota</i> (Flk.) Schaer.	71	23	25	-	-
<i>Cladonia rangiferina</i> (L.) Harm.	86	100	96	17	-
<i>Cladonia arbuscula</i> (Wallr.) Hale et W.Culb.	81	100	92	-	-
<i>Cladonia uncialis</i> (L.) Wigg.	43	15	63	-	-
<i>Peltigera aphthosa</i> (L.) Willd.	-	-	8	67	-

Наиболее часто второй вариант сукцессии отмечался рядом с долинами рек и ручьев, которые во время пожаров являются убежищами поздне-сукцессивных видов. Начальные этапы смен протекают сходным образом. К 170-летнему возрасту (гарь 1822 года) в первом ярусе появляются генеративные деревья ели, ивы козьей и берез (табл. 9.1). В результате в сообществе формируется собственный источник семян этих видов. Среди кустарников можно обнаружить виды, которые были утрачены во время пожаров - рябину и можжевельник. В почвенном покрове начинает формироваться синузия трав. В синузии мхов доминирование принадлежит *Pleurozium schreberi* (Sm.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in B.S.G. и видам рода *Dicranum*. В это время в составе сообществ появляются сфагновые мхи (табл. 9.2). Сообщества на этом этапе смены можно отнести к ассоциации *Vaccinio-Pinetum boreale*.

К 200-220 годам в послепожарных сообществах (гарь 1773 года, пробная площадь N4) происходят существенные преобразования. Во-первых, в результате отмирания старых деревьев в почвенном покрове образуется бугрово-западинный микрорельеф (рис. 9.7). Он сформирован вывалами разного времени. На 100 м² поверхности леса можно насчитать более 50 вывалов разных размеров и разной степени разложения. В этих сообществах мощность гумусового горизонта достигает 5 и более см. В результате увеличивается влажность и плодородие почвы. Во-вторых, в сообществе появляются виды с относительно высокой требовательностью к почвенным условиям. Так, в синузии деревьев существенно увеличивается встречаемость мезотрофных видов - ивы козьей и осины (табл. 9.1, 9.2).

В синузии трав появляются и увеличивают свое участие виды, утраченные во время пожаров - тайник яйцевидный, гудайера ползучая (*Goodyera repens* (L.) R.Br.), голокучник обыкновенный (*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm.), ожика волосистая (*Juzula pilosa* (L.) Willd.), кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.), плаун го-

дичный (табл. 9.2). В синузии мхов появляются виды рода *Sphagnum*, приуроченные в основном к влажным понижениям микрорельефа - вывальным ямам (табл. 9.2, 9.3). Увеличивается встречаемость *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in B.S.G. и *Polytrichum commune* Hedw. Появляются новые виды - *Aulaconnium palustre* (Hedw.) Schwaegr., *Barbilophozia barbata* (Schmid. ex Schreb.), Loeske, *Brachythecium reflexum* (Starce in Web. et Mohr) Shimp., *Calypogeia neesiana* (C.Mass. et Carest.) K.Muell., *Dicranum congestum* Brid. и др.

Таблица 9.3. Распределение встречаемости (%) видов по элементам ветровально-почвенных комплексов (1 - перегнивающие стволы, 2 - бугры, 3 - вне вывалов, 4 - западины) на разных этапах сукцессионных смен лесной растительности

Frequency of plant species (%) in different elements of treefalls uprooting complex (1 - decaying trunks, 2 - treefalls mounts, 3 - beyond treefalls uprooting, 4 - treefalls pits) in different stages of postfire forest successions.

Виды	Сообщество															
	Сосняк по гарю 1968 года				Сосняк по гарю 1920 года				Сосняк по гарю 1858 года				Ельник по гарю 1773 года			
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
Синузия деревьев																
<i>Betula pendula</i>	-	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Betula pubescens</i>	-	-	-	5	-	-	-	5	-	-	-	-	5	10	-	-
<i>Pinus sylvestris</i>	-	29	36	62	15	-	-	5	5	-	-	5	-	-	-	-
<i>Picea obovata</i>	-	5	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	25	10	-	5
<i>Populus tremula</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	-	5
Синузия кустарничков																
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	10	38	9	14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Calluna vulgaris</i>	-	43	77	48	25	5	50	35	-	5	48	19	-	-	-	-
<i>Empetrum nigrum</i>	-	10	-	34	70	90	30	90	58	53	-	71	-	-	-	-
<i>Ledum palustre</i>	-	-	-	-	5	-	-	-	10	-	-	-	-	-	-	-
<i>Vaccinium myrtillus</i>	-	-	-	5	30	15	-	60	29	34	30	62	25	29	79	67
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	25	91	73	77	99	85	99	85	96	99	99	95	90	76	79	57
Синузия трав																
<i>Carex globularis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	14	-	-
<i>Goodyera repens</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	7	-
<i>Avenella flexuosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	21	38
<i>Linnaea borealis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	30	43	21	24
<i>Listera cordata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	7	10
<i>Luzula pilosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	-
<i>Lycopodium annotinum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	15	29	-	10
<i>Maianthemum bifolium</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	15	14	29	19
<i>Melampyrum pratense</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	7	-
<i>Orthilia secunda</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	29	50	19
<i>Solidago virgaurea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	10
<i>Trientalis europaea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	5	14	14
Синузия мхов																
<i>Aulaconnium palustre</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	29	10	-	-
<i>Dicranum polysetum</i>	-	-	-	10	10	10	15	30	24	-	17	90	40	33	14	10
<i>Dicranum scoparium</i>	-	38	-	-	60	45	10	50	86	82	26	29	-	5	-	-
<i>Dicranum sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	10	-	9	10	-	-	-	-
<i>Funaria hydrometrica</i>	5	29	-	48	20	25	-	40	10	10	-	-	-	5	-	-
<i>Hepaticea sp.</i>	-	-	-	-	5	5	-	-	24	5	-	14	-	5	-	-
<i>Hylocomium splendens</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	-	-	70	71	79	38
<i>Pleurozium schreberi</i>	-	14	5	14	75	75	85	99	96	99	99	99	99	90	93	52
<i>Polytrichum commune</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	19	64	86
<i>Polytrichum juniperinum</i>	-	62	27	62	5	5	-	10	-	-	-	-	-	10	-	-
<i>Polytrichum piliferum</i>	-	67	5	24	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Polytrichum sp.</i>	-	10	-	10	-	-	-	10	-	5	-	-	-	-	-	-
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	5	10	-	21	24
<i>Sphagnum sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	14	43
Синузия лишайников																
<i>Cetraria islandica</i>	-	-	-	-	5	-	10	5	-	-	9	-	-	-	-	-

Таблица 9.3. (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Cladina stellaris</i>	-	-	-	-	5	5	35	10	10	10	17	14	-	-	-	-
<i>Cladonia coccifera</i>	5	29	9	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladonia phyllophora</i>	65	53	91	38	5	5	10	-	19	5	-	-	-	-	-	-
<i>Cladonia furcata</i>	10	-	23	14	-	15	-	-	43	24	-	-	-	-	-	-
<i>Cladina mitis</i>	75	72	99	72	85	35	60	40	53	14	30	10	-	-	-	-
<i>Cladina rangiferina</i>	10	34	55	53	90	60	60	65	96	72	96	76	-	-	-	-
<i>Cladonia uncialis</i>	-	29	41	10	10	-	10	10	10	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cladonia sp.</i>	90	77	55	35	45	25	-	5	57	14	-	-	5	5	-	-
<i>Stereocaulon tomentosum</i>	-	14	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

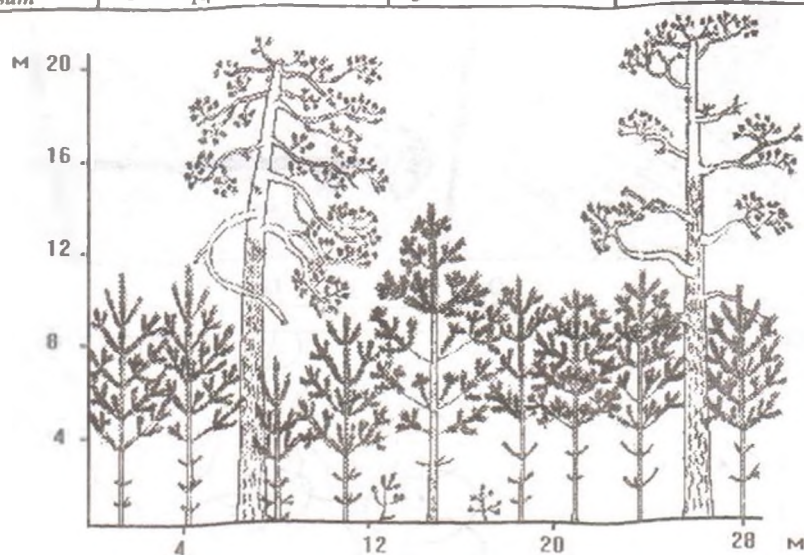


Рис. 9.4. Вертикальная структура послепожарного сосняка, сформированного по гарю 1920 года. Квартал 151
 Fig. 9.4. Profile diagram of pine forest growing after fire of 1920 year. Quartel 151.

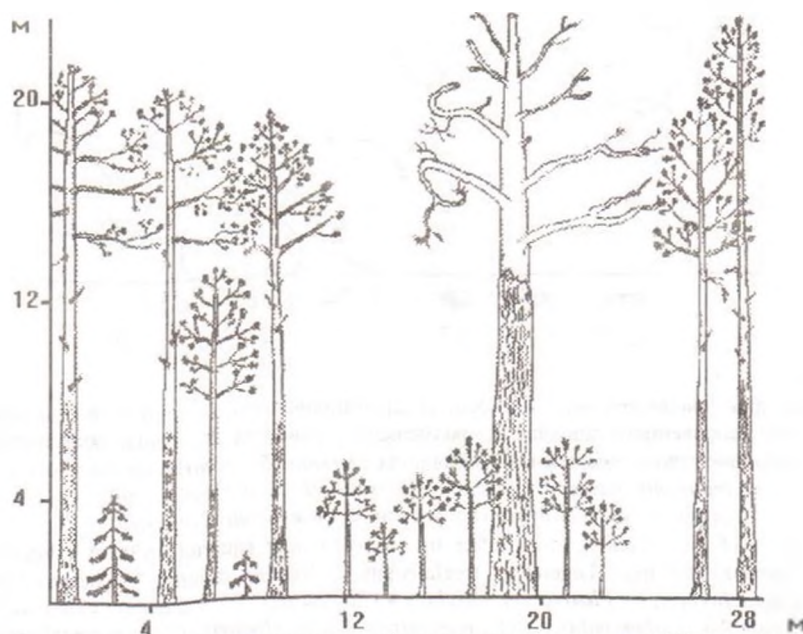


Рис. 9.5. Вертикальная структура послепожарного сосняка, сформированного по гарю 1858 года. Квартал 153
 Fig. 9.5. Profile diagram of pine forest growing after fire of 1858 year. Quartel 153.

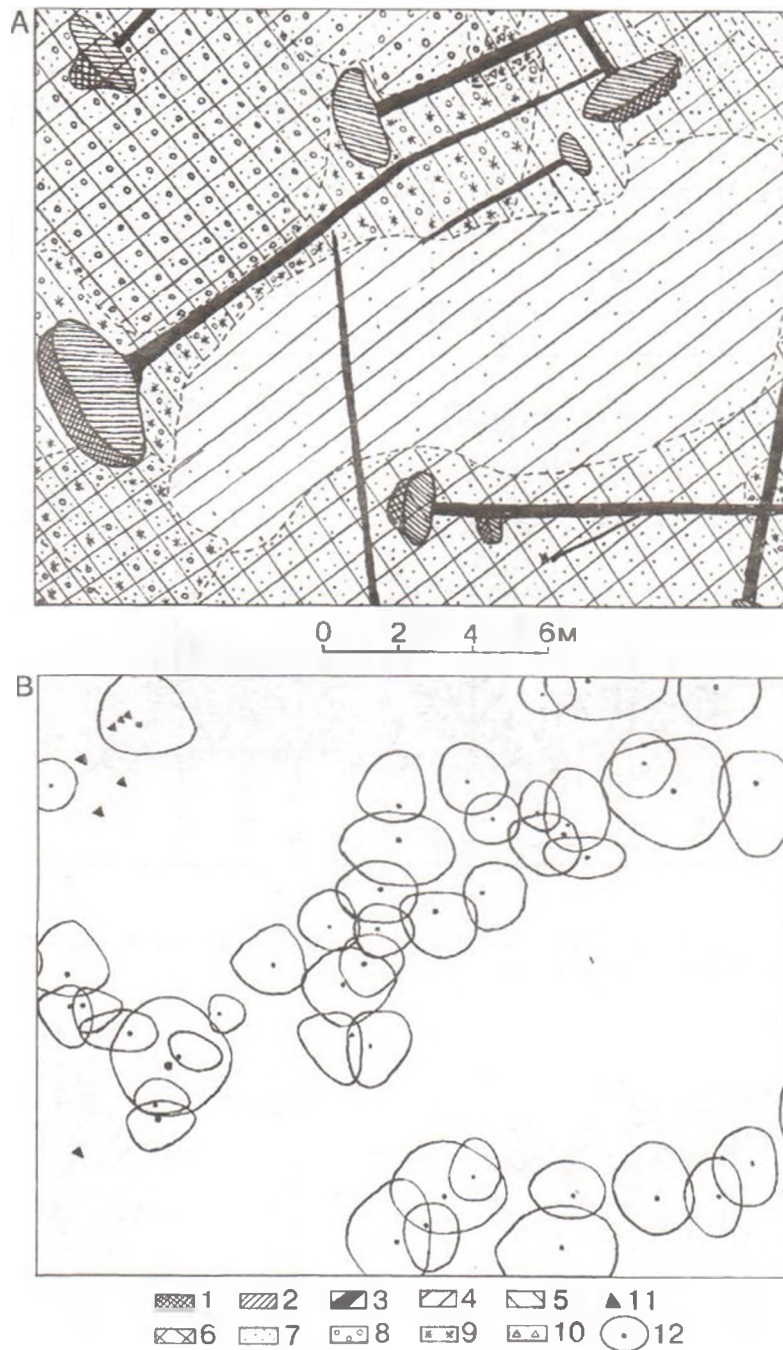


Рис. 9.6. Горизонтальная структура послепожарного сосняка, сформированного по гарю 1858 года (квартал 153). А - горизонтальная структура напочвенного покрова. В - размещение древостоя. Условные обозначения: 1 - западина, 2 - бугор, 3 - перегнивающие стволы деревьев, 4 - виды рода *Cladonia*, 5 - *Pleurozium schreberi*, 6 - *Pleurozium schreberi* + *Cladonia* spp., 7 - *Vaccinium vitis-idaea*, 8 - *Vaccinium myrtillus*, 9 - *Empetrum nigrum*, 10 - *Ledum palustre*, 11 - подрост *Pinus sylvestris*, 12 - проекции основания стволов и крон деревьев *Pinus sylvestris*.

Fig. 9.6. Horizontal structure of pine forest growing after fire of 1858 year (quartel 153). А - horizontal structure of ground vegetation. В - distribution of trees. Legend: 1 - treefalls pits, 2 - treefalls mounts, 3 - decayng trunks of trees, 4 - *Cladonia* spp., 5 - *Pleurozium schreberi*, 6 - *Pleurozium schreberi* + *Cladonia* spp., 7 - *Vaccinium vitis-idaea*, 8 - *Vaccinium myrtillus*, 9 - *Empetrum nigrum*, 10 - *Ledum palustre*, 11 - regrowth of *Pinus sylvestris*, 12 - horysntal projection of stems bases and crown of *Pinus sylvestris*.

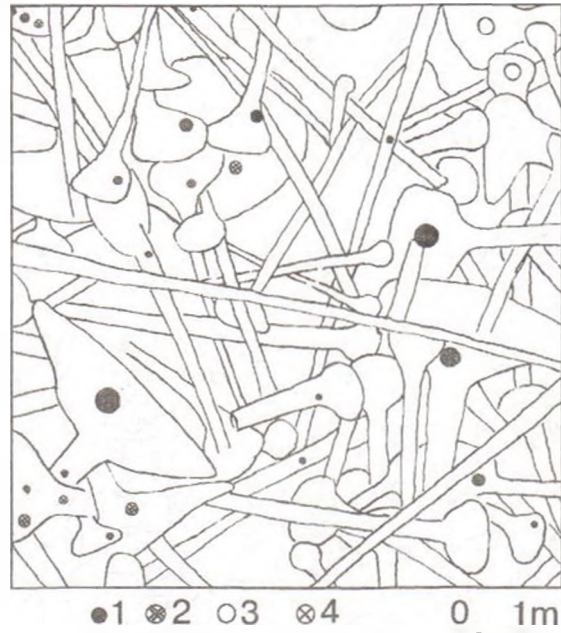


Рис. 9.7. Горизонтальная структура почвенного покрова в ельнике, сформированном по гари 1773 года (фрагмент пробной площади N4, квартал 145, выдел 19). Условные обозначения: 1 - основания стволов ели, 2 - березы, 3 - осины, 4 - ивы козьи. Линиями показаны контуры вывалов деревьев разной давности.

Fig. 9.7. Horizontal structure of ground vegetation in spruce forest, growing after fire of 1773 year (sample area N4, quartel 145, forest contours 19). Legend: 1 - stems bases of *Picea obovata*, 2 - *Betula* spp., 3 - *Populus tremula*, 4 - *Salix caprea*. Uneven-aged treefalls uprooting projection are shown by lines

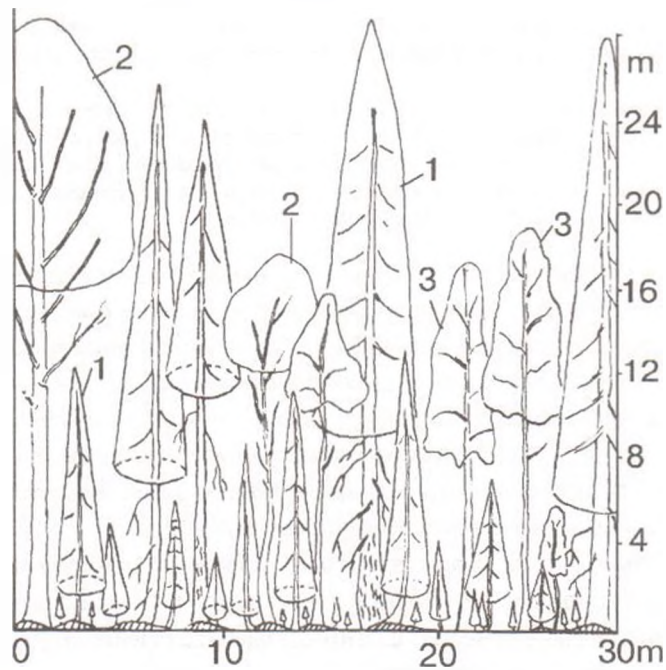


Рис. 9.8. Вертикальная структура послепожарного сообщества, сформированного по гари 1773 года (фрагмент пробной площади N4, квартал 145, выдел 19). Условные обозначения: 1 - *Picea obovata*, 2 - *Populus tremula*, 3 - *Betula pubescens*.

Fig. 9.8. Profile diagram of forest, growing after fire of 1773 year (sample area N4, quartel 145, forest contours 19). Legend: 1 - *Picea obovata*, 2 - *Populus tremula*, 3 - *Betula pubescens*.

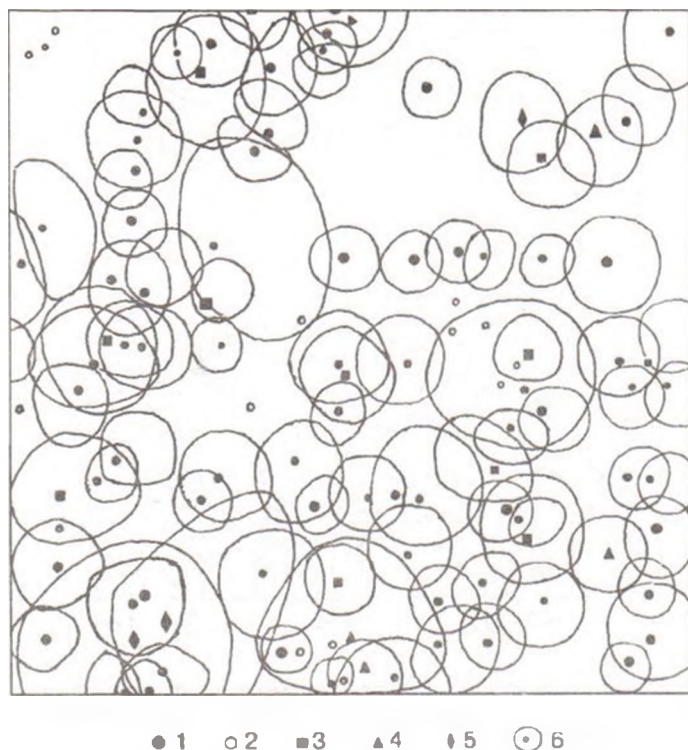


Рис. 9.9. Фрагмент карты размещения деревьев послепожарного сообщества, сформированного на гаре 1773 года (Пробная площадь N4, квартал 145, выдел 19). Условные обозначения 1 - основания стволов *v - g* особей ели, 2 - основания стволиков *j - im* особей ели, 3 - основания стволов *v - g* особей березы пушистой, 4 - основания стволов *g* особей сосны, 5 - основания стволов *v - g* особей осины, 6 - проекции крон взрослых деревьев. Площадь фрагмента - 400 м².

Fig. 9.9. Fragment of horizontal projection of trees in forest, growing after fire of 1773 year (sample area N4, quartel 145, forest contours 19). Legend: 1 - stems bases of virginile and reproductive plants of *Picea obovata*, 2 - stems bases of juvenile and immature plants of *Picea obovata*, 3 - stems bases of virginile and reproductive plants *Betula pubescens*, 4 - stems bases of reproductive plants of *Pinus sylvestris*, 5 - stems bases of virginile and reproductive plants of *Populus tremula*, 6 - horizontal projection of crown of reproductive trees. Square - 400 m².

Проективное покрытие синузии лишайников резко уменьшается. Сохранившиеся лишайники чаще всего приурочены к перегнивающей древесине ВПК (табл. 9.3). В-третьих, из состава верхнего яруса сообществ продолжает выпадать сосна, а также полностью прекращается ее возобновление в связи с ухудшением световой обстановки под пологом мелколиственно-еловых древостоев и отсутствием подходящих микроместообитаний. Одновременно в ценозах восстанавливается нормальный оборот поколений основного эдификатора северотаскских лесов - ели сибирской. Об этом свидетельствует существенное увеличение численности ее популяции и преобразование инвазионного онтогенетического спектра в полночленный (табл. 9.1). Ее популяции увеличивают вертикальную и горизонтальную сомкнутость ценозов (рис. 9.8, 9.9).

Восстановление нормального оборота поколений и формирование устойчивой онтогенетической структуры популяции ели стало возможным благодаря восстановлению структуры почвенного покрова и появлению ниш возобновления ели - перегнивающих колод. С этим связано увеличение численности подростка ели в 20 и более раз в разновозрастных ельниках по сравнению с ценозами начальных этапов сукцессии (табл. 9.1). Таким образом, сосновые леса заповедника, расположенные рядом с долинами рек и ручьев, имеют постоянный приток семян позднесукцессивных видов, которые способны к 200-300-летнему возрасту сформировать сообщества климаксового типа, относящиеся к ассоциации *Eu-Piceetum myrtilletosum*.

9.6. Послепожарные демуляции населения почвенных беспозвоночных

Население почвенных беспозвоночных (мезофауна) изучали в 1992-93 гг. в 6 лесных формациях, приуроченных к годам 1968, 1920, 1849 и 1773 гг. и характеризующихся разной длительностью послепожарного восстановления: 1) 24 года (разреженные парковые сосняки с вересковыми зеленомошно-лишайниковыми пустошами - С24), 2) 73 года (сосновый лес - С73), 3) 115 лет (слово-березово-сосновый лес - ЕС115), 4) 143 года (субклимаксный сосновый лес - С143), 5) 143 года (еловый лес - Е143), 6) 220 лет (климаксный еловый лес - Е220).

Согласно результатам ландшафтно-геоботанического анализа, указанные биотопы могут быть объединены в 2 пространственных ряда, отражающих временную динамику восстановления нарушенных пожаром лесных сообществ данного региона. Ранние стадии этих пирогенных сукцессий сходны как по микроклиматическим показателям (осветленные, сухие и хорошо прогреваемые участки), так и по лесорастительным условиям (возобновление соснового леса). Поэтому в нашем материале исходной точкой для обоих сукцессионных рядов принимается молодой сосняк С24. 1-й ряд, заканчивающийся формированием субклимаксного соснового леса, представлен тремя биотопами: С24, С73, С143. Каждый из них занимает профиль мезорельефа, проходящий от реки Камской с севера на юг, в котором обследованы вершины гряд, склоны гряд северной и южной экспозиций и понижения между ними. 2-й сукцессионный ряд, заканчивающийся развитием климаксного ельника, охарактеризован по сборам в 4 местообитаниях: С24, ЕС115, Е143 и Е220. В обоих рядах увеличение возраста древостоя и смыкание кроны сопровождаются снижением освещенности и прогрева подстилочно-почвенного яруса, возрастанием влажности местообитания и запаса органического вещества в результате накопления подстилки и разложения древесины выпадающего древостоя.

Общая характеристика полученных материалов представлена в таблицах 9.4, 9.5. В таблице 9.4 приведены средние показатели плотности населения разных групп беспозвоночных подстилочно-почвенного яруса в изученных биотопах, по данным почвенных проб. В таблице 9.5 содержатся соответствующие данные по динамической плотности обитателей поверхности подстилки (герпетобий), по сборам ловушками.

Таблица 9.4. Плотность населения почвенных беспозвоночных (экз/м²) лесных биотопов. Биотопы: С24, С73, С143 - сосновые леса, ЕС115 - слово-березово-сосновый лес, Е143 и Е220 - еловые леса; период восстановления после пожара 24, 73, 143, 115, 143 и 220 лет, соответственно

Density of soil mesofauna in forest biotope (exemplar/m²). Biotope: С24, С73, С143 - pine forest, ЕС115 - spruce-birch-pine forest, Е143 и Е220 - spruce forest; reestablishment period after fire - 24, 73, 143, 115, 143 и 220 year, accordingly

Группы беспозвоночных	Биотопы					
	С24	С73	С143	ЕС115	Е143	Е220
<i>Mollusca</i>	-	-	-	-	5,3	57,6
<i>Lumbricidae</i>	0,8	-	-	-	4,3	-
<i>Lithobiidae</i>	4,8	6,9	7,7	3,2	18,1	1,1
<i>Aranei</i>	28,5	98,4	37,3	34,1	154,7	99,2
<i>Carabidae</i>	3,7	5,9	3,7	1,1	2,1	4,3
<i>Staphylinidae</i>	5,1	13,6	1,9	2,1	41,6	28,8
<i>Geophilidae</i>	0,8	-	-	-	-	-
<i>Elateridae</i>	14,1	92,8	61,9	68,3	123,7	150,4
<i>Curculionidae</i>	0,3	0,3	1,6	1,1	18,1	1,1
Др. <i>Coleoptera</i>	6,1	4,0	1,3	1,1	17,1	5,3
<i>Diptera larvae</i>	1,6	5,9	0,8	1,1	5,3	20,3
Прочие	0,8	2,9	2,4	1,1	11,7	5,3
Всего	66,6	230,7	118,6	113,2	402,0	373,4

В целом, облик населения почвенных беспозвоночных в хвойных лесах района исследований довольно однообразен. Основными доминантами в подстилке и почве всех биотопов являются пауки (*Aranei*) и шелкоуны (*Elateridae*) (главным образом личинки). Субдоминирующие позиции занимают стафилины (*Staphylinidae*), жу-желеицы (*Carabidae*) и косянки (*Lithobiidae*). Те же группы, хотя и в ином порядке доминирования, наиболее активны и на поверхности подстилки: *Aranei*, *Carabidae*, *Staphylinidae*, *Elateridae*. Однако, степень доминирования разных групп мезофауны и уровень ее общей численности и активности существенно отличаются в различных биотопах и во многом определяются их положением в сукцессионных рядах послепожарного возобновления леса (рис. 9.10, 9.13).

Таблица 9.5. Динамическая плотность населения почвенных беспозвоночных (экз./10 лов.-сут.) в лесных биотопах. Величины менее 0,1 отмечены знаком "+" (присутствие). Обозначения биотопов - в табл. 9.4

Dinamical density of soil mesofauna in forest biotope (exemplar/10 trap-day). Symbol "+" means value less then 0,1. The biotope markers - see table 9.4

Группы беспозвоночных	Биотопы				
	C24	C73	C143	EC115	E220
<i>Mollusca</i>	+	0,1	+	0,1	0,2
<i>Lumbricidae</i>	+	-	-	-	-
<i>Lithobiidae</i>	+	-	-	-	-
<i>Aranei</i>	7,2	2,1	1,4	0,5	0,4
<i>Carabidae</i>	0,5	1,2	0,8	0,8	5,4
<i>Staphylinidae</i>	0,1	0,4	0,2	0,4	0,7
<i>Elateridae</i>	0,2	1,8	0,2	+	-
<i>Curculionidae</i>	-	-	0,1	-	-
<i>Byrrhidae</i>	0,1	-	-	-	-
оп. Coleoptera	0,1	0,1	+	0,2	0,7
Diptera larvae	+	-	-	-	-
Прочие	+	-	0,2	0,1	-
Всего	8,2	5,7	2,9	2,1	7,4

9.6.1. Сукцессионный ряд сосновых лесов

Плотность почвенных беспозвоночных (по данным почвенных проб) в сосновых лесах с разной длительностью послепожарного восстановления существенно отличается (Рис. 9.10, а). Достоверные различия наблюдаются как между средними показателями, так и почти между всеми парами одноименных станций опытных площадей (Табл. 9.6). Прежде всего, отметим достоверно более низкие значения плотности мезофауны на наиболее молодой гари, по сравнению с 73- и 143-летней, что, очевидно, связано с относительно малой продолжительностью восстановления нарушенного пожаром подстильно-почвенного горизонта. Однако, прямой корреляции между давностью пожара и плотностью почвенного населения не прослеживается. Так, C73 заселен в 1,2-3,4 раза обильнее, чем C143. Это, по-видимому, обеспечивается лучшим прогревом почвы под 73-летними соснами, чем под более плотно сомкнутым 143-летним древостоем, что в условиях северной тайги имеет большое значение для почвенной фауны.

Наибольшую роль в группировках беспозвоночных почв сосновых гарей играют *Aranei* (32-43%) и личинки *Elateridae* (21-52%) (Рис. 9.10, b). При этом показатели абсолютной плотности этих групп минимальны в пределах станций 24-летней гари и максимальны - в станциях C73. По мере старения сосняков, доля шелкоунов сильно возрастает, а доля пауков несколько снижается. Кроме пауков и шелкоунов, в станциях 24-летней гари заметную плотность имеют *Lithobiidae*, *Carabidae* и *Staphylinidae*. В станциях C73 плотность этих групп возрастает (существенно у *Staphylinidae*), но их роль в общей плотности группировки снижается. На 143-летней гари, в качестве субдоминантов остаются лишь косянки, а остальные группы малочисленны.

Таблица 9.6. Плотность и динамическая плотность почвенной мезофауны сосновых лесов по станциям. Символы *, + и @ означают достоверность различий между значениями плотности для пар биотопов: C24 и C73, C24 и C143, C73 и C143, соответственно. Обозначения биотопов - в табл. 9.4.

Density (exemplar/m²) and dinamical density (exemplar/10 trap-day) of soil mesofauna in pine forests in different element of mesorelicf. Symbols *, +, @ means statistically reliable difference between density for pair of biotope: C24 & C73, C24 & C143, C73 & C143, accordingly. The biotope markers - see table 9.4

Стации	Плотность, экз/м ²			Динамическая плотность, экз/10 ловушко-суток		
	C24	C73	C143	C24	C73	C143
Вершина	69,3 * +	199,5 *	131,2 +	6,9 * +	2,6 *	2,9 +
Понижение	52,3 * +	265,6 * @	77,9 + @	11,8 +	16,4 @	4,1 + @
Сев. склон	80,0 *	264,5 * @	107,7 @	7,3 * +	3,8 * @	2,3 + @
Южн. склон	65,1 * +	193,0 *	158,9 +	6,8 * +	3,8 *	2,3 +
В среднем	66,6 * +	230,7 * @	118,6 + @	8,2 +	6,6	2,9 +

Соотношение между обилием обитателей подстилки и почвы показывает четкую тенденцию перехода от преобладания подстилочного комплекса (*Lithobiidae*, *Araneida*, *Carabidae*, *Staphylinidae* и др.) в C24 (как в целом, так и по станциям) к росту доминирования почвенных форм (*Lumbricidae*, *Geophilidae*, личинки *Elateridae*, *Curculionidae* и *Diptera*) в C73 и C143 (Рис. 9.11, 9.12).

Это, естественно, определяется более быстрым восстановлением яруса подстилки и значительно более длительным развитием собственно почвенного яруса по мере увеличения периода послепожарного возобновления соснового леса. Кроме того, в зрелых сосняках ухудшается температурный режим, что вызывает снижение численности подстилочных форм.

В отличие от плотности населения, активность поверхностно обитающих беспозвоночных достоверно выше на молодой гари и снижается по мере смыкания крон и уменьшения освещенности и прогрева поверхности почвы, в целом и во всех станциях восстанавливающихся сосняков (Рис. 9.13, а; Табл. 9.6).

Среди герпетобионтов наиболее значимыми во всех 3-х сосняках являются Aranei (Рис. 9.13). В C24 эта группа количественно подавляет все остальные, а в C73 и C143 ее активность и доля в структуре населения резко снижаются. *Carabidae* и *Elateridae* наиболее активны на 73-летней гари. По мере увеличения сомкнутости крон древостоя (C143) динамическая плотность большинства групп уменьшается. Доля жуужелиц в группировке существенно растет, субдоминантами остаются щелкуны и становятся *Staphylinidae* и личинки *Curculionidae*.

Влияние направленного характера изменения условий среды в восстанавливающихся после пожара сосняках на динамику почвенного населения подчеркивает анализ его группового разнообразия на разных стадиях возобновления (табл. 9.7). При этом учеты пробами и ловушками предоставляют различную информацию о ходе сукцессии и значимости важнейших факторов среды: тепловом режиме и развитии подстилочно-почвенного горизонта. Так, заметное снижение величины индекса Шеннона в пробах от 24-летней к более старым гарям может свидетельствовать о большей гетерогенности условий обитания и повышенном разнообразии подстилочного комплекса мезофауны (при низкой абсолютной плотности населения) на открытых прогреваемых участках (в C24). Напротив, резкий рост показателей разнообразия в учтах ловушками на старых гарях (при одновременном снижении активности наземного комплекса) может быть связан с выходом на поверхность подстилочно-почвенных форм в условиях менее благоприятного терморегима микроклимата. Для C73 и C143 величины индекса Шеннона одинаковы. Интересно также отметить, что значения индекса разнообразия, как правило, несколько выше на склонах южной экспозиции (имеющих, по-видимому, больше вариаций условий обитания), чем в других станциях.

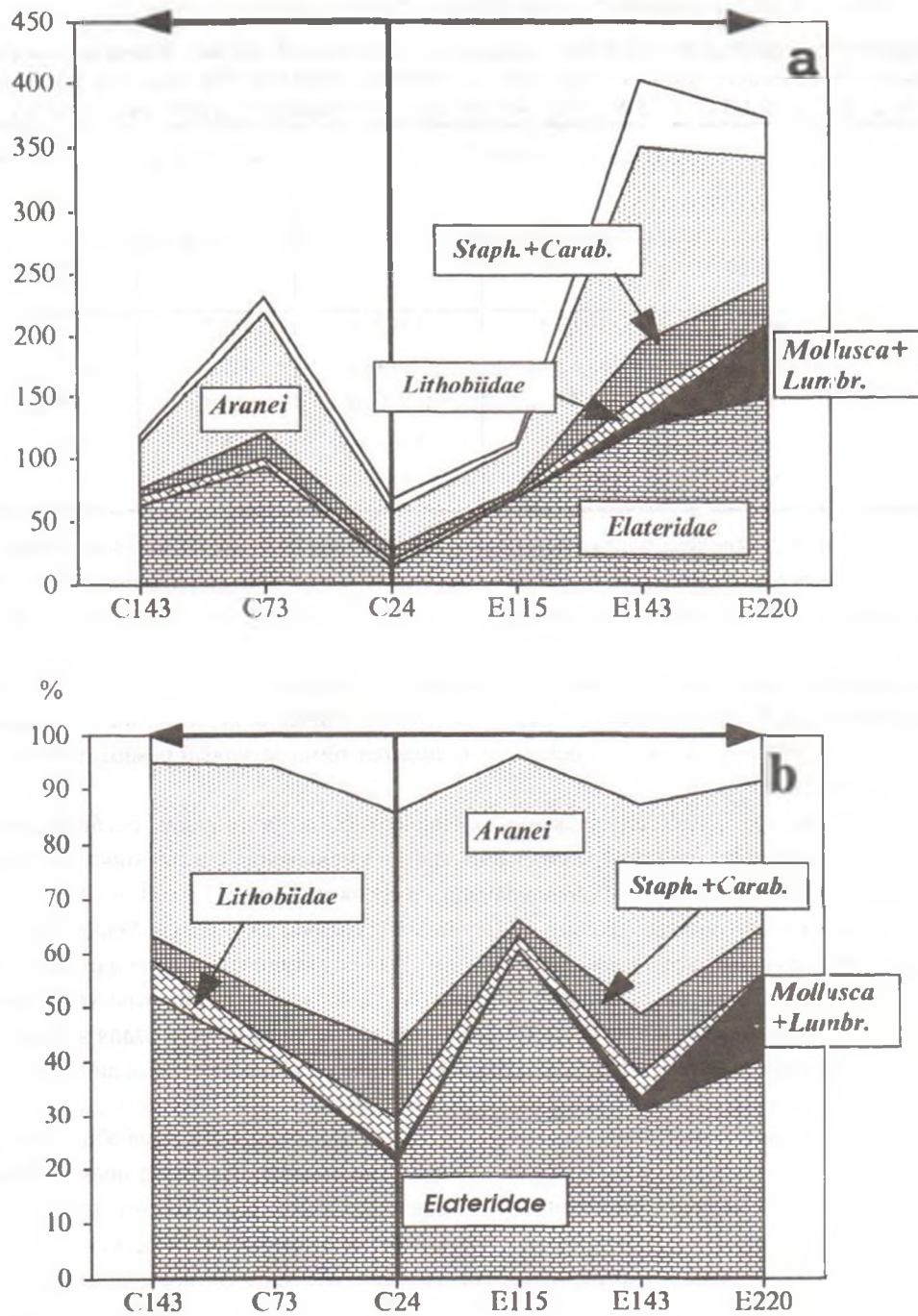


Рис. 9.10. Плотность (А), экз/м², и обилие (В), %, доминирующих групп подстильно-почвенной мезофауны в хвойных лесах Костомукшского заповедника; учеты почвенными пробами. Стрелка влево - ряд сосняков; стрелка вправо - сосно-еловый ряд. Обозначения биотопов - в табл. 9.4.

Fig. 9.10. Density (A), exemplar/m² and abundance (B), %, of dominant groups of litter-soil mesofauna in coniferous forest of Kostomukshsky Nature Reserve; registration by soil sample. Directions to the left - pine forest series; directions to the right - pine-spruce forest series. Biotope marked - see table 9.4

9.6.2. Сукцессионный ряд сосново-еловых лесов

Сукцессионная последовательность развития почвенного населения в более увлажненных местообитаниях представлена на примере 4 биотопов: С24, ЕС115, Е143 и Е220.

Общая плотность мезофауны в этом ряду достоверно растет от С24 до максимума в Е143 и почти одинакова в чистых ельниках (Рис. 9.10, а). Ее увеличение коррелирует с повышением влажности местообитания и восстановлением подстильно-почвенного яруса. Плотность мезофауны в обоих ельниках также достоверно выше, чем в любом из биотопов уже рассмотренного ряда сосняков. Основными доминантами во всех биотопах сосново-елового ряда являются пауки и личинки щелкунов, т.е. те же группы, что и в ряду сосняков (Рис. 9.10, б). Их плотность в ряду биотопов последовательно растет, а относительное обилие примерно постоянно для пауков и сильно колеблется для щелкунов. Вначале прирост Elateridae обгоняет увеличение плотности других групп, и в елово-березово-сосновом лесу (ЕС115) эта группа является основным доминантом, а затем ее рост относительно замедляется. В чистых ельниках плотность Aranei и Elateridae максимальна, Aranei многочисленнее в Е143, а Elateridae - в Е220, где явно сильнее выражен ветровально-почвенный комплекс в структуре почвенного яруса, что обеспечивает большие запасы разлагающейся древесины, активно заселяемой щелкунами. Кроме указанных групп, в этих мезофитных местообитаниях существенно присутствие жуков-стафилинов и таких влаголюбивых организмов, как слизни (*Mollusca*) и дождевые черви. Слизни даже входят в число второстепенных доминантов в Е220, вместе с *Staphylinidae* и личинками двукрылых. Плотность как подстильных, так и почвенных форм в ряду биотопов возрастает; относительное обилие этих групп сильно колеблется, при некоторой тенденции к увеличению доли почвенных форм (Рис. 9.11, а, б).

Динамическую плотность герпетобииотов в сосново-еловом ряду определяют группы пауков и жужелиц, проявляющие взаимно противоположные тенденции изменений в ходе послепожарного восстановления: значимость *Aranei* резко снижается от подавляющего доминирования в С24 до малосущественной в Е143, тогда как для *Carabidae* абсолютная и относительная уловистость в такой же степени растет, и в Е143 это основная группа герпетобииотов (Рис. 9.13, а, б). Среди прочих групп мезофауны следует отметить лишь *Staphylinidae*, позиции которых в ЕС115 и Е143 заметно представительнее, чем в С24.

Динамика группового разнообразия мезофауны (по индексу Шеннона, Табл. 9.8) отражает происходящие изменения в биотопах сосново-елового ряда. Осветленные прогреваемые участки молодой гари С24, заселяемые различными группами подстильно-почвенного комплекса мезофауны, при ее еще низкой общей численности (учеты пробами), характеризуется относительно высокой величиной индекса по сравнению с ЕС115, где наблюдается высокая степень доминирования лишь двух групп (*Elateridae* и *Aranei*).

В ельниках Е143 и Е220 развитие ветровально-почвенного комплекса и благоприятные условия увлажнения стимулируют рост как общей заселенности биотопов, так и разнообразия почвенных беспозвоночных, что выражается в повышении величины индекса. С другой стороны, сильное доминирование пауков в комплексе герпетобииотов (учеты ловушками) обуславливает низкое значение индекса разнообразия в С24. Перестройка комплекса герпетобииотов в ЕС115 (усиление значимости других групп, в частности, в результате выхода в наземный ярус ряда подстильных групп мезофауны) обуславливает увеличение индекса, а резкое усиление степени доминирования жужелиц в Е143 определяет его снижение.

Разные группы беспозвоночных проявляют свою специфику реагирования на изменения условий обитания в подстильно-почвенном ярусе в ходе послепожарной сукцессии. Жужелицы, - одна из групп с ярко выраженной реакцией такого рода, - рассмотрены здесь в виде примера *Carabidae*, сравнительно немногочисленные в лесных биотопах района исследований, тем не менее являются в них важным компонентом мезофауны, участвуя в функциональной регуляции почвенного сообщества в качестве хищников высшего порядка.

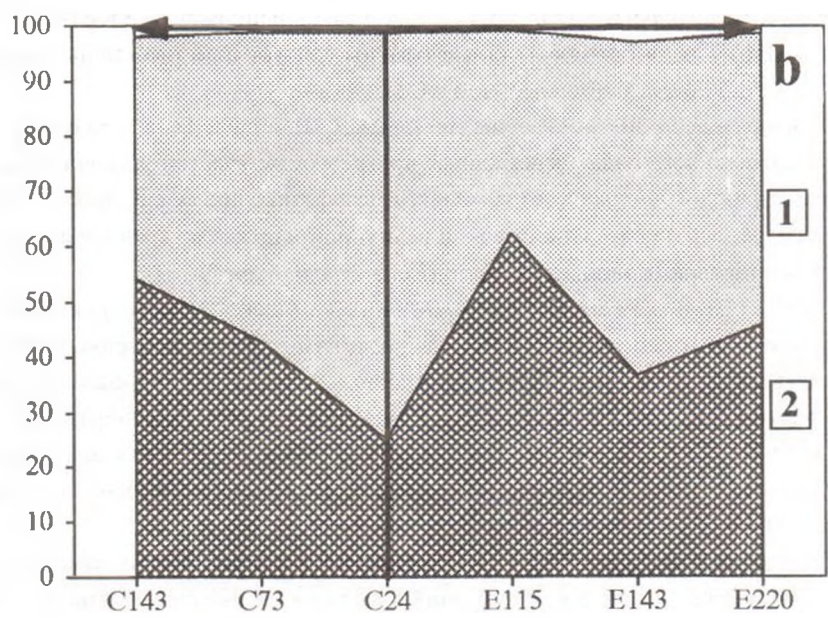
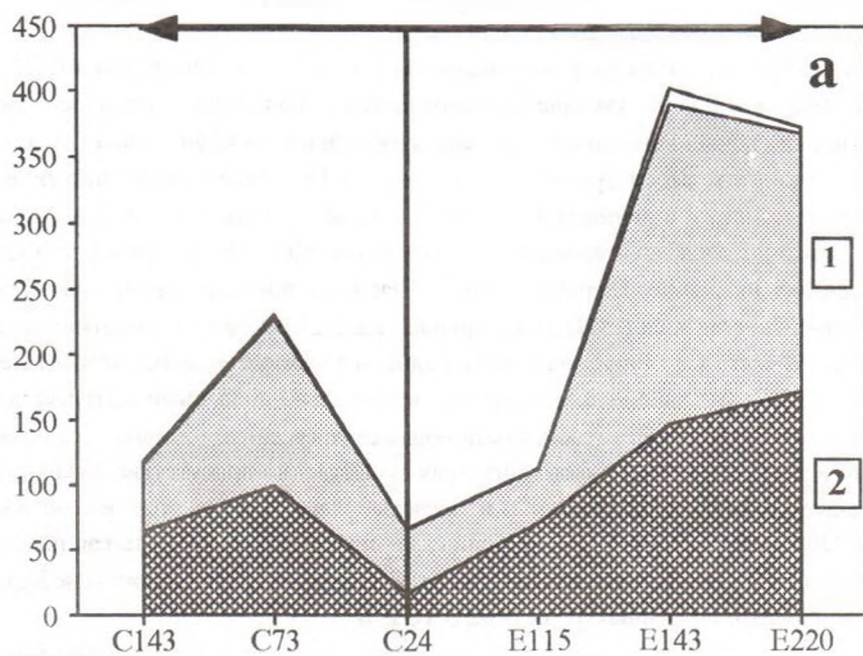


Рис. 9.11. Плотность (а), экз/м², и обилие (б), %, подстильных (1) и почвенных (2) представителей мезофауны в хвойных лесах Костомукшского заповедника; учеты почвенными пробами. Стрелка влево - ряд сосняков, стрелка вправо - сосново-еловый ряд. Обозначения биотопов - в табл. 9.4.

Fig. 9.11. Density (a), exemplar/m² and abundance (b), %, of litter (1) and soil (2) groups of mesofauna in coniferous forest of Kostomukshsky Nature Reserve; registration by soil sample. Directions to the left - pine forest series; directions to the right - pine-spruce forest series. The biotope markers - see table 9.4

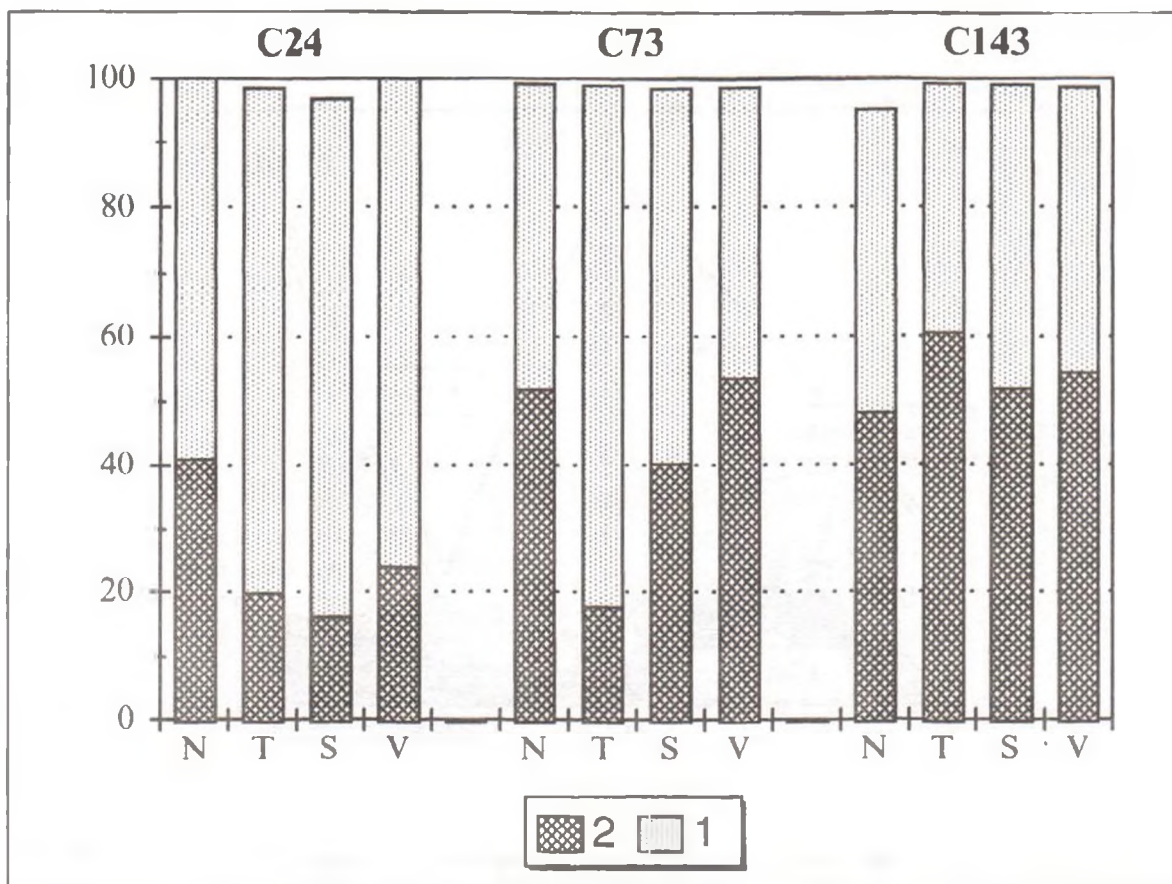


Рис. 9.12. Обилие, %, подстильных (1) и почвенных (2) представителей мезофауны в различных стадиях сосняков Костомукшского заповедника; учеты почвенными пробами. Стадии: N - северный склон, T - вершина гряды, S - южный склон, V - понижение. Обозначения биотопов - в табл. 9.4.

Fig. 9.12. Abundance, %, of litter (1) and soil (2) groups of mesofauna in different element of mesorelief in coniferous forest of Kostomukshsky Nature Reserve; registration by soil sample. Elements of mesorelief: N - northern slope, T - top of the hill, S - southern slope, V - depression. The biotope markers - see table 9.4.

Фауна жуслиц обследованных местообитаний представлена 12 видами, по 9 видов в биотопах каждого пирогенного ряда (высокая степень фаунистического сходства по Жаккару - 80%) (Табл. 9.9).

Таблица 9.7. Групповое разнообразие почвенной мезофауны (индекс Шеннона) в сосняках с разной длительностью послепожарного возобновления, по учетам в пробах и ловушках. Обозначения биотопов - в табл. 9.4.

Group diversity of soil mesofauna (Shannon index) in pine forests with different reestablishment period after fire, registration by soil sample and traps The biotope markers - see table 9.4

Положение в рельефе	Биотопы					
	C24			C73		
	Пробы	Ловушки	Пробы	Ловушки	Пробы	Ловушки
Вершина	2,3	2,0	1,5	0,6	1,8	1,8
Понижение	2,4	1,8	1,8	0,8	1,7	1,6
Сев. склон	1,9	1,5	1,7	0,9	1,7	1,7
Южн. склон	2,6	2,1	1,9	1,0	1,7	2,2
В среднем	2,3	1,8	1,7	0,8	1,7	1,8

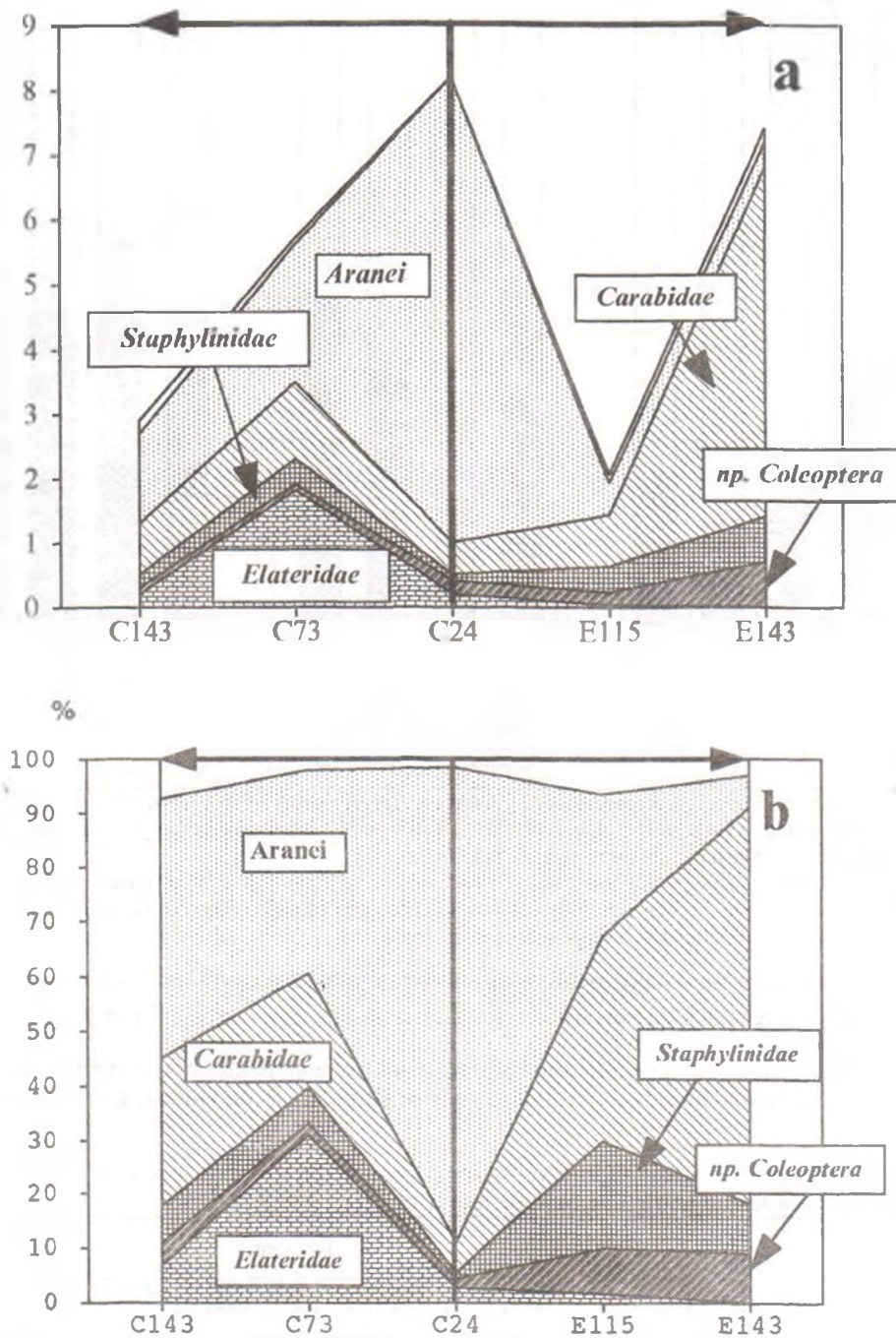


Рис. 9.13. Динамическая плотность (а), экз/10 ловушко-суток, и доля (б), %, представителей герпетобия в хвойных лесах Костомукшского заповедника, учеты лонушками. Стрелка влево - ряд сосняков; стрелка вправо - сосново-еловый ряд. Обозначения биотопов - в табл. 9.4.

Fig. 9.13. Dynamical density (a), exemplar/10 trap-day and abundance (b), %, of dominant groups of mesofauna in coniferous forest of Kostomukshsky Nature Reserve; registration by traps. Directions to the left - pine forest series; directions to the right - pine-spruce forest series. The biotope markers - see table 9.4

Таблица 9.8. Групповое разнообразие почвенной мезофауны (индекс Шеннона) в биотопах сосново-елового сукцессионного ряда, по учетам в пробах и ловушках. Обозначения биотопов - в табл. 9.4.

Group diversity of soil mesofauna (Shannon index) in pine-spruce forests with different reestablishment period after fire, registration by soil sample and traps. The biotope markers - see table 9.4

Способы учета	Биотопы			
	C24	EC115	E143	E220
Пробы	2,3	1,5	2,4	2,3
Ловушки	0,8	2,1	1,2	n/o

Основные тенденции сукцессионных изменений группировки жуков сходны в обоих рядах. Коррелируя с изменениями почвенно-климатических условий в биотопах, в ходе послепожарного восстановления древостоев: 1) снижается видовое и информационное разнообразие жуков; 2) снижается обилие фото- (*Cicindela silvatica*, *Miscodera arctica*) и мезофильных видов (*Synuchus nivalis* и *Notiophilus spp.*), и растет обилие лесных видов (*Carabus glabratus*, *Calathus micropterus*); 3) в зрелых сообществах в обоих рядах абсолютным доминантом становится *C. micropterus*; 4) по сравнению с общими показателями для мезофауны, обилие группировки жуков (по почвенным пробам) снижается, а уловистость в напочвенном горизонте (по ловушкам) относительно возрастает.

В заключение подчеркнем, что динамика комплексов почвенных беспозвоночных и отдельных групп мезофауны соответствует изменениям почвенно-климатических условий среды в изученных сукцессионных рядах и коррелирует с снижением прогрева и увеличением влажности почвы, а также ростом запасов подстилки как среды обитания и кормового субстрата почвенных организмов.

Таблица 9.9. Относительное обилие видов Carabidae в биотопах соснового и сосново-елового сукцессионных рядов (в % от общего числа особей, собранных в каждом биотопе). Стрелка влево - ряд сосняков; стрелка вправо - сосново-еловый ряд. Обозначения биотопов - в табл. 9.4.

Relative abundance of Carabidae species in biotops of pine and pine-spruce series (% from sum of individuals, which collected in every biotope). Directions to the left - pine forest series; directions to the right - pine-spruce forest series. The biotope markers - see table 9.4

Виды	Биотопы				
	← C143	C73	C24	EC115	E143 →
<i>Cicindela silvatica</i>	-	-	19,7	-	-
<i>Miscodera arctica</i>	-	-	18,4	-	-
<i>Synuchus nivalis</i>	-	8,7	17,1	-	-
<i>Notiophilus (hypocrita + aquaticus + palustris)</i>	5,1	-	26,3	8,3	-
<i>Trechus secalis</i>	-	17,4	3,9	-	-
<i>Amara sp.</i>	-	2,2	-	-	-
<i>Cychrus caraboides</i>	1,7	-	2,6	8,3	5,0
<i>Carabus glabratus</i>	32,2	10,9	6,6	33,3	-
<i>Calathus micropterus</i>	61,0	60,9	5,3	50,0	95,0
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	-	-	-	-	+
Разнообразие по Шеннону	1,3	1,7	2,7	1,6	0,3

9.7. Заключение

Датировка пожаров по пожарным подсушинам в разных частях Костомукшского заповедника показала, что часть пожаров охватывала обширные площади и по времени совпадала с засушливыми периодами и периодами повышенной горимости, отмеченными для лесов Севера (Вакуров, 1975). К ним относятся пожары 40-х и 80-х годов XVII века, 10-х, 60-х, 90-х годов XVIII века, начала XIX века, 20-х, 40-х, 70-х годов XIX века и 20-х

годов текущего столетия. Причинами возникновения пожаров, по-видимому, были не только климатические, но и антропогенные факторы (брошенные кострища, палы).

Растительный покров заповедника "Костомукшский" в настоящее время представляет собой сукцессионную мозаику лесных сообществ, находящихся на разных стадиях послепожарного восстановления. Пирогенный фактор на протяжении многих столетий (а по данным А.Н.Громцева (1993) и тысячелетий) определял структуру и динамику лесных экосистем, способствовал формированию специфических фауно- и орнитокомплексов. Проведенные исследования приводят к выводу о том, что пожары играют ведущую роль в поддержании популяций сосны обыкновенной (согласно циклической эрозивно-пирогенной теории естественного возобновления сосны С.Н.Санникова (1983)) и комплекса связанных с ней видов светлохвойных лесов. Именно пожары определили абсолютное преобладание сосновых лесов в лесном покрове заповедника и прилегающих к заповеднику территорий. При полном отсутствии пожаров в прошлом могло бы произойти сильное уменьшение доли сосновых лесов на территории заповедника "Костомукшский".

Существенное влияние на пожарную динамику оказывают положение в рельефе и гидрологический режим. Сообщества верхних частей склонов являются наиболее пожароопасными и могут повреждаться пожарами 2-3 раза за столетие. Переувлажненные сообщества, приуроченные к нижним частям склонов, а также межгрядовые понижения пересыхают лишь в наиболее засушливые годы; вероятность возникновения пожаров очень низка (не чаще 1 раза в 200-300 лет). Увеличение частоты пожаров приводит к преобразованию ельников в монодоминантные сосняки паркового типа. При этом из состава сообществ практически полностью исчезает синузия трав и существенно увеличивается проективное покрытие синузий кустарничков, мхов и лишайников. Одновременно происходит уменьшение плотности и разнообразия населения птиц и беспозвоночных животных.

В лесных ландшафтах заповедника "Костомукшский" на верхних и средних частях склонов выделяется магистральный путь послепожарного развития растительности - от вересково-лишайниковых пустошей к ценозам климаксового типа. Климаксовые сообщества представлены зональным типом растительности - словыми лесами. В их структуре четко выражены синузии деревьев, кустарников, кустарничков, трав и мхов. Древесная синузия климаксовых лесов на водоразделах характеризуется многовидовым составом. В ее состав входят разновозрастные популяции ели, осины, ивы козьей, березы пушистой и березы бородавчатой.

В сукцессионных преобразованиях отмечена общая закономерность: на первых этапах развития ведущая роль в организации сообществ принадлежит экотопу, на последующих эта функция постепенно переходит к популяционной жизни дерева-эдификатора, которая определяет изменения не только в синузиях автотрофов, но и в среде гетеротрофов.

Скорость и направление послепожарных сукцессий определяется возможностями заноса и приживания диаспор ели и других позднесукцессивных видов. Для первого варианта смен характерно отсутствие или недостаточный занос семян ели, возникающий в результате частого повреждения лесов пожарами и элиминации ели на обширных площадях. В этом случае восстановление климаксовых лесов может длительно задерживаться на стадии разновозрастных сосняков, представляющих собой диаспорический субклимакс, либо проходить через стадию разновозрастных елово-сосновых лесов.

Для второго варианта смен, протекающих в непосредственной близости от сохранившихся участков еловых лесов, характерно постепенное возрастание участия ели и комплекса связанных с ней видов и формирование на заключительных стадиях сукцессии разновозрастных ельников климаксового типа. В этом случае развитие сообществ можно разделить на 2 периода. Первый период отличается господством в сообществах сосны обыкновенной. Эти ценозы лишены собственных источников семян ели и других позднесукцессивных видов. Инвазионные популяции ели и других позднесукцессивных видов формируются за счет притока диаспор с окружающих территорий (долин ручьев и рек), которые являются убежищами этих видов во время пожаров. Длительность первого периода для сообществ верхних и средних частей гряд может составлять до 150-170 лет. Начало второго периода характеризуется появлением в сообществах собственных источников семян ели и других позднесукцессивных видов. В сообществах верхних и средних частей гряд восстановление полноценной гене-

ративной фракции ели при условии заноса семян происходит через 170-200 лет после пожара. На заключительных этапах сукцессионного развития сообществ изменяются свстовые и экотопические условия, что приводит к прекращению возобновления сосны. В результате сосна постепенно уменьшает свое участие и полностью выпадает из состава древостоев. В связи с высокой продолжительностью жизни сосны в условиях севера полное исчезновение этой древесной породы из состава древостоев может произойти лишь через 400 - 500 лет после пожарного нарушения.

Resume

Peculiarities of distribution of vegetation and soil mesofauna of Kostomukshsky nature reserve (Kareliya) are revealed in connection with fire infringements of different remotenes and location in relief on the basis of complex researches on 4-th stationary sample areas by the sizes from 11 up to 18 hectar in 1992-1993 years.

Dating fires for the last 400 years on the basis of dendrochronological research of fire wounds of 80 pine trees is spent on the sample areas. The schems of distribution and the repeatability of fires are made in scale 1:1000 and in scale 1:10000.

116 geobotanical descriptions is carried out on a technique the J.Braun-Blanke in limits of the stationary sample areas on plots 100 m². On each stationary sample area is spent mapping of vegetation, the analysis of ontogenic structure population of trees species in limits of fire areas of different age.

All forest communities of Kostomukshsky nature reserve concern to a class coniferous boreal forests *Vaccinio-Piceetea Br.-Bl. in Br.-Bl., Sissingh et Vlieger 1939*. Pine and the pine-spruce forests order *Cladonio-Vaccinietalia*, where enter and bog pine forests, prevail in the reserve. Wet valley spruce forests, sphagnum spruce & spruce-pine forests concern to order *Vaccinio-Piceetalia*. Syntaxonomy of forests of Kostomukshsky reserve is resulted below in table.

Order	Alliance	Suballiance	Association	Subassociation
<i>Cladonio-Vaccinietalia</i> K.-Lund 1967	<i>Phyllodoco-Vaccinion</i> Nord. 1936	<i>Cladonio-Pincnion</i> K.-Lund 1981	<i>Cladonio-Pinetum</i> (Caj. 1921) K.-Lund 1967	<i>typicum</i> K.-Lund 1967
		<i>Iedo-Pinenion</i> K.-Lund 1981	<i>Oxycocco quadripetali-Pinetum</i> K.-Lund 1981	<i>vaccinietosum myrtilli</i> subass. nov. <i>polytrichietosum communis</i> subass. nov.
	<i>Dicrano-Pinion</i> Libbert 1933		<i>Vaccinio-Pinetum boreale</i> Caj. 1921	
<i>Vaccinio-Piceetalia Br.-Bl.</i> 1939 em K.-Lund 1967	<i>Vaccinio-Piceion</i> Br.-Bl., Sissingh et Vlieger 1939	<i>Sphagno-Piceenion</i> K.-Lund 1981	<i>Rubo chamaemori-Piceetum</i> K.-Lund 1962	<i>vaccinietosum</i> subass. nov.
			<i>Carici loliacae-Piceetum</i> ass. nov.	

Essential influence to fire dynamics of communities render a location in relief and hydrologic regime. The forests of the top parts of slopes are the most subject to fires, they are damaged by fires 2-3 times in century. Moist communities, located in the bottom parts of slopes, and also depressions between ridge dry up only in the most droughty years; probability of fires occurrence in them is very low (not more often 1 time in 200-300 years). Increase of frequency of fires results in transformation spruce forests in monodominant parkland pine forests. Thus from structure of communities practically completely disappears herb sinusium and essentially is increased projective cover degree of sinusiums of small shrubs, mosses and lichens.

The direction postfire successions is determined by opportunities of seeds drift and seedling surviving of a spruce and other climax species. Of the first variant of changes absence or insufficient drift of spruce seeds, arising in result of frequent damage of woods by fires and elimination of spruce population on the extensive areas is characteristic. In this case finishing successions stage are uneven age subclimax pine forests. Of the second variant of changes, proceeding in

direct affinity from kept sites of spruce forests, gradual increase of participation of a spruce and complex of species connected with it and formation at final succession stages uneven age climax spruce forests is characteristic.

The collection of soil mesofauna is spent by two methods (standard soil samples 25x25 centimeters and soil snares), adding each other and allowing the most full to reveal a complex of soil invertebrate in researched biotope. Is selected total 347 soil samples, is fulfilled 2957 snares-days. Volume of an assembled material - 5085 copies of soil invertebrate.

Change of the soil invertebrate population and separate groups of mesofauna are investigated in successional series. The change of a group variety of soil mesofauna is connected to transformation of soil and climatic conditions of environment in a course of postfire successions (decrease temperature of ground, increase of soil humidity, growth of litter stocks).

The research result in a conclusion that the fires play a conducting role in maintenance of pine populations and connected with it biota species complex of light coniferous forests. At complete absence of fires in current of long-duration time there was the strong reduction of pine forests square in Kostomukshsky nature reserve.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Среди природоохранных и экологических проблем современности сохранение биоразнообразия занимает одно из ведущих мест. В практическом решении этой проблемы важное значение приобретает система особо охраняемых природных территорий, являющаяся наиболее эффективной территориальной формой охраны природы и сохранения биоразнообразия, прежде всего, на региональном уровне.

В этой системе природные заповедники по своему природоохранному статусу и ведущимся в них долгосрочным научным исследованиям занимают приоритетное положение. В заповедниках инвентаризация флоры и фауны, растительных сообществ, почв и т. д. изучение динамики популяций редких, фоновых, хозяйственно ценных видов являются традиционными направлениями научных исследований. Во многих заповедниках проведена многокомпонентная инвентаризация экосистем, имеются многолетние ряды данных по динамике численности и другим популяционным характеристикам отдельных видов.

При анализе этих материалов с позиций сохранения естественного биоразнообразия и его изменения, оценки роли и значения заповедников в поддержании биологического разнообразия в том или ином регионе, изучение сукцессионной динамики экосистем в заповедниках приобретает особую актуальность.

На примере восьми лесных заповедников, отличающихся как зональным положением, так и различной историей природопользования, характером и степенью антропогенного воздействия на природные системы, рассмотрены общие методологические подходы и предложены методы анализа сукцессионных процессов. Изложенный фактический материал с позиций концепций мозаичности и иерархичности природных систем позволяет подойти к анализу многообразия форм динамики и сукцессионных процессов лесных экосистем, их механизмов, направленности и скорости с достаточной полнотой, а также решить ряд прикладных задач.

Естественно, что в книге рассмотрены далеко не все компоненты лесных экосистем. Поэтому приведенные выводы и некоторые рекомендации следует рассматривать как предварительные, требующие дальнейшего изучения, а в некоторых случаях и экспериментальной проверки.

Совершенно очевидно, что изучение сложных и многообразных процессов динамики лесных экосистем требует многолетних, регулярных и комплексных исследований и должны быть продолжены.

Вместе с тем, полученные результаты исследований уже сейчас позволяют внести определенные коррективы в планирование деятельности заповедников, направленные на поддержание устойчивого развития природных комплексов и сохранение биоразнообразия. Так, на основе проведенных исследований можно структурировать территории заповедников и обосновать их минимальную площадь, оптимизировать функционирование охранных зон.

Мы надеемся, что публикация этой книги окажется весьма полезной и поможет в постановке и расширении исследований сукцессионной динамики лесной растительности и в других заповедниках.

ЛИТЕРАТУРА

- Абражко В.И. Водный стресс в сообществах еловых лесов центральной части Русской равнины // Ботан. журн. 1988. Т. 73. № 4. С. 563-573.
- Аверинцев С. Rhizopoda пресных вод. Вып.1,2. С.-Петербург, 1906. 352 с.
- Аветов Н.А., Балабко П.Н. Типология пойм. Развитие взглядов и современное состояние проблемы // Почвоведение. 1994. N 9. С. 22-27.
- Александрова В.Д. Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л.: Наука. 1969. 275 с.
- Александровский А.Л. Эволюция почв Восточноевропейской равнины в голоцене. М.: Наука. 1983. 150 с.
- Алексеев Л. В. "Оковский лес" Повести временных лет // Культура средневековой Руси. - Л., 1974.
- Алексеева Л.И. Терофауна раннего антропогена Восточной Европы. М.: Наука. 1977. 215 с.
- Алехин В.В. Растительность СССР в основных зонах. // Вальтер Г., Алехин В.В. Основы ботанической географии. М.-Л. 1936. С. 306-680.
- Алисов Б.П. Климат СССР. М.: Высшая школа, 1969. 104 с.
- Андриенко Т.Л. Класс Vaccinio-Piceetea. Сосновые леса Украинского Полесья. // Классификация растительности СССР. Под ред. Б.М. Миркина. М.: Изд-во МГУ, 1986. С. 112-120.
- Андриенко Т.Л., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Растительный мир Украинского Полесья в аспекте его охраны. Киев: Наук. думка. 1983. 217 с.
- Анненская Г.Н., Жучкова В.К., Коваленко В.Г. и др. Морфологическое изучение географических ландшафтов // Ландшафтоведение. М.: АН СССР. 1963. С. 5-28.
- Арнольд Ф.К. Хозяйство в Русских лесах. СПб. 1880. 290 с.
- Археологическая карта России. Брянская область. Москва. 1993. 301 с.
- Архипова Н.П., Горчаковский П.Л. Охрана растительного мира Свердловской области // Продуктивность и рациональное использование растительности Урала. Свердловск. 1980.
- Баладин С.В. Антропогенные изменения флоры горных лугов заповедника "Басеги" // Институт экологии растений и животных (Екатеринбург). Ботанические исследования на Урале: информационные материалы. Свердловск, 1988.
- Банников М.В. Гидрологический режим и диагностика легких почв полесий в зоне распространения неминерализованных грунтовых вод (на примере Рязанской Мещеры). Автореф. канд. биол. наук. М. 1995. 22 с.
- Баранова О.Ю. Антропогенные изменения дерново-подзолистых почв и их эволюция при лесовозобновлении // Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. М., 1987. 23 С.
- Баранова О.Ю., Номеров Г.Б. Изменение морфологических свойств дерново-подзолистых почв при восстановлении лесов на пашнях // Тезисы Докладов VII Делегатского съезда Всесоюзного общества почвоведов. Ташкент, 1985. Т. 1. С. 147.
- Баранова О.Ю., Тощева Г.П.. Некоторые диагностические признаки антропогенно нарушенных лесных почв (вырубки, пашни) // Тезисы докладов Всесоюзного совещания по ландшафтной индикации для рационального использования природных ресурсов. М., Наука, 1986. С. 78-79.
- Белоусова И.А., Данилов П.И., Зимин В.Б. и др. Костомукшский заповедник // Заповедники СССР. Заповедники европейской части РСФСР. Ч. 1. М.: Мысль. 1988. С. 90-100.
- Бобылева Н.А. Позднеголоценовая динамика растительности Центрально-Лесного заповедника по материалам спорово-пыльцевого анализа торфяника "Старосельский мох". Дипл. работа, Москва, МГУ, 1993. – 36 с.

- Богдановская-Гиснэф И.Д. Растительный покров верховых болот Русской Прибалтики // Тр. Петергоф. естеств.-науч. ин-та. 1928. Вып. 5. С. 265-377.
- Борисенков Е. П., Пасецкий В. М. Экстремальные природные явления в русских летописях XI - XVII вв. - Л., 1983.
- Боч М.С, Смагин А.В. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. С-Пб.: Гидрометеоиздат. 1993
- Брадис Е.М., Бачурина Г.Ф. Болота УРСР. Київ, 1969. 240 с.
- Булохов А.Д. Синтаксономия лесной растительности Южного Нечерноземья. 1. Порядок *Quercetalia pubescentis* Br.-Bl. 1931. М. ДЭП ВИНТИ. N 1099-B91. 1991а. 48 с.
- Булохов А.Д. Синтаксономия лесной растительности Южного Нечерноземья. 5. Порядок *Cladonio-Vaccinietalia* K.-Lund 1967. М., ДЭП ВИНТИ. N 1103-B91. 1991б. 37 с.
- Булохов А.Д. Синтаксономия растительности лесных болот и пойменных ивняков Южного Нечерноземья. 7. Классы *Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tx. 1943, *Vaccinietea uluginosi* Tx. 1955, *Salicetea purpureae* Moog 1958. М., ДЭП ВИНТИ, N 1105-B91, 1991в. 33 с.
- Вакуров А.Д. Лесные пожары на севере. М.: Наука. 1975. 100 с.
- Вальтер Г. Растительность земного шара. Т.1. Леса умеренной зоны. Сокр. Пер. с нем. Под ред. Т.А.Работнова. 1974. 423 с.
- Васенев И.И., Таргульян В.О. Ветровал и тасжное почвообразование. Режимы, процессы, морфогенез почвенных сукцессий. М.:Наука, 1995. 247 с.
- Васильевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии М.: Наука. 1983. 248 с.
- Вахрамеева М.Г. Клен остролистный // Биологическая флора Московской области. Вып.1. М.: МГУ. 1974. С. 106-119.
- Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В. Печеночница багородная // Биологическая флора Московской области. Вып.4, 1978. С.71-78.
- Вахрамеева М.Г., Малева Н.В. Майник двулистный // Биологическая флора Московской области. Вып.8, 1990. С.91-101.
- Верещагин Н.К. Почему вымерли мамонты? Л.: Наука. 1979. 196 с.
- Видина А.А. Методические вопросы полевого крупномасштабного ландшафтного картографирования // Ландшафтоведение. М.: АН СССР. 1963. С. 102-127.
- Владышевский Д.В. Кормодобывающая деятельность лесных птиц и зверей и ее биогеоценологическое значение: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М.,1980. 38 с.
- Военно-статистическое описание Орловской губернии, составленное в 1852г. ЦГВИА. ф.ВУА. е.х. 18909.
- Воробьев Г.Т. Почвы Брянской области. Брянск. 1993. 160 с.
- Воробьев Д.В. Типы лесов европейской части СССР. Киев.: АН УССР. 1953. 450 с.
- Воронцова Л.И., Гатцук Л.Е., Чистякова А.А. Выделение трех уровней жизненного состояния в онтогенезе особей и применение этого подхода для характеристики ценопопуляций // Подходы к изучению ценопопуляций и консорций. М.: МГУ им. В.И.Ленина. 1987. С. 116-119.
- Воропанов П.В. Ельники Севера. М.-Л.: Гослесбумиздат. 1950. 180 с.
- Восточноевропейские широколиственные леса (ред. О.В. Смирнова) М.: Наука. 1994. 364 с.
- Гедымин А. В. Опыт использования материалов Генерального межевания в географических исследованиях. // Вопросы географии. Сб. 50, -М., 1960.

Гедых В.Б. Коэффициенты формы листовой пластинки некоторых Брусничных // Лесохозяйственная наука и практика. - Вып.23. - 1973. - С.72-73

Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А., Алексеев Д.А. Раковинные амебы (Testacida, Protozoa) в почвах // Генезис и экология почв Центрально-Лесного государственного заповедника. М.:Наука,1979. С. 197 – 229.

Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А., Алексеев Д.А. Почвенные раковинные амебы и методы их изучения. М.:МГУ, 1985. 78 с.

Генеральные уездные планы Трубчевского уезда Орловской губернии - РГАДА. ф.1356. е.х.3906. е.х. 6973. е.х. 6974.

Герберштейн С. Записки о московитских делах. -СПб, 1908.

Гиляров М.С. 1955. Почвенные раковинные амебы (Testacea) и их использование при изучении болотных почв.//Почвоведение, 1955, N10, с.61-65.

Гиляров М.С. Учет крупных почвенных беспозвоночных (мезофауны) // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука. 1975. С. 12-29.

Глушков Н.Н., Долбилин И.П., Венгеров В.И., Тишалева Ф.С. Леса Урала. Свердловск. 1948. 241 с.

Гольева А.А. Опыт применения фитолитного анализа в почвоведении // Почвоведение. 1995. N 12.

Гомилевский В. Сельскохозяйственные пользования в лесах. СПб. 1897. 64 с.

Горчаковский П.Л. Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала. Свердловск. 1968. 207 с.

Горчаковский П.Л., Шнятов С.Г. Физиономическая и экологическая дифференциация верхней границы леса на Северном Урале // Зап. Свердловского отд. Всесоюзного ботанического общества. 1970. вып. 5. с. 14-34.

Горчаковский П.Л., Шурова Е.А. Редкие и исчезающие растения Урала и Предуралья. М.: Наука. 1982. 208 с.

Готье Ю. В. Замосковский край в 17 в. -М., 1906.

Готье Ю.В. Замосковский край в XVII веке. Опыт исследования по истории экономического быта Московской Руси. М.: Соцэкгиз. 1937. 410 с.

Гроздов Б.В. Типы леса Брянской, Смоленской и Калужской областей. Брянск. 1950. 54 с.

Громцев А.Н. Пожарный режим в спонтанных лесах ландшафтов северо-запада тайги // Экология. 1993. N 3. С. 22-26.

Грызлова О.В., Вахрамеева М.Г. Седмичник европейский // Биологическая флора Московской области. Вып.8, 1990. С.198-209.

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. М.: Прометей. 1989. 106 с.

Динесман Л.Г. Изучение истории биогеоценозов по нормам животных. М.: Наука. 1968.

Дорофеев П.И. Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области // Материалы по истории флоры и растительности СССР, М.-Л.: АН СССР. 1963. вып. IV. с. 5-180.

Древняя Российская Гидрография, содержащая описание Московского государства рек, протоков, озер, кладезей и какие на них города и урочища и на каких оных расстояниях. Изд. Н. Новиков. -СПб, 1773.

Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.:Наука",1984,174 с.

Дыренков С.А., Чертов О.Г., Кобак Э.О. и др. Структура и динамика ненарушенных древостоев средне - и южнотаежных ельников // Леса Урала и хозяйство в них (Уральская ЛОС ВНИИЛМ) Свердловск. 1970. вып. 5. с. 71-74.

Евстигнцев О.И. Особенности развития широколиственных деревьев под пологом леса при различной освещенности // Бот. журн. 1988. Т. 73. N 12. С. 1730-1736.

- Евстигнеев О.И. Отношение лиственных деревьев к свету // Биол. науки. 1991. N 8. С. 20-29.
- Евстигнеев О.И. Популяционная организация лесных биоценозов в долинах малых рек // Проблемы сохранения разнообразия природы степных и лесостепных регионов (Материалы Российско-Украинской научной конференции, посвященной 60-летию Центрально-Черноземного заповедника, пос. Заповедный, Курская область, 22-27 мая 1995 г.). Москва, 1995. С. 116-118.
- Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Бакалына Л.В. Популяционная организация грабовых лесов Каневского заповедника // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 1992. Т. 97. вып. 2. С. 81-89.
- Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. (ред. Сулей М.) М.: Мир. 1989. 224 с.
- Заповедники европейской части РСФСР. ч.II. М.: Мысль. 1989. 303 с.
- Заугольнова Л.Б. Ясень обыкновенный // Биологическая флора Московской области. Вып.1. М.: МГУ. 1974. С. 142-159.
- Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Попадюк Р.В., Смирнова О.В. Критическое состояние ценопопуляций растений // Проблемы устойчивости биологических систем. 1992. М.: Наука. С.51-59.
- Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Комаров А.С. и др. Информационно-аналитическая система для оценки сукцессионного состояния лесных сообществ. Препринт. Пушкино. 1995. 51 с.
- Земельная реформа в России. 1996
- Зозулин Г.М. Анализ лесной растительности степной части бассейна р. Дона в пределах Ростовской и Волгоградской областей. Рукопись дисс....д-ра биол.наук. Л. 1970. 287 с.
- Зубарева Р.С. Влияние современных способов очистки лесосек на лесовосстановление вырубок в темнохвойных лесах Среднего Урала // Материалы производственно-технической конференции по улучшению, использованию и восстановлению лесов Прикамья. Пермь. УФАИ СССР. 1960. с. 44-45.
- Зубарева Р.С., Тернов Н.И. Сабарский заповедный участок темнохвойно-широколиственных лесов // Охрана природы на Урале. 1967. Вып. 6. С. 77-87.
- Ибрагимов А.К., Полуяхтов К.К. Динамика лесной растительности и методы ее изучения. Учебн. пособие. Горький, 1982. 82 с.
- Игошина К.Н. Растительность Среднего Урала // Сов. ботаника. 1944. N 6. с. 73-77.
- Изучение и характеристика геолого-геоморфологического строения и почвенное картирование с характеристикой на ключах лесной энтомофауны и почвенной мезофауны как основы для выделения природно-территориальных комплексов заповедника "Брянский Лес". Брянский технологический институт, кафедра лесных культур и почвоведения. Рукопись. Брянск. 1990. 226 с.
- Ипатов В.С. Отражение динамики растительного покрова в синтаксономических единицах // Бот.журн. 1990. Т. 75. N 10. С. 1380-1388.
- Исаков Ю.А., Казанская Н.С., Тишков А.А. Зональные закономерности динамики экосистем. М.: Наука. 1986. 150 с.
- Исаченко А.Г. Методы прикладных ландшафтных исследований. Л.: Наука. 1980. 220 с.
- Исаченко А.Г. Прикладное ландшафтоведение. Л.: ЛГУ. 1976. 153 с.
- Исаченко Т.И. Южнотаежные леса // Растительность Европейской части СССР. Л.:Наука,1980. С.93-96
- Историко-статистическое описание Тверской губернии. т. 1 - 2., -Тверь, 1879 - 1880.
- Казмиров Н.И. Ельники Карелии// Л.: Наука. 1971. 140 с.
- Каляев А.И. Смена пород и естественное возобновление леса в условиях заповедания. Рукопись отчета. 1967-1969. Библиотека Приокско-террасного заповедника. 316 с.

- Карпачевский Л.О. Заболачивание и эволюция почв. М.: Наука, 1983. 296 с.
- Карпачевский Л.О. Лес и лесные почвы. М.: Лесная пром-ть. 1981. 264 с.
- Карпачевский Л.О., Носова Л.М., Лозинов Л.Г. Влияние сосны на суглинистую дерново-подзолистую почву // Динамика естественных и искусственных лесных биогеоценозов Полмосковья. М.: Наука. 1987. С.34-51.
- Карпачевский Л.О., Строганова М.Н. Почвы Центральнолесного заповедника и их экологическая оценка // Динамика, структура почв и современные почвенные процессы. Сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1987. С. 10-29.
- Карпачевский Л.О., Строганова М.Н., Баранова О.А., Гоцева Г.П., Щеголькова Н.М. Эволюция почвенного покрова при лесовосстановлении // Успехи почвоведения (советские почвоведы к XIII Международному конгрессу почвоведов). М.: Наука, 1986. С. 135-142.
- Карписонова Р.А. Дубравы лесопарковой зоны Москвы. М.: Наука. 1967. 104 с.
- Карпов В.Г., Пугачевский А.В., Трескин П.П. Возрастная структура популяции и динамика численности ели // Факторы регуляции экосистем южной тайги. Л.:Наука. 1983. С 35-62.
- Карпов В.Г., Шапошников Е.С. Еловые леса территории // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. М.: Наука. 1983. С. 7-34.
- Классификация и диагностика почв СССР. М.: Колос, 1977. 242с.
- Классификация растительности СССР. (ред. Б.М. Миркин). М.: МГУ. 1986. С. 121-133
- Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев: Наук. думка. 1990. 352 с.
- Колесников Б.П. Леса Пермской области // Леса СССР, т. 4. М.: Лесн. пр-сть. 1969. с. 5-63.
- Количественные методы в почвенной зоологии. Под ред. М.С. Плярова. Б.Р.Стригановой. М.:Наука. 1987. 288 с.
- Комарицкий Н.А., Томин М.П., Красильников Н.А. Определитель низших растений. Лишайники, бактерии и актиномицеты. Том 5 (ред. Л.И. Курсанов) М.: Высшая школа. 1960. 296 с.
- Комаров А.С., Ханина Л.Г., Зубкова Е.В. и др. О компьютерной реализации наиболее трудоемких методов обработки геоботанических описаний // Биологические науки. 1991. N 8. С. 45-51.
- Комин Г.Е. К вопросу о типах возрастной структуры насаждений. Лесной журнал. 1963, № 3. С. 16-18.
- Комин Г.Е. Смены поколений в разновозрастных лесах и возможности их прогноза // Лесоведение. 1982. № 4. С.49-55.
- Комин Г.Е., Семечкин И.В. Возрастная структура насаждений и принципы ее типизации// Лесоведение. 1970, № 2. С. 49-55.
- Корнблом Э.А. Основные уровни морфологической организации почвенной массы // Почвоведение. 1975. N 9. С. 36-48.
- Корнблом Э.А., Любимова И.Н., Гурсина Т.В. Мозаичные почвенные профили и способы их описания // Почвоведение. 1972. N 8.
- Коротаев А.А. Влияние плотности почвы на рост корневых систем саженцев древесных пород // Лесоведение. 1992. N 4. С. 74-78.
- Коротков В.Н. Демутационные процессы в островных лесных массивах (на примере ГИЗЛ "Горки Ленинские" и Каневского заповедника). Дисс. на соиск. уч. степ. к.б.н. М. 1992. 290 с.
- Коротков В.Н. Новая парадигма в лесной экологии // Биологические науки. 1991. № 8. С. 7-20.
- Коротков К.О. Леса Валдая. М.: Наука. 1991. 160 с.

- Коротков К.О., Морозова О.В. Класс *Quercus-Fagetum*. Леса Валдайского лесничества. // Классификация растительности СССР. Пред. Б.М. Миркина. М.: Изд-во МГУ, 1986. С. 121-133.
- Коротков К.О., Морозова О.В. Некоторые лесные сообщества союза *Carpinion betuli* в Подмосковье. Ден. рукопись. ВИНТИ, 04.05.88, N 3395-B88. М. 1988. 33 с.
- Корочкина Л.Н. Состав лесной травянистой растительности в питании европейских зубров в заповеднике "Беловежская пушча" // Беловежская пушча. Минск. 1971. N 4. с.121-126.
- Корчагин А.А. Влияние пожаров на лесную растительность и восстановление ее после пожара на европейском Севере // Геоботаника. Вып. 9. М.-Л.: АН СССР. 1954. С. 75-149.
- Корчагин А.А. К вопросу о типах леса по исследованиям в Тотемском уезде Вологодской губернии // Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. М.: Новая деревня. 1929.
- Котюков А.Е. Опыт восстановления дуба в лесах Подмосковья. М.: МСХ РСФСР. 1961. 34 с.
- Кочин Г. Е. Сельское хозяйство на Руси конца XIII - начала XVI века. -М., 1965.
- Кошечев А.Л. Заболочивание вырубок и меры борьбы с ним. М.: АН СССР, 1955. 167 с.
- Кошечев А.Л., Лавров И.А. Опыт восстановления леса на заболоченных лесосеках. М.-Л., 1953. 28 с.
- Кренке Н.А. Археологическая карта заповедника "Горки Ленинские" // Сохранение и восстановление природно-культурных комплексов Подмосковья. М.: Улисс. 1995. С. 90-121.
- Кузнецов О.Л. Растительность и продуктивность болот Карелии. Эколого-флористическая классификация сфагновых сообществ болот // Методы исследований болотных экосистем тажной зоны. Л.: Наука. 1991. С. 4-24.
- Кулешова Л.В., Коротков В.Н., Потапова Н.А., Евстигнев О.И., Козленко А.Б., Русанова О.М. Комплексный анализ послепожарных сукцессий в лесах Костомукшского заповедника (КАРЕЛИЯ) // Бюл. МОИП. Отд биол. 1996. Т. 101. Вып. 4. С. 3-15.
- Кулешова Л.В., Потапова Н.А., Яновичкая Т.П. Послепожарные сукцессии в биосферных заповедниках: оценка их хода и последствий // Охраняемые природные территории Советского Союза, их задачи и некоторые итоги исследований. I международный конгресс по биосферным заповедникам. М. 1983. С. 231-248.
- Кулешова Л.В., Потапова Н.А., Яновичкая Т.П. Рекомендации по организации стационаров для комплексного изучения лесных сообществ в заповедниках // Методические рекомендации по размещению, территориальной организации и оформлению документации стационаров в государственных заповедниках. М. 1987. С. 23-30.
- Куркин К.А. Системные исследования динамики лугов. М.: Наука. 1976. 284 с.
- Курнаев С.Ф. Основные типы леса средней части Русской равнины. М.: Наука. 1968. 354 с.
- Курнаев С.Ф. Теневые широколиственные леса Русской равнины и Урала. М.: Наука. 1980. 312 с.
- Кучинский П.А. Почвенный покров Центрально-Лесного заповедника // Труды ЦЛГЗ, М., 1937. Вып.2. С.21-86.
- Лавренко Е.М., Исаченко Т.Г. Зональное и провинциальное ботанико-географическое разделение европейской части СССР // Изв. ВГО. 1976. Т.108. Вып.6. С.469-483.
- Лавренко Н.Н., Сорокин А.С., Шапошников Е.С. Картометрическая оценка состояния водосборных экосистем Тверской области (по показателям растительного покрова) // Отчет "Проект системы особо охраняемых территорий Тверской области". Тверской областной комитет экологии. Рукопись. 1991.
- Лайвиньш М.Я. Черноольховые лесные сообщества (*Carici elongatae-Alnetum* Koch 1926) озерных островов Латвии. // Ботан. журн. 1985. Т. 70. N 9. С. 1199-1208.
- Ландшафтно-геохимические основы фонового мониторинга природной среды. М.: Наука, 1989. 264 с.
- Леонтьев А.М. Геоботанические районы Беломорско-Кулойской части Северного края. // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. 1937. Вып. 2. С. 81-222.

- Леса Южного Подмосквья. М.: Наука. 1985. 280 с.
- Лидов В.П. Геоорфологические особенности долины р. Оки на примере Приокско-террасного заповедника. Рукопись отчета. 1948. Библиотека Приокско-террасного заповедника. 146 с.
- Малышев Л.И. Флористические спектры Советского Союза // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972. С.17-40
- Малышев Л.И. Флористическое богатство СССР // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. Спб.: Наука. 1994. С. 34-87.
- Мамай И.И., Низовцев В.А., Пучкова Э.И. Современное состояние ландшафтов Московской области // Вестник МГУ. Сер. 5. 1987. N 6. С. 45-53.
- Манько Ю.М., Ворошилов В.П. Еловые леса Камчатки. М.: Наука, 1978. 256 с.
- Материалы к составлению статистического и топографического описания Орловской губернии - ЦГВИА, ф.ВУА, с.х. 18907.
- Материалы по истории Башкирской АССР. 1956
- Мелехов И.С. Рукоаодство по изучению типов концентрированных вырубок. М.:Наука. 1965. 180 с.
- Мельничук В.М. Определитель лиственных мхов средней полосы и юга европейской части СССР. Киев: Из-во "Наукова думка", 1970. 442 с.
- Методические указания для практикума по классификации растительности методом Браун-Бланке. Уфа. 1989. 36 с.
- Милов Л. В. Исследование об экономических примечаниях к Генеральному межеванию. - М., 1965. 312 с.
- Милюков П. Н. Очерки по истории русской культуры. т. 1, ч. 2. -М., 1993.
- Минаева Т.Ю. Опыт изучения лесных фитоценозов на постоянных пробных площадях в Центральнoлесном заповеднике // Опыт исследования растительных сообществ в заповедниках. Под ред. В.Г.Онищенко, Д.А.Петелина. М.: ЦНИЛ, 1988. С.130-146.
- Миняев Н.А. Умеренные восточно-европейские элементы флоры Северо-Запада европейской части СССР // Вестн.ЛГУ. 1965. Т.21. № 1 С.44-56.
- Миняев Н.А., Конечная Г.Ю. Флора Центральнo-Лесного государственного заповедника. Л.:Наука, 1976. 104 с.
- Миркин Б.М. О растительных континуумах // Журн. общей биол. 1990. т.51. N 3 С.316-326.
- Миркин Б.М. Современное состояние и тенденции развития классификации растительности методом Браун-Бланке // Итоги науки и техники. Ботаника. 1989. Т. 9. С. 3-126.
- Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М: Наука. 1985. 136 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии М.: "Наука", 1989. 221 с.
- Миронов Б.А. Антропогенные смены пород в лесах Урала // Институт экологии растений и животных (Екатеринбург). Ботанические исследования на Урале: информационные материалы. Свердловск. 1988, С. 70.
- Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Приложение: характерные уровни воды (погодичные данные) // Гос. ком. по гидрометеорологии и контролю природной среды. Л.: Гидрометеониздат. 1988. Т. 1. ч. 1. вып. 2. 51 с.
- Мурзая Э. М. Топонимика и география. М., 1995.
- Мурзаева М.К. Особенности микроклимата на лесосеках различных способов рубок // Леса Урала и хозяйство в них: Сб. научных трудов Уральской лесной опытной станции ВНИИЛМ. 1978 вып. 11. С. 73-77.

Нешатаев В.Ю. Некоторые ассоциации заболоченных сосняков Ленинградской области. // Ботан. журн. 1985. Т. 70. N 10. С. 1362-1373.

Нешатаев Ю.Н. Методы анализа геоботанических описаний. Л.: ЛГУ. 1987. 189 с.

Низовцев В.А. Ландшафтно-экологическая характеристика района ГИЗЛ "Горки Ленинские" // Сохранение и восстановление природно-культурных комплексов Подмосковья. М.: Улисс. 1995. С. 17-23.

Низовцев В.А., Мельник М.В., Лаукарт Л.В., Онищенко М.В., Фурманова Ю.Г., Кренке Н.А., Иванов А.А. История хозяйственного освоения лесных ландшафтов ГИЗЛ "Горки Ленинские" // Сохранение и восстановление природно-культурных комплексов Подмосковья. М.: Улисс. 1995. С. 37-43.

Нилов В.Н. Возобновление леса на вырубках еловых лесов южной тайги // Вопросы таежного лесоводства на Европейском Севере. М., 1967. С.185-197.

Ниценко А.А. Еловые леса Ленинградской области // Вестник ЛГУ. 1960. N 9. Вып. 2. С. 5-16.

Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969. Т. 54. N 7. С. 1002-1014.

Ниценко А.А. Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. Сущность, свойства и методы выявления. Л.: Наука, 1971. 184 с.

Новиков В.С. Род Ожика // Биологическая флора Московской области. Вып. 5. 1980. С.74-93

Носова Л.М., Гельцер Ю.Г., Холопова Л.Б., Раськова Н.В. и др. Влияние смены древесной породы на биологические свойства дерново-подзолистых почв // Биология почв Северной Европы. М.: Наука. 1988. С. 154-183.

Обыденников В.И., Кожухов Н.И. Типы вырубок и возобновление леса. М, 1977. 174 с.

Одум Ю. Основы экологии. М. Мир, 1975. 740 с.

Озерниковский Н. Я. Путешествие на озеро Селигер. - СПб., 1817.

Определитель лишайников СССР. Вып. 5. Л.: Наука. 1978. 305 с.

Определитель растений Мещеры. (ред. В.Н. Тихомиров) М.: МГУ. Часть 1. 1986. 240 с. Часть 2. 1987. 224 с.

Орлов А.Я., Кошельков С.П., Осипов В.В., Соколов А.А. Типы лесных биогеоценозов южной тайги. М.: Наука. 1974. 231 с.

Офман Г.Ю., Пономаренко С.В., Пономаренко Е.В. Реконструкция истории природопользования на Самарской Луке в эпоху раннего средневековья // Культура степей Европы 2-й половины I-го тысячелетия н.э. Самара. 1995. С. 8-35.

Павлов В.М. Анализ ведения прошлого хозяйства в лесах Среднего Урала и пути рационального использования лесных ресурсов. // Леса Урала и хозяйство в них (Урал. ЛОС ВНИИЛМ). 1970. вып.5. Свердловск. С. 27-31.

Парфенова Е.И., Ярилова Е.А. Руководство к микроморфологическим исследованиям в почвоведении. М.: Наука. 1977.

Петров В.В. Новая схема геоботанического районирования Московской области // Вестник МГУ. Сер. биол., почв. 1968. N 5. С. 44-50.

Петров В.П. Подсечное земледелие. Киев. 1968, 186 с.

Пидошничко И.Г. О ледниковом периоде. Киев.: АН УССР. 1954. вып. 3. 220 с.

Планы дач Генерального межевания Трубчевского уезда Орловской губернии - РГАДА, ф.1354, оп.323, ч.1.

Планы дач Специального межевания Трубчевского уезда Орловской губернии - РГАДА, ф.1354, оп.323, ч.2.

Погребняк П.С. Общее лесоводство. М.: Колос. 1968. 440 с.

Покровский В. И. Сборник статистических сведений по Тверской губернии. т. 12 Осташковский уезд. вып. 1. - Тверь., 1896.

Полевая геоботаника. Т.5. Под ред. Е.М.Лавренко, А.А.Корчагина. Л., 1976. 320 с.

Полынов Б.Б. Ландшафт и почвы // Природа. 1925. №1-3, С.74-88

Пономаренко Е.В., Пономаренко С.В., Офман Г.Ю. Анализ природной среды и природопользования в лесостепной зоне в средние века на примере городищ Пензенской области // Страницы истории Волгодонья. Пенза. 1995. С. 3-32.

Пономаренко Е.В., Пономаренко С.В., Офман Г.Ю. Почва как она есть // Природа. 1993, N 3. С. 16-26.

Пономаренко С.В., Пономаренко Е.В., Офман Г.Ю. Сравнительный анализ истории хозяйственного освоения территории и изменения структуры почвенного покрова // Сб. тез. докл. международного симпозиума "Структура почвенного покрова". М. 1993. С. 281-284.

Постников А. В. Развитие крупномасштабной картографии в России. -М., 1989.

Потапова Н.А. Население почвенных беспозвоночных в лесных сообществах Костомукшского заповедника // Организация форм охраны объектов природно-заповедного фонда. Сб. научн. трудов ВНИИприроды. М. 1989. С. 152-157.

Природное районирование и типы сельскохозяйственных земель Брянской области. Брянск: Приокское кн. изд-во. 1975. 610 с.

Прозоровский А.В. Изучение биоценологических взаимоотношений между травянистыми растениями мезофильного и ксерофильного типов // Сов. ботаника. 1940. N 5-6. С. 302-316.

Пугачевский А.В. Ценопопуляции ели: структура, динамика, факторы регуляции. Минск:Навука і тэхніка. 1992. 204 с.

Пучков П.В. Некомпенсированные вюрмские вымирания // Вестник зоологии 1991. N5. С. 45-53; 1992. N1. С. 58-66; N4. С.73-81; 1993. N1. С. 63-71; N4. 59-67.

Пушкова Л.Н. Москворецко-Окская равнина в процессе освоения ее человеком // Уч. зап. МОИИ. Вопросы природных ресурсов. 1968. Т. 207. Вып. 1. С. 58-80.

Пьявченко Н.И. "Нижняя ель" в торфяниках // Материалы по изучению лесорастительных условий на торфяно-болотных почвах лесной зоны и в тундре. М.: Тр. Ин-та леса, 1957.. Т.36. С.178-186.

Пьявченко Н.И. Изменение состава лесов на юге Валдайской возвышенности в голоцене // Докл. АН СССР, 1953. Т.90. № 6. С.1143-1146

Пьявченко Н.И. История лесов Центрально-Лесного заповедника в послеледниковое время. Труды Комис.по изучен. четвертичн. периода АН СССР, 1955. N 12. С.70-90.

Пьявченко Н.И. К познанию истории лесов Центрально-лесного заповедника // Комплексные биогеоценотические исследования в ЦЛЗ за 50 лет. Тез. докл. Научн. Конф. 27-29 июля 1982 г. М., 1982. С.8-9.

Пьявченко Н.И. Лесное болотоведение. М., 1963. 192 с.

Пьявченко Н.И. Условия заболачивания еловых лесов и гарей по наблюдениям в Великолукской и Вологодской областях. Труды Ин-та леса АН СССР, 1955. Вып.26. С.1-19.

Работнов Т.А. О ценологических популяциях видов растений, входящих в состав фитоценозов, сменяющих друг друга при сукцессиях // Ботан.журн. - 1995. - Т.80. - № 7. - С.67-72

Работнов Т.А. Типы серо-ольховых насаждений северо-западной части Московской области // Ботан. журн., 1939. № 1.

Работнов Т.А. Фитоценология. М.: МГУ. 1983. 296 с.

Раменская М.Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука. 1983. 216 с.

- Раменская М.Л. Определитель высших растений Карелии. Петрозаводск. 1960. 485 с.
- Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое изучение земель. М.: Сельхозгиз. 1938. 620 с.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз. 1956. 472 с.
- Рассказ о том, как у нас на Руси началось и шло земледелие. М. 1899. 126 с.
- Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 430 с.
- Растительность европейской части СССР. Л.: Наука. 1980. 431 с.
- Растительный покров СССР. Пояснительный текст к геоботанической карте СССР. М.-Л.: АН СССР, 1956. Ч. 1. 460 с. Ч. 2. 971 с.
- Рожков Н. Сельское хозяйство Московской Руси в XVI веке. Б.м., б.г. 512 с.
- Рудзский А. Краткий очерк истории лесоустройства. СПб. 1899. 151 с.
- Русанова О.М. Пространственная структура ландшафтов Костомукшского заповедника // Организация форм охраны объектов природно-заповедного фонда. Сб. научн. трудов ВНИИ природы. М. 1989. С. 91-102.
- Рысин Л.П. Ассоциация ельник кислично-щитовниковый (*Piceetum oxalidoso-dryopteridetosum*). // Сообщ. Лабор. лесовед. 1961. Вып. 5. С. 90-97.
- Рысин Л.П. Липа сердцевидная // Биологическая флора Московской области. Вып. 7. М.: МГУ. 1983. С. 128-152.
- Рысин Л.П., Рысина Г.П. Дуб обыкновенный // Биологическая флора Московской области. Вып. 8. М.: МГУ. 1990. С. 102-130.
- Рысин Л.П., Рысина Г.П. Морфоструктура подземных органов лесных травянистых растений. М., 1987. 207 с.
- Сашников С.Н. Циклически эрозивно-пирогенная теория естественного возобновления сосны обыкновенной // Экология. 1983. N 1. С. 10-20.
- Сашников С.Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. М.: Наука. 1992. 262 с.
- Сахаров М.И. Элементы лесных биоценозов // Докл. АН СССР. 1950. Т. 71. С. 557-560.
- Сборник статистических сведений по Орловской губернии. Том 3. Трубчевский уезд. Орел. 1887. 305 с.
- Спицин М.Г., Русанов А.В. Воздействие речного бобра на фитоценозы и почвы долин малых рек Ветлужско-Унженского полесья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. вып. 5. с. 30-40.
- Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. М.: Лесн. пр-сть. 1983. 192 с.
- Смирнов П.А. Флора Приокско-Террасного заповедника // Труды Приокско-Террасного заповедника. 1958. Вып. 2. 246 с.
- Смирнова З.Н. Лесные ассоциации северо-западной части Ленинградской области // Труды Петергофского естест. научн. ин-та. 1928. N 5. С. 119-259
- Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука. 1987. 206 с.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Попадюк Р.В. Популяционная концепция в биоценологии // Журн. общ. биол. 1993. Т. 54. N 4. С. 438-448.
- Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Чистякова А.А. Популяционные методы определения минимальной площади лесного ценоза // Ботан. журн. 1988. Т. 73. N 10. С. 1423-1434.

- Смирнова О.В., Горопова М.И. Зеленчук желтый // Биологическая флора Московской области. Вып.3. 1976. С.139-150
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В. Популяционные механизмы динамики лесных ценозов // Биол. науки. 1989. N 11. С.48-58.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В., Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Митрофанова М.В., Пономаренко Е.В. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР). Пушкино: ОИТИ НЦБИ АН СССР 1990. 92 с.
- Смолоногов Е.П. Материалы к характеристике микроклиматических условий на концентрированных вырубках // Тр. института биологии УФАН. 1966. вып. 16. с. 25-39
- Советов А. О системах земледелия. Сиб.: Типография товарищества "Общественная польза". 1867. 286 с.
- Соколов В.Е. Фауна мира. Млекопитающие. М.: Агропромиздат. 1990..
- Соколов Н.Н. Некоторые данные о рельефе и четвертичных отложениях Центрального лесного заповедника (по наблюдениям 1939 года). Рукопись. 1939. Архив ЦДБГЗ. 68 с.
- Соколов Н.Н. Рельеф и четвертичные отложения Центрального лесного заповедника. Уч.зап.ЛГУ, сер.геогр.наук, 1949, 6 С. 52-155.
- Соколов С.Я. Типы леса восточной части Быковско-Варнавинского учебно-опытного леспромхоза // Природа и хозяйство учебных леспромхозов Лесотехнической академии. 1931. вып. 2. С. 115-251.
- Соколов С.Я. Типы леса восточной части Быковско-Варнавинского учебно-опытного леспромхоза. // Природа и хозяйство учебных леспромхозов Лесотехнической академии, 1931, вып. 2. С. 115-251.
- Сороченков В.Ф. Геологическое строение территории Центрально-Лесного государственного заповедника // Труды ЦДБГЗ. Вып.2. Смоленск, 1937. С.13-19.
- Состояние лесов Орловской губернии // Лесной журнал. 1947. N 24. С.37-49.
- Сочава В.В. Введение в учение о геосистемах. Новосибирск: Наука. 1978. 319 с.
- Список и диагностические критерии высших единиц эколого-флористической классификации растительности СССР / Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР / Миркин Б.М., Соломец А.И., Ишбирдин А.Р., Алимбекова Л. М. - М., 1989. - 46 с.
- Стороженко В.Г., Бондарцева М.А., Соловьев В.А., Крутов В.И. Научные основы устойчивости лесов к древоразрушающим грибам. М., 1992. 221 с.
- Страздайте-Балаявичене Ю. Кадастр синтаксонов растительности Литвы. Вильнюс: Институт ботаники АН ЛитССР. 1988. 41 с.
- Строганова М.Н., Скрябина О.И., Шоба В.П. Структура почвенного покрова Центрально-лесного заповедника // Генезис и экология почв Центрально-лесного государственного заповедника. М.:Наука, 1979. С.54-86.
- Строганова М.Н., Таргульян В.О., Гончарук Н.Ю., Васенев И.И. Особенности почвообразования ветровальных комплексов в ельниках южной тайги // Вестн.Моск.ун-та, Сер.Почвоведение, 1985, №3, с.23-31
- Строганова М.Н., Тошева Г.П., Трошина М.Г. Влияние рубок на эволюцию подзолистых почв южной тайги // Тезисы докладов VII Делегатского съезда ВОИ. Ташкент, 1985. Т. 4. С. 90.
- Сукачев В.Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л., 1934.
- Сукачев В.Н. Избранные труды. Проблемы фитоценологии. Л.: Наука. 1975. Т. 3. 543 с.
- Сукачев В.Н. Руководство к исследованию типов лесов. М.;Л.: Госиздат, 1931. 327 с.
- Тарноградский Д.А. 1959. Микрофлора и микрофауна торфяников Кавказа.//Работы Северо-Кавказской гидробиологической станции. Орджоникидзе, т.VI, вып.3. 58 с.

Тертинов Н.И. Из истории лесоустройства горнозаводских лесных дач на Урале (XVIII-XIX в.в.) // Труды института экологии растений и животных (Екатеринбург). Вып. 77. Динамика и строение лесов на Урале. 1970. с. 161-173.

Толмачев А.И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.-Л.: Наука. 1954. 195 с.

Толмачев А.И. О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара // Вестн. Ленингр. Ун-та. Сер. Биол., 1970. Т.15. № 3. С.62-74.

Топачевский В.А. Фауна СССР. Млекопитающие. Ч.III вып. 3. Л.: Наука. 1969.

Тошева Г.П. Изменение почвенного покрова на вырубках ельников южной тайги // Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. М., 1988. 24 С.

Трофимов Т.Г. Материалы к флоре папоротникообразных и цветковых растений Центрального лесного заповедника. Архив ЦЛГЗ, Рукопись, 1940.

Трофимов Т.Г. Еловые леса района верховьев Волги и ЦЛЗ. Архив ЦЛГЗ, Рукопись, 1941.

Тюремнов С.Н. Торфяные месторождения и их разведка. М.-Л., 1949.

Удра И.Ф. Расселение и миграции древесных растений в умеренном поясе Евразии. Научн. докл. ... докт. биол. наук. М., 1990. 38 с.

Узянов А.А. Освоение Среднерусской возвышенности славянами в раннем Средневековье // Экологические проблемы в исследованиях средневекового населения Восточной Европы. М. 1993. с. 45-50.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 1980. 327 с.

Уланова Н.Г. Вейник наземный // Биологическая флора Московской области. Вып. 11. М., 1995. С.72-90.

Учватов В.П. Ландшафты Приокско-Террасного биосферного заповедника // Ландшафтно-геохимические основы мониторинга природной среды. М.: Наука. 1989. С. 103-117.

Фалалеев П. И. Лесное право. М.: Изд-во Сытина. 1912. 359 с.

Физико-географическое районирование Нечерноземного центра. М.: МГУ. 1963. 450 с.

Фридланд Почвы Приокско-террасного заповедника. Рукопись отчета. 1949. Библиотека Приокско-террасного заповедника. 180 с.

Цветков М.А. Изменение лесистости европейской России с конца XVII столетия по 1914 год. М.: АН СССР. 1957. 213 с.

Целищева Л.К., Строганова М.Н., Тошева Г.П. Диагностика процессов восстановления почв после вырубки леса // Тезисы конференции "Диагностика деградации и воспроизводства лесных почв". Тарту, 1987. С. 99-100.

Ценные объекты живой природы Московской области (охраняемые и нуждающиеся в охране). Пояснительный текст к карте. М.: ГУКГ. 1986. 56 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука. 1988. 184 с.

Цинзерлинг Ю.Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. Л. 1932. 376 с.

Цинзерлинг Ю.Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. Л., 1932. 376 с.

Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука. 1983. 215 с.

Чазов Б.А. Восточный (горный) лесной естественно-географический район Пермской области // Уч.зап. ПГУ. 1956. т. X. вып. 2. с. 261-271.

Чевсдаев А.А. Дуб, его свойства и значение. М.: Гослесбуиздат. 1963. 234 с.

- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. Санкт-Петербург: Мир и семья-95. 1995. 990 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука. 1981. 510 с.
- Черненко Т.В., Шорина Н.И. Кислица обыкновенная // Биологическая флора Московской области. Вып. 8. М., 1990. С. 154-171.
- Чесноков П.И. Дубовые леса Московской области и пути их восстановления: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М. 1954. 17 с.
- Чмыр А.Ф. Биологические основы восстановления еловых лесов южной тайги. Л.:Изд-во ЛГУ, 1977. 160 с.
- Шанцер Е.В. Аллювий равнинных рек умеренного пояса и его значение для познания закономерностей строения и формирования аллювиальных свит // Труды инст. геол. наук. 1951. В. 135. 276 с.
- Шапошников Е.С. Ассоциации еловых лесов Центрально-Лесного государственного заповедника. Дисс. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук. Л., 1988. 144 с.
- Шапошников Е.С., Коротков К.О., Минаева Т.Ю. К синтаксономии еловых лесов Центрально-лесного заповедника. Часть I. Неморальные и травяно-болотные ельники. М. ДЕП ВНИИГИ. N 4083-В388. 1988. 71 с.
- Шапошников Е.С., Ющенко Л.Н., Минаева Т.Ю. Изменения в сообществе ельника пушицево-осоково-сфагнового в результате прогрессирующего заболачивания // Болота охраняемых территорий. под ред. Боч М.С.:Тез.докл. XI семинара-экскурсии по болотоведению. - Ленинград. 1991. - С.73-77.
- Шахов А.А. Экологическая и фитоценотическая области солончакового фитоценоза // Бюл.МОИП. Отд.биол. 1945. Т.50. вып.3-4. С. 120-127.
- Шелгунов Н. История Русского лесного законодательства. СПб. 1857. 378 с.
- Шенников А.П. Природные факторы распределения растений в экспериментальном освещении // Журн. общ. биол. 1942. Т.3. N 5-6. С. 331-361.
- Шергольд О.Э., Тимофеев Г.П., Дыренков С.А. К изучению истории и результатов рубок главного пользования в елово-пихтовых древостоях Пермской области // Леса Урала и хозяйство в них: сб. научных трудов Уральской лесной опытной станции ВНИИЛМ. 1968. вып. 2. с. 84-86.
- Шергольд О.Э., Тимофеев Г.П., Дыренков С.А. Лесоводственные результаты различных рубок, применявшихся в прошлом в Пермской области // Леса Урала и хозяйство в них (Уральская ЛОС ВНИИЛМ) Свердловск. 1970. вып.5. С.
- Шиятов С.Г. Экологические типы верхней границы леса на Урале // Институт экологии растений и животных (Екатеринбург). Ботанические исследования на Урале. информационные материалы. Свердловск. 1984. с. 39-41.
- Экономические примечания к планам дач Трубчевского уезда Орловской губернии - РГАДА, ф.1355, е.х.214, е.х.1018, е.х.1019.
- Юрцев Б.А. Изучение биологического разнообразия и сравнительная флористика // Бот.журн. 1991. Т.76. N 3. С. 305-313.
- Юрцев Б.А. Флора как природная система // Бюлл. МОИП. отд. биол. 1982. Т. 87. вып. 4. С. 3-23.
- Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Основные понятия и термины флористики. Пермь: Изд-во ПГУ. 1991. 80 с.
- Яновская Т.П. Геоботанические исследования на стационарных площадях в заповедниках // Организация форм охраны объектов природно-заповедного фонда. Сб. научн. трудов ВНИИ природы. М. 1989. с. 142-152.
- Acker S.A. Vegetation as a component of non-nested hierarchy: a conceptual model. // J.of Veg. Sci. 1990. V.1. N 5. P. 683-690.
- Allen T.F.H., Starr T.B. Hierarchy: perspectives for ecological complexity. Chicago: Univ. of Chicago Press. 1982. 218 p.

- Andel van J. A population ecological approach to evaluate the rate of disturbance of plant communities // Proc. of VI Inter.Ecol.Cong.Manchester. 1984. P. 30-47.
- Austin M.P., Gaywood M.J. Current problems of environmental gradients and species response curves in relation to continuum theory // J. of Veg. Sci. 1994. V. 5. N 4. P. 473-482.
- Barkman J.J., Moravec S., Rauschert R. Code of phytosociological nomenclature // Vegetatio. 1976. V. 67. N 3. P. 145-195.
- Bjorndalen J.E. Urterrike granskoger i Grenland, Telemark. // Blyttia. 1980. Bd. 38. N 2. S. 49-66.
- Bodeux A. Alnetum glutinosae // Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem., N.F. 1955. H. 5. S. 114-137
- Borman F.H., Likens G.E. Pattern and process in forested ecosystem: disturbance, development and steady state based on the Hubbard Brook ecosystem study. N.-Y.: Springer. 1979. 253 p.
- Bornkamm R. Hemerobie und Landschaftsplanung // Landschaft+Stadt, Stuttgart. 1980. N 12. S. 49-55.
- Braun-Blanquet J. Pflanzensociologie. Grundzuge der Vegetationskunde. 3 Aufl. Wien: Springer. 1964. 316 S.
- Braun-Blanquet J., Sissingh G., Vlieger J. Klasse der Vaccinio-Piceetea. // Prodrum der Pflanzengesellschaften. 1939. N 6. 123 S.
- Cajander A.K. Ueber Waldtypen // Acta for. fenn. 1909. V. 1. N 1. 175 S.
- Cajander A.K. Ueber Waldtypen im allgemeinen. // Acta for. fenn. 1921. V. 20. N 1. S. 1-41.
- Clements F.E. Plant succession: analysis of the development of vegetation. Washington: Carnegi Inst. 1916. 96 p.
- Collins S.L., Glenn S.M., Roberts D.W. The hierarchical continuum concept // J. of Veg. Sci. 1993. V. 4. N. 2. P. 149-156.
- Dierschke H. Natürliche und naturnahe Vegetation in den Talern der Böhme und Fintau in der Lüneburger Heide // Mitteil. Flor.-Soz. Arbeitsgem. N.F. 1969. H. 14. S. 377-397
- Ellenberg H. Physiologisches und ökologisches Verhalten derselbe Pflanzenarten // Ber. Dt. Bot. Ges. 1953. Bd. 65. H. 10. S. 350-361.
- Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Gottingen. 1974. 216 p.
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulßen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. // Scripta Geobotanica. 1991. V. 18. p. 37-59.
- Falinski J. Uprooted trees, their distribution and influence in the primeval forest biotope. Vegetatio. 1978, 38, 175-183.
- Falinski J. Windwürfe als Faktor der Differenzierung und der Veränderung des Urwaldbiotopes im Lichte der Forschungen auf Dauerflächen. Phytocoenosis. 1976, 5, 85-108
- Fischer Von A., Abs G., Lenz F. Natürliche Entwicklung von Waldbeständen nach Windwurf Ansätze einer „Urwaldforschung“ in der Bundesrepublik. Forstw. Cbl. 1990. 109, 309-326.
- Forest cover types of the United States and Canada. Washington: Soc. Am. For. 1980. 165 p.
- Forest Succession: concept and Application. Berlin; N.J.:Springel, 1981. 517 p.
- Gabbrielli A. Qualche notizia sulle vicendi storiche del bosco in Calabria // Ibid 1991 a, vol. 46. N 3. S. 205 -218.
- Gabbrielli A. Quattro secoli di storia della foresta demaniale dell'Abetone. // Ital. forest. e mont. 1991. vol. 46 N 5. S. 329-340.
- Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. N.Y. 1979. 222 p.
- Grospietsch Th. Rhizopodenanalytische Untersuchungen an Mooren Ostholstacins. // Arch.f.Hydrobiol. 1953. 47,3:341-452.
- Gruell G.E. To burn or not to burn: a wildlife managment dilemma // West. Wildlands. 1984. V. 10. N 3. P. 9-15.

- Haapanen A. Bird fauna of the Finnish forests in relation to forest succession // *Annales Zoologici Fennici*. 1965. V.2. P. 153-196.
- Haapanen A., Siitonen P. Kulojen esiintymisen Ulvinsalon luonnonpuistossa // *Silva Fennica*, 1978. V. 12. N 3. P. 187-200.
- Hanspach D. Untersuchungen zur landschafts- und vegetation geschichte des Schraden // *Abh. und Ber. Naturkundemus. Gortitz* 1988-1989. vol. 62 S. 1-22, 42-44, 60-63.
- Hanspach G. History of the landscape and vegetation of the lowland Schraden (Cottbus country, G.D.R.). // *Vegetatio*. 1990. vol. 84. N 2. S. 183-184.
- Harnisch O. Rhizopodenanalyse der Moore. // *Biol.Zentralbl.* 1948. 67, 11/12:551-561.
- Harper J.L. Population biology of plants. L., N-Y. Acad. press. 1977. 892 p.
- Heal O.W. Observations on the seasonal and spatial distribution of Testacea (Protozoa:Rhizopoda) in Sphagnum. // *J.Animal Ecol.* 1964.V.33, p.395-412.
- Hoogenraad H.R., De Groot A.A. Rhizopoda and Heliozoen aus dem Susswasser der Niederlande // *Arch.Neerl.Zool.* 1935. V. Vol.1, h.432-488.
- Hytteborn H., Liu Qing-Hong, Verwijst Th. Natural disturbance and gap dynamics in a Swedish boreal spruce forest. // *Coniferous forest ecology from an international perspective*. Eds. N.Nakagoshi and F.B.Golley. The Netherlands. 1991. pp 93-108
- Ignatov M.S., Afonina O.M. Check-list of mosses of the former USSR // *Arctoa. A journal of briology*. 1992. V. 1. N 1-2. P. 1-85.
- Johnstone I.M. Plant invasion windows: a time-based classification of invasion potential // *Biol.Rev.*,1986. 6, 369-394.
- Kalela A. Synspunkter pa forenhetligandet av undersökningarna rörande den boreala regionens skogsvegetation i Norden. Helsinki, mimeogr., 1970. 9 S.
- Kielland-Lund J. Die Waldgesellschaften SO Norwegens. // *Phytocoenologia*. 1981. V. 9. N 1/2. S. 53-250.
- Kilgore B.M. Restoring fire's natural role in America's wilderness // *West. Wildlands*, 1984. V.10. N3. P.2-5.
- Konstantinova N.A., Potemkin A.D., Schljakov R.N. Check-list of the Hepaticae and Anthocerotae of the former USSR // *Arctoa. A journal of briology*. 1992. V. 1. N 1-2. P. 87-127.
- Koop H. Walderjüngung, Sukzessionsmosaik und kleinstandortliche Differenzierung infolge spontaner Waldentwicklung // *Ber. Int.Symp. Int. Ver. Vge.kde. „Struktur und Dynamik von Wäldern“*. Red. H.Dierschke. 1982, 235-273.
- Korotkov K.O., Morozova O.V., Belonovskaja E.A. The USSR vegetation syntaxa prodromus. Moskow, 1991. 346 p.
- Kulczynsky S. Torfowiska Polesia. Bd.1, 2. 1939/40. 777 s.
- Landolt E. Okologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // *Veroff. Geobot. Inst. Eidg.Techn. Hochschule in Zurich*. 1977. H. 64. S. 1-208.
- Lepart J., Debusshe M. Human impact on landscape patterning: Mediterranean examples // *Landscape boundaries. Consequences for biotic diversity and ecological flows*. (Ed. A.J.Hansen and F. di Castri) Springer-Verlag. N.-Y. 1992. P. 76-106.
- Mäkinen A. Peat quality and peat formation in Finnish alder swamps // *Proceed of Inter. Symp. Hyytiälä, Finland. "Classification of peat and peatlands"*, Helsinki, 1979. P. 171-183.
- Matuszkiewicz J. Przegląd fitosocjologiczny zbiorowisk lesnych Polski. Cz. 3. Lasy i zarosła legowc. // *Phytocoenosis*. 1976. V. 5. N 1. 66 s.
- Matuszkiewicz W. Die karte der potentiellen natürliehen vegetation von Polen. // *Braun-Blanquetia*. 1984. V. 1. 99 p.
- Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roslinnych Polski. Warszawa: PWN, 1981. 298 s.

- Matuszkiewicz W., Matuszkiewicz J. Przegląd fitosocjologiczny zbiorowisk leśnych Polski. Cz. 2. Bory sosnowe. // *Phytococnosis*. 1973. V. 2. N 4. 356 s.
- Minajeva T.Yu., Menshich T.B., Shaposnikov E.S. Peatland expansion on southern taiga spruce forests of the russian plain // *Peat Industry and Environment*, Parnu, Estonia 12-15.09.1995. - P.108
- Minayeva T.Yu., Shaposnikov E.S., Sorokin A.D. Experience in using of stand valuation survey reports for vegetation survey and monitoring in large territories. - Abstracts of Int.Symposium Large area vegetation surveys Bailleul, France. 19-23 Sept.1994 - p. 40
- Neuhausl R. Subkontinentale Hochmoore und ihre Vegetation. // *Studie ČSAV*. 1972. 13. 121 p.
- Oksanen J., Ahti T. Lichen-rich pine forest in Finland. // *Ann. Bot. Fennici*. 1982. N 19. P. 275-301.
- Omberg A. Noen furuskogstyper i Ulvik. Hhardanger. // *Kgl. Norske Vid. Selsk. mus. Rapp. Bot. ser.* 1980. N 5. P. 92-102.
- O'Neill R.V., De Angelis D.L., Waide J.B., Allen T.F.H. A hierarchical concept of the ecosystem. Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press. 1986. 196 p.
- Parviainen Y., Schuck A., Bucking W. Forestry research on structure, succession and biodiversity of undisturbed and semi-natural forests and woodlands in Europe // *Conservation of Forests in Central Europe*. Zvolen. 1994. P. 23-30.
- Pinowski J., Williamson K. Introductory informations of the 4th Meet. of the International Bird Census Committee // *Acta Ornithol.* 1974. V. 14. N 6. P. 9-20.
- Popadyouk R.V., Smirnova O.V, Evstigneev O.I., Yanitskaja T.O., Chumatchenco S.I., Zaugolnova L.B., Korotcov V.N., Chistyakova A.A., Khanina L.G., Komarov A.S. Current state of broad-leaved forests in Russia, Belorussia, Ukraine: historical development, biodeversity, structure and dynamic. Pushchino, 1995. 74 p.
- Pott R., Huppe J. Die Hudelandschaften Nordwestdeutschlands // *Abch. westfal. Mus. Naturk.* 1991. vol. 53. N 1-2. S. 5-313.
- Riquier G., Les phytolites de certain sols tropicaux et des podzols. *Trans. YII. Internat. Congr. Soil Sci.* 1960. V. 4.
- Schaetzl R., Burns S, Johnson D., Small Th. Tree uprooting: review of impacts on forest ecology. *Vegetatio*. 1989, 79, 165-176-
- Schaetzl R.I., Tree uprooting: review of terminology process and environmental applications // *Can. Journ. of For. Res.* 1989. v. 19. P. 1-11.
- Schluter H. Kennzeichnung und bewertung des Naturlichkeitsgrades der Vegetation // *Acta Bot. Slov. Acad. Sci Slovacae. Ser A. suppl.1.* 1984. S. 277-283.
- Schmidt-Voght H. Die Fichte. - Hamburg; Berlin, 1977. Bd.1. 677 s.
- Schonborn W. 1963. Die Stratigraphische lebender Testaceen im Sphagnetum der Hochmoore // *Limnologia*. 1, s.315-321.
- Seischab F.K., Orvig D. Catastrophic disturbaces in the presentlement forests of western New York // *Bull. Torrey Bot. Club.* 1991. vol. 118. N 2. P. 118-122.
- Sernander R. The primitive forest in Granskär and Fiby. A study of the part played by storm-gaps and dwarf trees in the regeneration of the Swedish spruce forests // *Acta phytogeogr. Succ.*1936, 8: 1 -232 (in Swedish, sum. - English).
- Smirnova O.V, Popadyouk R.V., Evstigneev O.I., Minaeva T.Yu., Shaposnikov, Morosov A.S., Yanitskaja T.O., Kuznetsova T.V., Ripa S.V., Samochina T. Yu, Romanovskii A.M., Komarov A.S. Current state of coniferous-broad-leaved forests in Russia and Ukraine: historical development, biodeversity, dynamic. Pushchino. 1995. 77 p.
- Sokolowski A. Zbiorowiska leśne polnocno-wschodniej Polski. // *Monographiae botanicae*. 1980. V. I.X. 205 s.
- The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Orlando etc.:Acad press. 1985. 472 p.
- The mosaic-cycle concept of ecosystem. (ed Remmert H.) Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, N-Y. 1991. 168 p.

- Tolonen K. 1986. Rhizopod analysis // Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology, p.645-666.
- Van Breemen N. Soils: biotic constructions in a Gaian sense // Responses of forest ecosystems to environmental changes. London-New York, 1992. 189-207.
- Watt A.S. Pattern and process in the plant community // J.Ecol. 1947. 35, 1-22.
- White D.W., Worthen W., Stiles E.W. Woodlands in a post agricultural landscape in New Jersey // Abch. westfal. Mus. Naturk. 1990. vol. 117. N 3. p. 256-265.
- Whittaker R.H. A consideration of climax theory: The climax as a population and pattern // Ecol. Monogr. 1953. V.23. P. 41-78.
- Whittaker R.H. Gradient analysis of vegetation // Biol.Revs. 1967. V.42. N2. P. 207-264.
- Williams A.B. The composition and dynamics of a beech-maple climax community // Ecol. Monogr. 1936. V. 6, N3. P. 317-408.

**Сукцессионные процессы в заповедниках России
и проблемы сохранения биологического разнообразия**

Подписано в печать 25.11.98. Формат 60X84/8.
Печать офсетная. Бумага для офсетной печати. Объём 68,6 печ. л.
Тираж 2000 экз. Заказ № 1641.

Нелидовская типография
Тверская обл., г. Нелидово, Школьный пер., 4