

УДК 911.52(470.317)

А.В. Хорошев¹, А.В. Немчинова², А.С. Кошечева³, Н.В. Иванова⁴,
И.Н. Петухов⁵, Е.В. Терентьева⁶

ЛАНДШАФТНЫЕ И СУКЦЕССИОННЫЕ ФАКТОРЫ СООТНОШЕНИЯ НЕМОРАЛЬНЫХ И БОРЕАЛЬНЫХ СВОЙСТВ ТРАВЯНОГО ЯРУСА В ЗАПОВЕДНИКЕ КОЛОГРИВСКИЙ ЛЕС⁷

При планировании лесопользования вопрос о типе лесорастительных условий — один из ключевых для определения целевой породы, запасов древесины, выбора стратегии лесовосстановительных мероприятий. Для южнотаежных лесов на примере ландшафтов коренных лесов заповедника Кологривский лес проверены гипотезы о зависимости соотношения неморальных и бореальных видов в травостое от ландшафтных и сукцессионных факторов. На ландшафтном уровне важнейшим фактором дифференциации состава травостоя и химических свойств почв служит разнообразие мезоформ рельефа, что частично связано с неравномерным залеганием чехла лёссовидных суглинков. На урочищном уровне соотношение ЭЦГ не зависит от свойств литогенной основы и почв и определяется меняющимся в ходе сукцессии соотношением древесных пород.

Ключевые слова: лесной ландшафт, эколого-ценотическая группа, иерархический уровень, почвы, сукцессия.

Введение. При планировании лесопользования вопрос о типе лесорастительных условий (ТЛУ) является одним из ключевых для определения целевой породы, запасов древесины, выбора стратегии лесовосстановительных мероприятий. Поэтому относительно легкодоступные наблюдения за составом травяного яруса при обычном для практики лесного хозяйства недостатке почвенных данных могут иметь решающее значение. Для южнотаежных лесов особенно важно определить, насколько точную информацию о ТЛУ предоставляет соотношение видов бореальной и неморальной эколого-ценотических групп (ЭЦГ) в травостое. На первый взгляд преобладание бореальных видов должно уверенно индцировать более бедное местообитание, чем преобладание неморальных. С точки зрения ландшафтоведения индикация ТЛУ упирается в вопрос о степени устойчивости межкомпонентных связей. Вопрос о границах применимости той или иной индикационной таблицы лесоустройства в большой степени есть вопрос о выборе иерархического уровня ландшафтной организации, для которого внутреннее разнообразие отражает набор устойчивых комбинаций свойств фитоценоза, почв, почвообразующей породы. Если установлены такие устойчивые комбинации (в терминологии ландшафтоведения — типы верти-

кальной структуры), то можно повысить объективность идентификации лесоустроительных выделов в качестве основы для планирования рубок и выделения особо защитных участков леса. В то же время в геоботанике существует представление, что субклимаксовая лесная экосистема характеризуется относительной автономностью биоты от ее абиотических условий, т.е. возможно наличие экосистем с одними и теми же видовым составом и структурой на разных субстратах и элементах рельефа [2]. Поэтому большое значение приобретает исследование крайне редких в восточно-европейской тайге ненарушенных ландшафтов для выявления границ взаимодействующей определенности свойств компонентов отдельно для каждой группы урочищ.

Постановка проблемы. В последнее время в публикациях в области геоботаники и лесного почвоведения обосновывается мнение об исходном смешанном характере древостоев всей лесной зоны и обязательном одновременном присутствии бореальных и неморальных видов травостоя; современное преобладание в европейской тайге ельников с бедным бореальным мелко-травьем на подзолистых почвах считается следствием повсеместного нарушения потока поколений древостоя [1, 2]. В характеристики естественной вертикальной структуры ландшафта включают, в частности,

¹ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, географический факультет, кафедра физической географии и ландшафтоведения, доцент, канд. геогр. н.; *e-mail:* akhorosh@org.ru

² Костромской государственный университет имени Н.А. Некрасова, лаборатория устойчивости лесных экосистем, зав. лабораторией, канд. биол. н.; *e-mail:* nemanvic@rambler.ru

³ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, географический факультет, кафедра физической географии и ландшафтоведения, инженер; *e-mail:* annakosheeva@gmail.com

⁴ Пушкинский государственный естественно-научный институт, магистрант; *e-mail:* natalya.dryomys@gmail.com

⁵ Костромской государственный университет имени Н.А. Некрасова, лаборатория устойчивости лесных экосистем, инженер; *e-mail:* xen8787@mail.ru

⁶ Государственный природный заповедник Кологривский лес имени М.Г. Сеницына, науч. с.; *e-mail:* berdish@yandex.ru

⁷ Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (грант 11-05-00954).

высокую пространственную мозаичность, обязательное обильное участие широколиственных пород, видов неморальной ЭЦГ травостоя и в окнах вывала — лугово-опушечной группы. Существует мнение о том, что устойчивое многовековое развитие экосистемы хвойного леса приводит к унификации верхнего горизонта современной почвы, его равномерной гумусированности за счет турбаций, а повсеместно наблюдаемое оподзоливание — следствие былой распашки и подсечно-огневого земледелия на большей части лесной зоны Европейской России [1]. Более традиционная точка зрения основана на представлении о развитии гумусового горизонта на стадии мелколистного леса под действием густого травянистого покрова [3]. Наши исследования в заповедном ландшафте дают дополнительные материалы к решению этой проблемы.

Цель исследований — установить иерархические уровни ландшафтной организации, обуславливающие смещение видового состава травяного яруса фитоценоза в сторону большей неморальности или большей бореальности. Проверялись следующие гипотезы: 1) соотношение бореальных и неморальных видов зависит от механического состава почвообразующих пород; 2) соотношение бореальных и неморальных видов зависит от характеристик рельефа одного или нескольких иерархических уровней; 3) по мере приближения травостоя к климаксовой стадии происходит прогрессирующее изменение химических и морфологических свойств почв, которое приводит к изменению видового состава травяного и других ярусов — гипотеза о закономерном скоррелированном саморазвитии всех компонентов ландшафта; 4) в ходе сукцессии происходит саморазвитие травостоя и других ярусов независимо от почв; при постепенном изменении освещенности, проективного покрытия, конкурентных отношений и т.д. получает преимущество то одна, то другая ЭЦГ; 5) соотношение бореальных и неморальных видов не зависит от отложений, почв, стадии сукцессии; оконная динамика вызывает перемещение пятен с повышенной долей бореальных или неморальных видов по ландшафту в пределах, “разрешенных” почвами, отложениями и рельефом, но соотношение их в ландшафте постоянно.

Под межкомпонентными связями ландшафтного уровня подразумеваются статистически достоверные корреляции, полученные при включении в расчеты данных из всех репрезентативных для ландшафта групп урочищ: плоских междуречных поверхностей, очень пологих приводораздельных склонов, пологих придолинных склонов, пологих и покатых склонов долин, пойм. Под связями урочищного уровня понимаются корреляции, проявляющиеся при включении в расчет массива данных, охватывающих меньший уровень ландшафтного разнообразия — отдельных групп урочищ.

Материалы и методы исследований. Исследования проводились в ландшафте коренного ядра государственного заповедника Кологривский лес имени М.Г. Синицына в Кологривском районе Костромской

области в бассейне р. Вонюх (правый приток Унжи). В заповеднике сохранились уникальные южнотаежные массивы, не подвергавшиеся антропогенным изменениям на протяжении 3–4 столетий и служащие эталоном южнотаежной природы при организации мониторинга [5–9, 11, 12]. Представлены лесные сообщества, отличающиеся абсолютно разновозрастной мозаично-ступенчатой структурой древостоев [4, 7] 350–400-летнего возраста, со стволами ели высотой до 45 м, диаметром 80–120 см и запасом древесины 480–550 м³/га [9]. Территория принадлежит ландшафту моренной холмистой лёссово-суглинистой равнины с пихтово-еловыми бореальными травяно-зеленомошными лесами на дерново-подзолистых типичных неглубокоосветленных почвах [12, 13]. Состав почвообразующих пород практически однороден и представлен легкими пылеватыми покровными лессовидными суглинками, подстилаемыми моренными тяжелыми суглинками, что позволяет не придавать решающего значения литологическому фактору при анализе причин пространственной дифференциации.

На ненарушенном участке заповедника преобладают сообщества с доминированием ели (*Picea abies* (L.) Karst.), содоминантами которой могут быть береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.) и липа мелколистная (*Tilia cordata* Mill.). В окнах вывала в разных сочетаниях содоминируют липа, ива козья (*Salix caprea* L.), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.), ель, береза и пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.). На вырубках преобладают раннесукцессионные виды древесных пород — береза пушистая и осина (*Populus tremula* L.), им могут сопутствовать ель и ива козья. В травяно-кустарничковом ярусе на ненарушенном участке наибольшее обилие отмечается у щитовника австрийского (*Dryopteris austriaca* (Jacq.) Woy. ex Schinz & Thell.), в окнах вывала с содоминированием малины (*Rubus idaeus* L.) и вейника тростниковидного (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth). На вырубках вместо щитовника австрийского может доминировать щитовник Карпузиуса (*Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs).

В 2011 г. в пределах квадрата со стороной 2200 м выполнено 18 полных геоботанических и ландшафтных описаний коренных южнотаежных пихтово-еловых лесов ядра заповедника Кологривский лес, а также 23 описания в антропогенно преобразованных вторичных лесах в пределах заповедной территории. Площадки комплексных полевых описаний заложены с учетом: 1) охвата ненарушенных экосистем и экосистем разных стадий восстановительных сукцессий (38, 45, 83 лет после сплошной рубки), 2) охвата всех типов мезоформ рельефа, 3) построения рядов экосистем с одинаковой принадлежностью к мезоформам рельефа, но с отличием по стадии сукцессии. Соотношение видов в кустарничково-травянистом ярусе рассчитывали по шкалам Друде и Браун–Бланке, в древесном — по суммам площадей сечений по реласкопу Биттерлиха. Соотношение видов эколого-ценотических групп оценивалось по базе данных ЭЦГ видов сосудистых растений Центральной России [10]. Рас-

считана доля суммарного обилия неморальных видов от суммы бореальных и неморальных и от суммы всех видов. Отбор образцов почв проводили в опорных разрезах из всех генетических горизонтов. В лаборатории факультета почвоведения МГУ проведены определения обменных катионов (вытеснение из почвы — по ГОСТ 26487-85 в хлоридно-аммиачной вытяжке, определение катионов — методом ИСП-МС на приборе “Agilent ICP-MS 7500”, определение обменного водорода — потенциометрическим титрованием по ГОСТ 26484-85), в лаборатории географического факультета МГУ выполнены определения содержания органического углерода по Тюрину и рН.

Оценки зависимости неморальности травостоя от рельефа проводились на основе цифровых моделей рельефа, для создания которых применяли топографические карты масштаба 1:50 000 и 1:200 000. Используются операционные территориальные единицы (ОТЕ) двух размеров 30 и 400 м соответственно. Первый размер ОТЕ чувствителен к малым эрозионным формам, второй — игнорирует их и отражает в основном постепенное снижение абсолютной высоты от Вонюх-Ухтинского водораздела, наличие крупного изгиба долины Вонюха и рост крутизны склона его долины в восточном направлении. В качестве морфометрических характеристик рельефа геосистем более высокого ранга, чем ОТЕ, использованы вертикальная расчлененность (ВР) — стандартное отклонение абсолютной высоты, горизонтальная расчлененность (ГР) — сумма длин тальвегов, вертикальная кривизна, горизонтальная кривизна. Каждая из этих характеристик рассчитана в программе FRACDIM (автор Г.М. Алешенко) в скользящем квадрате с линейными размерами от 90 до 990 м с шагом 60 м для ОТЕ со стороной 30 м и от 1200 до 6000 м с шагом 800 м для ОТЕ со стороной 400 м; результаты расчета присваиваются центральному пикселу квадрата. Для анализа данных применены статистические методы: расчет коэффициентов корреляции Спирмена (K) и Пирсона (R).

Результаты исследований и их обсуждение. Встречаемость видов бореальной и неморальной эколого-ценотических групп на 40 изученных площадках приведена в табл. 1.

На первом этапе проверялась гипотеза о мощности чехла лёссовидных суглинков как факторе неморальности. В верхней части профиля (чехол лёссовидного легкого суглинка) преобладает фракция крупной пыли 0,05–0,01 мм, которой содержится 52–58%; доля физической глины — около 30% [3]. Минимальная мощность чехла свойственна водосборным понижениям (0–33 см, в среднем 18 см), максимальная приурочена к склонам долин и придолинным склонам (26–55 см, в среднем 36 см).

Проверка гипотезы показала, что в целом для ландшафта достоверная корреляция мощности лёссовидного чехла со степенью неморальности травостоя отсутствует ($K = 0,17$). Однако если исключить из расчета урочища, нарушенные рубками в 1920-х — 1970-х гг., то установлена достоверная положительная

связь ($K = 0,59$). При этом невозможно отделить влияние рельефа от влияния мощности лёссовидного чехла, поскольку связь выражена только на ландшафтном уровне, но не существует внутри группы доминирующих по площади урочищ плоских и слабовыпуклых водораздельных поверхностей ($K = 0,11$). При маломощном чехле до 20 см (водосборные понижения) неморальные виды могут отсутствовать, а при мощности более 35 см (покатые склоны малых долин) их обязательно не менее 45% от суммы обилий бореальных и неморальных или не менее 18% от суммы видов всех ЭЦГ. В промежуточном интервале исход конкуренции неморальных и бореальных видов, отраженный в их количественном соотношении, может быть любым, без четкой зависимости от положения в рельефе.

Проверка гипотезы о связи степени неморальности с характеристиками рельефа показала наличие четко выраженных приоритетных иерархических уровней организации рельефа, определяющих контрасты неморальности и бореальности травостоя. При размере ОТЕ 30 м зависимость доли неморальных видов от характеристик расчлененности рельефа окрестностей проявляется только на ландшафтном уровне. Значение коэффициента Спирмена максимально (по модулю) в окрестности со стороной 630 м, сопоставимой с расстоянием между руслами притоков Вонюха: для ВР и ГР до 0,5, для горизонтальной кривизны — до –0,6). Отдельно для местности слаборасчлененных междуречий эта зависимость не выявлена. При ВР меньше средней в локальной окрестности 510–630 м доля неморальных видов от общей суммы может варьировать в широких пределах. При большей расчлененности этот показатель не бывает ниже 30% от суммы видов бореальной и неморальной ЭЦГ. Зависимость неморальности от расчлененности рельефа при размере ОТЕ 400 м в целом ниже, чем при размере ОТЕ 30 м. В то же время достаточно четко выделяются приоритетный размер геосистем, различающихся по степени неморальности, — их линейные размеры составляют в среднем 1200 м. Такой размер отражает блоковую структуру территории, определяющую изгибы основных рек и водоразделов. ВР и ГР, рассчитанные для этой окрестности, положительно связаны с обеими характеристиками неморальности (значения коэффициента корреляции Спирмена составляют для ВР 0,39 и 0,38 соответственно, для ГР — 0,41 и 0,33) за счет невозможности малой неморальности при высокой расчлененности рельефа.

Проверка гипотезы о связи неморальности травостоя с химическими свойствами почв показала, что для ландшафта в целом достоверны положительные значения коэффициента корреляции Спирмена для доли неморальных видов от суммы бореальных и неморальных видов с рН, содержанием обменных Са и Mg на глубине 10 см и К на глубине 15 см. Однако в урочищах со старовозрастными ельниками достоверная корреляция отсутствует. Для вторичных лесов (моложе 85 лет) установлена лишь положительная

Т а б л и ц а 1

Встречаемость видов травяно-кустарничкового яруса бореальной и неморальной эколого-ценотических групп

Бореальная группа			
на ненарушенном вырубками участке		на вырубках	
<i>Oxalis acetosella</i> L.	24	<i>Majanthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	34
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	23	<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	34
<i>Majanthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	23	<i>Oxalis acetosella</i> L.	33
<i>Phegopteris connectilis</i> (Michx.) Watt	21	<i>Trientalis europaea</i> L.	33
<i>Trientalis europaea</i> L.	21	<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	31
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm.	20	<i>Rubus saxatilis</i> L.	28
<i>Rubus idaeus</i> L.	19	<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm.	27
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	19	<i>Rubus idaeus</i> L.	27
<i>Linnaea borealis</i> L.	18	<i>Phegopteris connectilis</i> (Michx.) Watt	23
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	13	<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	17
<i>Rubus saxatilis</i> L.	12	<i>Linnaea borealis</i> L.	14
<i>Viola selkirkii</i> Pursh ex Goldie	6	<i>Solidago virgaurea</i> L.	13
<i>Solidago virgaurea</i> L.	2	<i>Viola selkirkii</i> Pursh ex Goldie	7
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	2	<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	2
<i>Myosotis sylvatica</i> Ehrh. ex Hoffm.	1	<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	1
		<i>Lycopodium annotinum</i> L.	1
		<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	1
Неморальная группа			
на ненарушенном вырубками участке		на вырубках	
<i>Dryopteris austriaca</i> (Jacq.) Woyn. ex Schinz & Thell.	26	<i>Dryopteris austriaca</i> (Jacq.) Woyn. ex Schinz & Thell.	32
<i>Stellaria holostea</i> L.	19	<i>Stellaria holostea</i> L.	30
<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.	9	<i>Milium effusum</i> L.	19
<i>Milium effusum</i> L.	8	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	15
<i>Stellaria nemorum</i> L.	7	<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.	14
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	7	<i>Pulmonaria obscura</i> Dum.	9
<i>Carex digitata</i> L.	5	<i>Carex digitata</i> L.	9
<i>Paris quadrifolia</i> L.	4	<i>Asarum europaeum</i> L.	9
<i>Melica nutans</i> L.	4	<i>Paris quadrifolia</i> L.	7
<i>Pulmonaria obscura</i> Dum.	3	<i>Melica nutans</i> L.	7
<i>Ajuga reptans</i> L.	2	<i>Stellaria nemorum</i> L.	6
<i>Asarum europaeum</i> L.	1	<i>Ajuga reptans</i> L.	3
<i>Anemone ranunculoides</i> L.	1	<i>Actaea spicata</i> L.	2
		<i>Adoxa moschatellina</i> L.	1

корреляция с рН на глубине 10 см ($K = 0,60$). Для доминирующих урочищ плоских поверхностей и пологих приводораздельных склонов положительна связь с содержанием обменного Са на глубине 15 см ($K = 0,58$) и с рН на глубине 10 см ($K = 0,64$). Все доминирующие урочища плоских междуречий и приводораздельных очень пологих склонов, которые характеризуются повышенным содержанием Са, К, Н, Al и гумуса, относятся к категории вторичных лесов. Во всех урочищах старовозрастных лесов Са и других катионов меньше. Одинаковая доля неморальных видов может быть свойственна урочищам с резко различным содержанием обменных оснований.

Проверена гипотеза о влиянии морфологических свойств почв на степень неморальности. Оказалось, что доля неморальных видов мала, не превышает 30% при слабых признаках периодического оглеения верхней части лёссовидного чехла, который встречается почти исключительно в водораздельных урочищах. Понижается доля неморальных видов до 0–20% на почвах с сизыми пятнами в профиле и глеевыми горизонтами, которые встречаются в водосборных понижениях и на поймах. Достоверны положительная связь доли неморальных видов от суммы бореальных и неморальных с мощностью подстилки ($K = 0,49$; в старовозрастных лесах $K = 0,64$) и отрицательная — с мощностью торфяного горизонта ($K = -0,60$ и в старовозрастных лесах $K = -0,72$). Эти закономерности проявляются только на иерархическом уровне ландшафта; внутри местности доминантных плоских междуречных поверхностей связи недостоверны. В работе [3] по материалам исследований ключевого участка площадью 40×50 м отмечается, что под производными липовыми парцеллами, в отличие от коренных ельников, развивается гумусовый горизонт. По нашим исследованиям, охватившим существенно большую территорию, возможны разнообразные варианты. Мощность гумусированных горизонтов может достигать 14–18 см в парцеллах с суммой площадей сечений липы 10–12 м²/га при низком обилии ели (3–7 м²/га). Однако при противоположном соотношении липы и ели (3 и 27 м²/га соответственно) возможно развитие гумусирования до глубины 23 см.

Гипотеза о сопряженном изменении свойств почв и фитоценоза по мере приближения сообщества к климаксовой стадии основана на традиционном представлении об оподзоливающей роли хвойных пород и развитии дерновых горизонтов при сильном развитии травостоя в мелколиственных лесах [3]. Для проверки гипотезы сопоставлены свойства урочищ-аналогов, находящихся в климаксовой стадии и на разных стадиях сукцессии. На плоских междуречьях обогащение горизонтов в верхних 10–15 см обменным Са, а также Mg и К происходит при возрасте древостоя около 80 лет (табл. 2, т. 1230), т.е. на стадии доминирования осины в древостое. По мере приближения к климаксу содержание этих элементов опять снижается. Почвы старовозрастных лесов на водораздельных поверхностях (табл. 2, т. 1215, 1219) по сравнению

с почвами нарушенных лесов обеднены Са, Mg, а особенно Н, Al, К на глубине 10 см с заметным уменьшением варибельности. Достоверного подкисления почв под старовозрастными лесами не обнаружено.

В масштабе местности плоских междуречных поверхностей проведено сравнение свойств урочищ с лесными сообществами разного возраста: 45, 83 и более 200 лет (табл. 2). Подзолистые почвы липняка с возрастом 83 года (т. 1216) выделяются повышенной долей неморальных видов (50% от суммы бореальных и неморальных и 28% от общей суммы обилия видов) по сравнению с почвами соседних урочищ старовозрастных ельников. Они обогащены в верхних горизонтах Са и Mg и обеднены Н и Al, что могло бы указывать на причину повышения неморальности. Однако еще большее обогащение Са и Mg в осиннике того же возраста в аналогичном урочище (т. 1230) не дает дополнительных выгод неморальным видам по сравнению с бореальными — их доля убывает до 38% от суммы бореальных и неморальных и 9% от общей суммы обилия видов. При этом не исключен вклад повышенного содержания Н и Al и слабых признаков оглеения в виде сизоватых пятен и мелких железистых новообразований в бореальный характер осинника.

В аналогичном и близкорасположенном урочище 45-летнего березняка (т. 1229) верхний элювиальный слабогумусированный горизонт почв обогащен по сравнению с липняком, но обеднен по сравнению с осинником обменными Са, Mg, К, Н, Al. Верхние (10–15 см) горизонты EL почв под сообществами вторичных лесов заметно обогащены Са, Mg, К по сравнению с почвами коренных лесов (т. 1215, 1219), а также имеют повышенные значения рН. Однако нет оснований утверждать, что это отражается на неморальности, так как похожая доля неморальных видов встречается и в коренном урочище с повышенной расчлененностью рельефа (т. 1215).

Проверка гипотезы о независимом от почв изменении соотношения ЭЦГ по мере старения древостоя для ландшафтного масштаба показала достаточно сильные связи доли видов неморальной группы с обилием видов древостоя (рисунок). Наблюдается строгая отрицательная корреляция суммы площадей сечений ели с долей неморальных видов ($K = -0,61$) (рисунок, А). Выявлена положительная корреляция с суммой площадей сечений березы, которая преобладает на ранних стадиях сукцессии, достоверная по коэффициенту Пирсона ($R = 0,37$, $p = 0,0353$) при недостоверном значении $K = 0,30$ (рисунок, Б). Однако очевидно, что при обилии березы более 10 м²/га доля неморальной ЭЦГ не может быть низкой, т.е. не менее 20%, а чаще 40–50%. При малом обилии березы доля неморальных видов может быть разной, следовательно, в коренных лесах разнообразие факторов возрастает. Расчет отдельно для группы доминирующих водораздельных урочищ показал отсутствие значимых корреляций с обеими характеристиками неморальности травостоя. С обилием липы, пихты, осины связи нет, что, видимо, связано с их подчиненным по отношению к ели положением в зрелом древостое.

Таблица 2

Химический состав почв и фитоценоз урочищ плоских водораздельных поверхностей

Номер точки	Формула, возраст древостоя (1-й ярус), доминанты травяно-кустарничкового яруса	Горизонт	Глубина, см	pH	C _{орг} , %	ммоль/100 г					
						Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na ⁺	K ⁺	H ⁺	Al ³⁺
1215	6Б4Л, более 200 лет, <i>Dryopteris austriaca</i>	EL1	0–5	4,25	1,14	4,14	1,37	0,31	0,07	0,12	0,03
		EL2	16–26	4,93	0,13	3,56	1,19	0,17	0,02	0,05	0,01
		ELB	26–33	4,91	0,07	9,48	4,29	0,31	0,23	0,12	0,01
		BEL	33–40	4,64	0,14	10,3	4,99	0,35	0,30	0,09	0,01
1216	6Б4Л, 83 года, <i>Pulmonaria obscura</i> <i>Rubus saxatilis</i> <i>Vaccinium myrtillus</i>	AEL	3–14	4,76	0,54	4,50	1,53	0,30	0,04	0,06	0,00
		EL	14–23	4,93	0,23	5,76	2,03	0,41	0,18	0,04	0,00
1219	9Е1Л+П, более 200 лет, <i>Dryopteris austriaca</i>	AEL	3–8	4,16	0,58	4,24	1,33	0,30	0,03	0,12	0,18
		EL	8–17	4,56	0,25	4,03	1,31	0,31	0,05	0,06	0,01
		AEL	7–10	4,73	0,56	4,59	2,01	0,61	0,97	0,36	0,10
1229	7Б2Е1Ос, 45 лет, <i>Dryopteris austriaca</i>	EL	7–15	4,90	0,32	4,08	1,78	1,10	1,94	0,40	0,12
		ELB	14–26	5,09	0,12	6,18	3,12	0,43	1,95	0,48	0,05
		AEL	2–9	4,68	1,11	6,28	2,84	0,45	3,88	0,44	0,56
1230	10 Ос, 83 года, <i>Dryopteris austriaca</i>	ELB	9–22	5,41	0,19	6,99	3,53	0,52	2,16	1,07	0,08

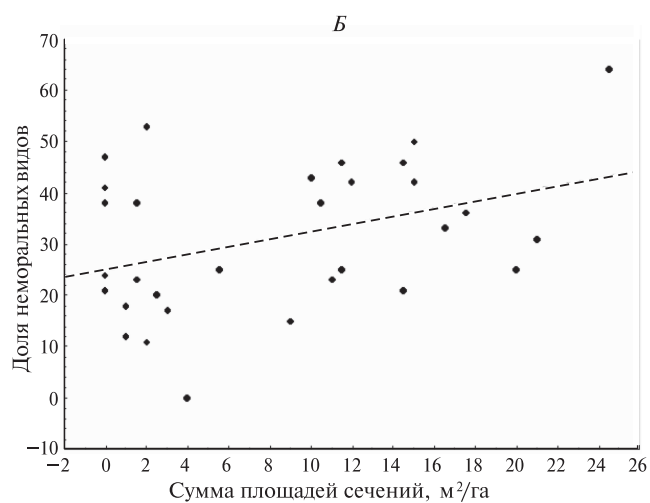
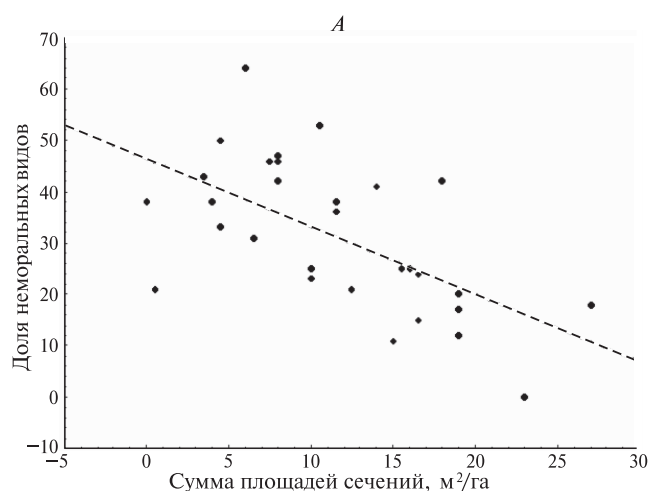
Таким образом, установлено, что на иерархическом уровне ландшафта тенденция к росту неморальности по мере увеличения мощности лёссовидного чехла проявляется в урочищах с коренными лесами. Это, вероятно, следует связывать с ростом степени дренированности местообитания благодаря сочетанию двух факторов: во-первых, увеличивается глубина залегания водоупорного тяжелосуглинистого слоя и улучшается аэрация; во-вторых, улучшается латеральный отток избыточной влаги, поскольку основной массив урочищ с повышенной мощностью покровного лёссовидного суглинка приурочен к относительно глубокорасчлененным местностям. Рост неморальности — реакция не на собственный уклон фации, а на состояние геосистемы более высокого ранга с размерами около 600 м, а именно на ее горизонтальную кривизну. Контраст в мощности лёссовидного чехла между урочищами водосборных понижений и склонов и его отсутствие на пойме определяют достоверность корреляции на ландшафтном уровне, характерную только для ненарушенных сообществ. На урочищном уровне соотношение бореальных и неморальных видов определяется не столько абиотическими свойствами, сколько внутривидовыми отношениями. По мере старения древостоя и роста доли ели неморальные виды вытесняются бореальными.

Повышенное содержание того или иного обменного катиона или гумуса само по себе не гарантирует повышения доли неморальных видов ни на одной сукцессионной стадии, включая стадию коренного леса. Для урочищ с коренными сообществами, устойчиво развивающимися с проявлением оконной динамики в течение, по крайней мере, трех столетий, характерно автономное от химических свойств почв пространственное варьирование степени неморальности. Гипотеза о сопряженном направленном изменении свойств почв и фитоценоза по мере приближения сообщества к климаксу для изученной территории, таким образом, не подтверждается ни на уровне ландшафта, ни на уровне групп урочищ.

Выводы:

- на ландшафтном уровне разнообразие мезоформ рельефа служит важнейшим фактором дифференциации состава травостоя и химических свойств почв, что частично связано с неравномерным залеганием чехла лёссовидных суглинков. Урочища с коренными лесами характеризуются нарастанием степени неморальности травостоя по мере согласованного увеличения расчлененности рельефа, удаления от водораздела и приближения к поймам, повышения мощности чехла лёссовидных суглинков и содержания обменных оснований;

- на урочищном уровне в пределах фоновой водораздельной местности соотношение ЭЦГ не зависит от свойств литогенной основы и почв и определяется стадией сукцессии. Пространственная мозаика бореальных и неморальных ЭЦГ определяется меня-



Зависимость доли неморальных видов травостоя от суммы площадей сечений ели (А) и березы (Б)

ющимся в ходе сукцессии соотношением древесных пород и создаваемой ими обстановкой освещенности, а также интенсивностью минерализации и химического состава опада. По мере приближения древостоя к климаксу и вытеснения мелколиственных пород хвойными деревьями увеличивается доля бореальной ЭЦГ травостоя;

- переувлажнение и начальные стадии заболачивания водосборных понижений и водораздельных поверхностей приводят к повышенной конкурентоспособности бореальных видов по сравнению с неморальными;

- гипотеза о связи изменения химических свойств почв со степенью неморальности травяного яруса в ходе сукцессии не подтверждается. Варьирование химического состава почв в урочищах с коренными лесами не является фактором формирования мозаики бореальных и неморальных сообществ;

- при индикации типов лесорастительных условий по составу травостоя в пределах однотипных местностей в целях планирования лесопользования необходимо учитывать, что соотношение бореальных и неморальных видов меняется в ходе сукцессии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Бобровский М.В.* Лесные почвы Европейской России: биотические и антропогенные факторы формирования. М.: КМК, 2010. 359 с.
2. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: В 2 кн. М.: Наука, 2004. Т. 1, 479 с.; Т. 2, 575 с.
3. *Дворников О.А., Карпачевский Л.О., Строганова М.Н.* и др. Особенности строения почв и почвенного покрова заказника Кологривский лес // Почвоведение. 1987. № 9. С. 40–51.
4. *Иванов А.Н., Буторина Е.А., Балдина Е.А.* Многолетняя динамика коренных южно-таежных ельников в заповеднике Кологривский лес // Вестн. Моск. ун-та. 2012. № 3. С. 74–79.
5. Кологривский лес: экологические исследования / Отв. ред. В.Е. Соколов. М.: Наука, 1986. 125 с.
6. Коренные темнохвойные леса южной тайги (резерват “Кологривский лес”). М.: Наука, 1988. 220 с.
7. *Лавренко Е.М.* Перспективный план географической сети заповедников СССР: Проект // Охрана природы и заповедное дело в СССР. 1958. Бюлл. 3. С. 3–95.
8. *Немчинова А.В.* Дифференциация лесных фитохор бассейна р. Понга на примере ландшафтов Кологривского леса: Автореф. дисс. Сыктывкар, 2005.
9. *Письмеров А.В.* Лесной резерват “Кологривский лес” // Природа Костромской области и ее охрана. Ярославль, 1987. С. 7–10.
10. *Смирнов В.Э., Ханина Л.Г., Бобровский М.В.* Обоснование системы эколого-ценотических групп видов растений лесной зоны Европейской России на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 111, вып. 2. 2006. С. 36–47.
11. Структура и динамика экосистем южнотаежного Заволжья. М.: Наука, 1989. 190 с.
12. *Хорошев А.В., Немчинова А.В., Авданин В.О.* Ландшафты и экологическая сеть Костромской области. Кострома: КГУ им. Н. А. Некрасова, 2011. 776 с.
13. *Хорошев А.В.* Ландшафтная структура Костромской области // Изв. РГО. 2007. Т. 139, вып. 5. С. 58–65.

Поступила в редакцию
03.10.2012

A.V. Khoroshev, A.V. Nemchinova, A.S. Koshcheeva, N.V. Ivanova, I.N. Petukhov, E.V. Terentjeva

**LANDSCAPE AND SUCCESSION FACTORS DETERMINING THE BALANCE BETWEEN
NEMORAL AND BOREAL FEATURES OF THE GRASS LAYER IN THE KOLOGRIV
FOREST RESERVE**

The problem of the forest site types is among the principal ones in forest management planning for determining the target species and timber stock and choosing the strategy of forest renewal measures. Hypotheses stating the dependence of the balance between nemoral and boreal features of the grass layer on landscape and succession factors were tested for the southern taiga forests in the primary stands of the Kologriv Forest Reserve. The most important landscape factor guiding the differentiation of the grass composition and the chemical properties of soils is the diversity of mesorelief forms (to some extent because of uneven distribution of loess loam cover). At the level of stows the balance of ecological-coenotic groups does not depend on lithological and soil features and is governed by the proportion of tree species which changes in the process of succession.

Key words: forest landscape, ecological-coenotic group, hierarchical level, soils, succession.