

DOI: 10.31509/2658-607x-202693-198

УДК 630*421

СОСТАВ И СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ «ЯДРА» ЗАПОВЕДНИКА «КОЛОГРИВСКИЙ ЛЕС» ДО МАССОВОГО ВЕТРОВАЛА 2021 ГОДА

© 2026

Н. В. Иванова

*¹ИМПБ РАН — филиал ИПМ им. М. В. Келдыша РАН,
Россия, 142290 Московская обл., г. Пущино, ул. проф. Виткевича, д. 1*

Поступила в редакцию: 12.08.2026

После рецензирования: 07.09.2026

Принята к печати: 15.09.2026

Изучение биоразнообразия малонарушенных лесов является актуальной задачей лесной экологии. Целью данной работы стала количественная оценка разнообразия живого напочвенного покрова в старовозрастных южно-таежных лесах заповедника «Кологривский лес» (Костромская область). Геоботанические описания собраны в 2012 и 2013 годах на пробных площадях 100 м² с указанием обилия видов по шкале Браун-Бланке. Всего проанализировано 52 описания. Классификацию выполняли при помощи кластерного анализа. Затем для каждой группы описаний рассчитывали показатели видового и структурного разнообразия. Для оценки альфа-разнообразия рассчитывали видовую насыщенность и индекс Шеннона, различия между группами выявляли при помощи рандомизационных тестов. Бета-разнообразие оценивали на основе расстояния Жаккара. Для анализа гамма-разнообразия рассчитывали числа Хилла и строили кумулятивные кривые разнообразия. Для каждой группы вычисляли индикаторные значения видов. Структурное разнообразие оценивали на основе разнообразия эколого-ценотических групп (ЭЦГ).

В результате анализа выделено 3 группы сообществ: (1) несомкнутые липняки с подростом клена и липы, подростом из рябины, неморальные, (2) елово-липовые древостои с подростом клена, ели и липы, подростом из рябины, неморально-бореальные, (3) разреженные ельники с участием липы, подростом ели и подростом из рябины, бореальные. Выделенные группы сообществ сходны по показателям альфа-, бета- и гамма разнообразия, но различаются по эколого-ценотической структуре живого напочвенного покрова, составу и обилию древесного яруса, подроста и подлеска. Сравнение с данными мониторинга на постоянных пробных площадях показало, что полученные результаты подтверждают выводы о естественном распаде старовозрастных ельников до катастрофического ветровала 2021 года и увеличении

доли липы в древостоях. Полученные в данной работе результаты ставят под сомнение сделанный ранее вывод о бореализации живого напочвенного покрова в Кологривском лесу.

Ключевые слова: малонарушенные леса, Костромская область, биоразнообразие, числа Хилла, эколого-ценотические группы

Государственный природный заповедник «Кологривский лес» имени М. Г. Сеницына создан в Костромской области в 2006 году для сохранения уникального участка южной тайги – массива разновозрастных субнеморальных елово-пихтовых лесов с участием широколиственных видов деревьев («ядро» заповедника). На момент заповедания территории площадь старовозрастного массива составляла около 700 га (1.2 % от всей площади ООПТ).

Первые исследования древостоев «ядра» заповедника (тогда памятника природы «Кологривский лес») были проведены в 1970-х — 80-х годах. В основных типах леса заложено более 30 постоянных пробных площадей и дано их лесоводственное описание (Дылис, Прокуронов, 1986; Письмеров и др., 1986; Абатуров, 1988). Было выяснено, что древостои имеют разновозрастную и многоярусную структуру. Верхний ярус образован елью европейской (*Picea abies* (L.) H. Karst.) и липой мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) при учас-

тии пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb) и березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.). Во втором и третьем подъярусах древостоя помимо этих видов участвуют ильм (*Ulmus glabra* Huds.), клен остролистный (*Acer platanoides* L.), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.) и ива козья (*Salix caprea* L.). Возраст наиболее старых деревьев ели составляет 260 лет. Расположение деревьев неравномерное, хорошо выражена мозаика окон возобновления, присутствует валеж разных стадий разложения. Дальнейшие мониторинговые исследования, продолженные на 11-ти из первоначально заложённых постоянных пробных площадей (Лебедев, Чистяков, 2021), выявили, что к 2010-м годам произошло снижение продукционных показателей для ели и их увеличение для липы. Было установлено, что в результате естественного выпадения старых деревьев ели в пологе леса образуются окна, площадь которых достигает 500 м². В мае 2021 года в заповеднике

произошел массовый ветровал, вызванный шквальным ветром, которым было повреждено 40.5% от общей площади «ядра» (Иванова и др., 2024). Изучение состояния древостоев после этого катастрофического природного явления является предметом современных исследований Кологривского леса (Лебедев и др., 2025; Ivanova, Shashkov, 2022).

Состав и структура живого напочвенного покрова в лесах «ядра» заповедника до сих пор остаются малоизученными. При организации постоянных пробных площадей было описано в том числе и видовое разнообразие сосудистых растений (Дылис, Прокуронов, 1986; Абатуров, 1988); на некоторых площадях в 2018–2020 годах проведена его повторная инвентаризация (Дубенок и др., 2024; Lebedev et al., 2023). Оценки видового и структурного разнообразия сообществ «ядра» заповедника вне постоянных пробных площадей единичны (Грозовская и др., 2015; Луговая, 2010; Немчинова, 2005; Хорошев и др., 2013). В то же время такие данные необходимы для более полного описания мозаики разновозрастных парцелл Кологривского леса и изучения сукцессионных процессов в малонарушенных южнотаежных лесах.

Поэтому целью исследования стала количественная оценка видового и структурного разнообразия лесов «ядра» заповедника на основе объединённого массива геоботанических описаний.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом для данной работы стали описания лесных сообществ, собранные в «ядре» заповедника в 2012 и 2013 годах в ходе изучения факторов, лимитирующих распространение охраняемого лишайника лобарии легочной (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.) (Ivanova, 2015), и оценки биомассы живого напочвенного покрова в еловых лесах Костромской области (Грозовская и др., 2015). Описания доступны через репозиторий GBIF (Ivanova et al., 2018). Исследования проводили на площадках 10 × 10 м с указанием общего проективного покрытия в основных ярусах растительности (А – древесного, В – подроста и подлеска, С – травяно-кустарничкового, D – мохово-лишайникового) и обилия видов в каждом ярусе по шкале Браун-Бланке. Всего выполнено 52 описания.

Анализ данных выполняли в среде R (R Core..., 2025), с использованием для

визуализации функций пакетов *ggplot2* и *factoextra*. Сначала геоботанические описания классифицировали по составу и обилию травяно-кустарничкового яруса и оценивали показатели видового и структурного разнообразия для каждой группы. Для выделения групп растительности проводили кластерный анализ методом Варда с использованием меры расстояния Гелленджера (функции *vegdist()* и *hclust()*) и неметрическое многомерное шкалирование по алгоритму, реализованному в функции *metaMDS()* пакета *vegan* (Oksanen et al., 2024). Затем для каждой группы рассчитывали показатели альфа- (видовая насыщенность, индекс Шеннона) и бета-разнообразия (коэффициент флористического сходства Жаккара, функция *vegdist()*). Значимость различий в видовой насыщенности оценивали при помощи рандомизационных тестов (Manly, 2006) с коррекцией р-значений на множественность сравнений. Использовали функцию *c2m()* пакета *rich* (Rossi, 2011). Индикаторные значения видов в группах рассчитывали по методу, реализованному в функции *multi-patt()* пакета *Indicspecies* (De Cáceres, Legendre, 2009). Для анализа гамма-разнообразия при помощи функций пакета

iNEXT (Hsieh et al., 2016) рассчитывали числа Хилла: видовое богатство ($q = 0$), эффективное число видов для индекса Шеннона ($q = 1$) и эффективное число видов для индекса Симпсона ($q = 2$), на основе которых строили кумулятивные кривые разнообразия с 95%-м доверительными интервалами для 27 описаний (утроенный объем наименьшей по числу описаний группы). Структурное разнообразие в выделенных группах растительности оценивали на основе разнообразия эколого-ценотических групп (ЭЦГ). Использовали ЭЦГ, описанные в работах (Смирнов и др., 2006, 2008). Расчеты проводили с учетом обилия видов. Для каждой группы лесных сообществ на основе геоботанических описаний давали характеристику состава и обилия А и В ярусов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего в анализируемом массиве данных в травяно-кустарничковом ярусе учтено 64 вида сосудистых растений. По результатам кластерного анализа выделено 3 группы описаний (рис. 1А), которые частично перекрываются на ординационной диаграмме (рис. 1Б). В первую группу вошли 9 описаний, во вторую – 22, в третью – 21.

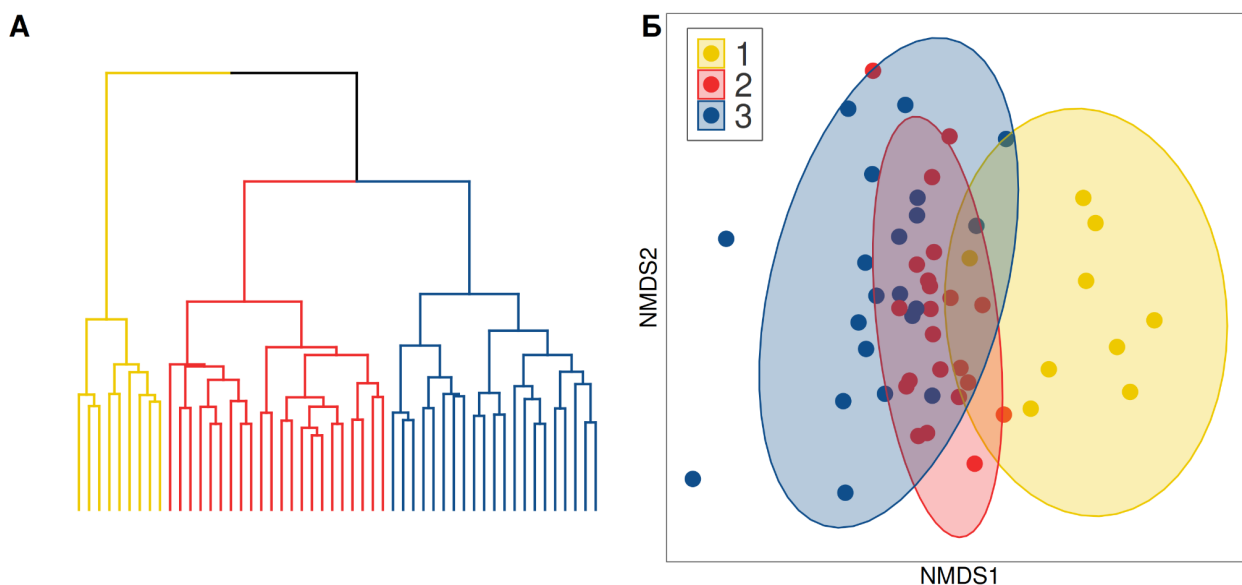


Рисунок 1. Результаты кластерного анализа описаний травяно-кустарничкового яруса в исследованных лесах «ядра» заповедника. А – дендрограмма по результатам кластерного анализа, Б – ординационная диаграмма.

По показателям альфа-разнообразия (рис. 2) выделенные группы значимо не различались ($P > 0.005$). Статистически значимых индикаторных видов для выделенных групп также не выявлено. В травяно-кустарничковом ярусе во всех группах доминировал папоротник *Dryopteris expansa* (C.Presl) Fraser-Jenk. & Jermy, обилие которого составляло от 3 до 5 баллов по шкале Браун-Бланке. Помимо него в сообщес-

твах первой группы высокое обилие имели *Galium odoratum* (L.) Scop., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Oxalis acetosella* L. и *Stellaria nemorum* L. Во второй группе с высоким обилием встречалась *Oxalis acetosella*. В третьей группе – *Galium odoratum*, *Stellaria holostea* L., *Oxalis acetosella* и *Vaccinium myrtillus* L. Различия между группами по коэффициенту флористического сходства Жаккара были невелики (табл.).

Таблица. Коэффициенты флористического сходства Жаккара для сосудистых растений травяно-кустарничкового яруса в выделенных группах описаний лесов «ядра» заповедника

	Группа 1	Группа 2
Группа 2	0.71	
Группа 3	0.69	0.70

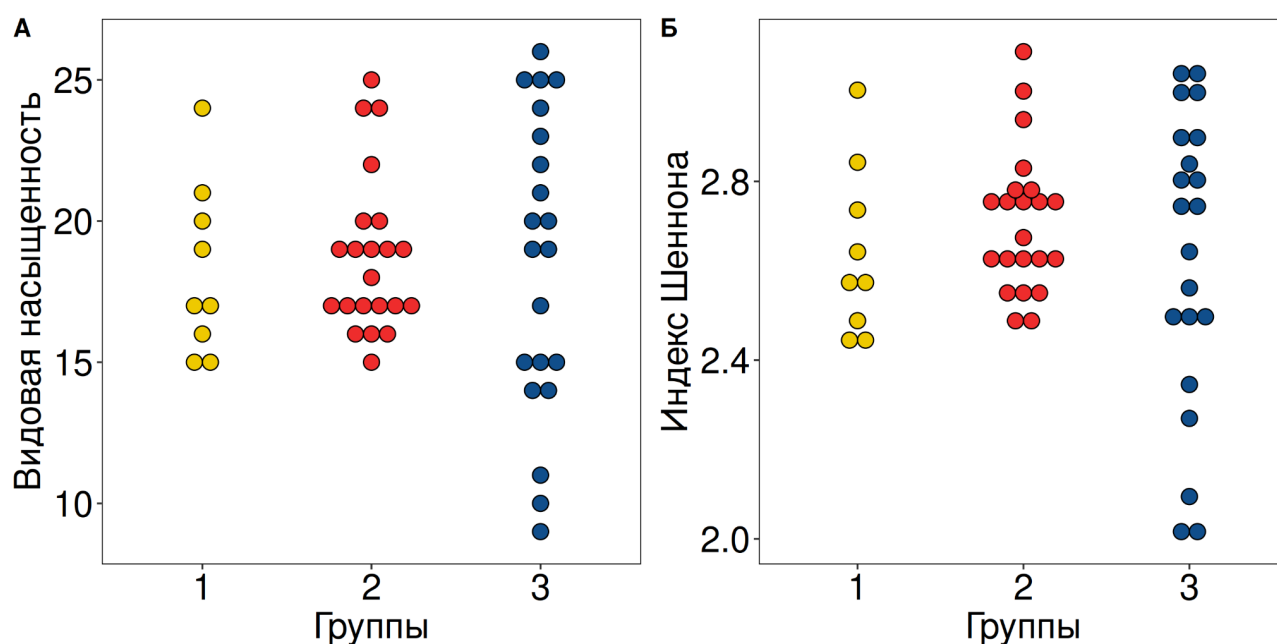


Рисунок 2. Показатели альфа-разнообразия травяно-кустарничкового яруса в выделенных группах геоботанических описаний. А — видовая насыщенность, Б — индекс Шеннона.

Согласно литературным данным (Дубенок и др., 2024), в 2018–2020 гг. на постоянных пробных площадях в «ядре» заповедника учтено от 15 до 31 вида сосудистых растений. Эти оценки были получены выборочно-статистическим методом, который предполагает учет видов на площадках 1 м², число закладываемых площадок составляет не менее 10-ти и зависит от размера постоянной пробной площади. Поскольку инвентаризация видового разнообразия в нашей работе проведена на площадках 100 м², сопоставление полученных результатов с данными по постоянным пробным площадям, по всей видимости, невозможно.

Результаты анализа гамма-разнообразия показали сходные показатели наблюдаемого видового богатства в трех анализируемых группах (рис. 3). Статистически значимых различий смоделированных оценок видового богатства не выявлено.

Отсутствие значимых различий по показателям альфа-, бета- и гамма-разнообразия между выделенными группами в целом ожидаемый результат, поскольку все исследованные сообщества представляют собой старовозрастные леса, а площадь «ядра» заповедника относительно невелика.

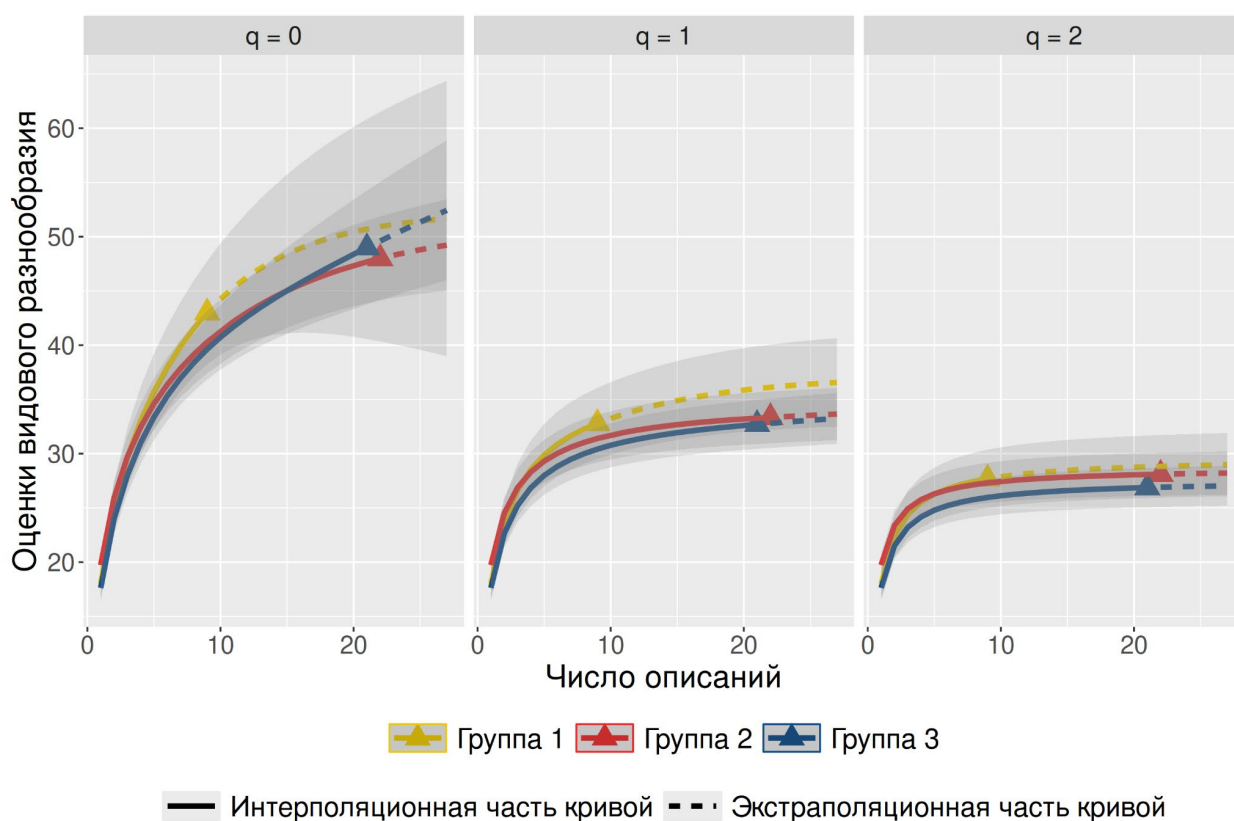


Рисунок 3. Кумулятивные кривые разнообразия с 95%-ми доверительными интервалами для исследуемых групп описаний лесов «ядра» заповедника. Числа Хилла: $q = 0$ — видовое богатство, $q = 1$ — эффективное число видов для индекса Шеннона, $q = 2$ — эффективное число видов для индекса Симпсона.

Результаты анализа эколого-цено-тической структуры травяно-кустарничкового яруса показали, что выделенные группы растительных сообществ различались по соотношению неморальных и бореальных видов (рис. 4). В группе 1 преобладали виды неморальной ЭЦГ (43.6%), участие бореальных видов было минимальным среди трех групп (16.2%). В группе 2 участие бореальных видов возрастало

до 47.4%, неморальных, напротив, снижалось до 25.9%. Наибольшее участие бореальных видов отмечено в группе 3 (57.8%) при минимуме неморальных (14.8%). Участие видов высокотравной и нитрофильной ЭЦГ было невелико и снижалось по мере увеличения доли бореальных видов. Участие видов крупнопапоротниковой ЭЦГ было относительно постоянным во всех группах и составило 16.9–18.9%.

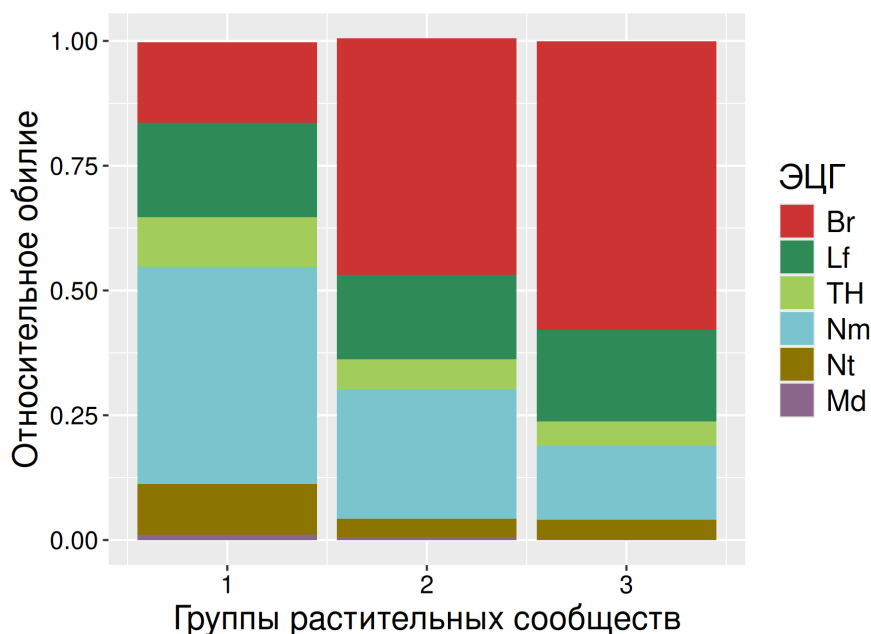


Рисунок 4. Эколого-ценотическая структура травяно-кустарничкового яруса в выделенных группах растительности. ЭЦГ: Br – бореальная, Lf – крупнопоротниковая, TH – высокотравная, Nm – неморальная, Nt – нитрофильная, Md – лугово-опушечная

По данным мониторинга на постоянных пробных площадях за 40-летний период в структуре живого напочвенного покрова «ядра» заповедника произошло повсеместное увеличение доли бореальных видов и сокращение неморальных (Дубенок и др., 2024). В наших данных высокое участие бореальных видов выявлено только в одной из трех выделенных групп сообществ. Такое несоответствие может быть связано с тем, что анализируемые нами описания охватывают большее разнообразие сообществ по сравнению с постоянными пробными площадями. Из-за распада древостоев на некоторых постоянных пробных площадях их раз-

мер при повторных обследованиях был сокращен (Лебедев, Чистяков, 2021). Поэтому опубликованные (Дубенок и др., 2024) данные об эколого-ценотической структуре, по всей видимости, относятся только к сомкнутым древостоям, и вывод о бореализации живого напочвенного покрова нельзя распространять на все леса «ядра» заповедника.

Анализ видового состава и обилия деревьев по материалам геоботанических описаний показал, что выделенные группы сообществ различались по проективному покрытию и разнообразию А и В ярусов (рис. 5). Для лесов группы 1 отмечено минимальное среднее проективное покрытие яруса А (33.3%) при

максимальном среднем проективном покрытии яруса В (70.0%). В древесном ярусе этой группы сообществ преобладала липа, в подросте доминировал клен. В группе 2 средние проективные покрытия ярусов А и В были практически одинаковы и составили 50 и 51% соответственно. Здесь в составе древес-

тоев помимо липы участвовала ель. В подросте также преобладала ель в содоминировании с кленом, рябиной и липой. В третьей группе сообществ среднее проективное покрытие яруса А составило 39.8%, яруса В – 46.4%. Ярус А состоял из ели, в подросте доминировали ель и рябина.

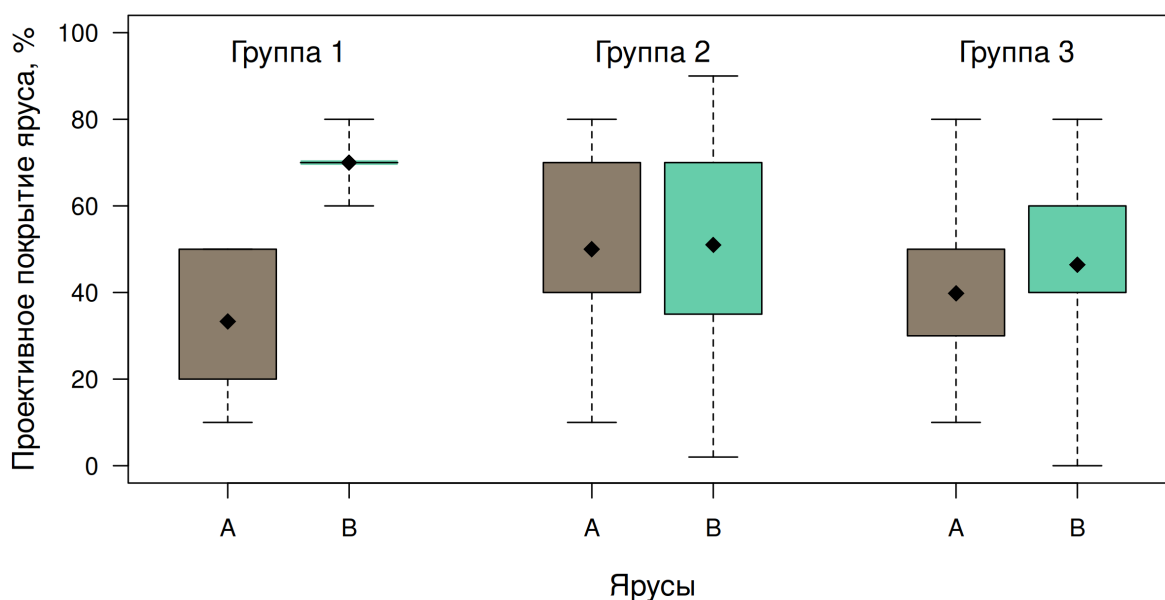


Рисунок 5. Проективно покрытие древесного яруса (А) и яруса подроста и подлеска (В) в выделенных группах растительности. На диаграмме «усы» показывают максимальное и минимальное значение, точки внутри прямоугольников – средние

Таким образом, в результате анализа геоботанических описаний лесов «ядра» заповедника выделены три группы сообществ.

(1) Несомкнутые липняки с подростом клена и липы, подлеском из рябины, неморальные.

(2) Елово-липовые леса с подростом клена, ели и липы, подлеском из рябины, неморально-бореальные.

(3) Разреженные ельники с участием липы, плотным подростом ели и подлеском из рябины, бореальные.

Относительно невысокие значения

проективного покрытия древесного яруса во всех группах сообществ согласуются с данными о естественном распаде древостоев Кологривского леса, полученными по результатам мониторинга на постоянных пробных площадях (Иванов и др., 2012; Лебедев, Чистяков, 2021). Высокие баллы обилия липы в древесном ярусе подтверждают полученные для постоянных пробных площадей данные об увеличении доли ее участия в древостоях «ядра» заповедника (Лебедев, Чистяков, 2021).

Очевидно, что описанные в этой работе группы сообществ не охватывают всего разнообразия разновозрастных парцелл Кологривского леса, существовавших до массового ветровала 2021 года. Тем не менее, вместе с результатами мониторинга на постоянных пробных площадях, они подтверждают, что лесной покров «ядра» заповедника представлял собой мозаику окон возобновления и ветровально-почвенных комплексов. Актуальной задачей для получения более детальных данных о разнообразии этой мозаики является обобщение разрозненных материалов, собранных в ходе исследований Кологривского леса, в том числе хранящихся в научном архиве заповедника.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые проведен количественный анализ биоразнообразия старовозрастных южнотаежных ельников «ядра» заповедника «Кологривский лес». На основе анализа объединенного массива геоботанических описаний выделено три группы лесных сообществ, сходных по показателям альфа-, бета- и гамма-разнообразия, но различающихся по эколого-ценотической структуре живого напочвенного покрова, составу и обилию древесного яруса, подроста и подлеска.

Результаты исследования расширяют имеющиеся сведения о составе и структуре старовозрастных ельников, полученные по данным мониторинга на постоянных пробных площадях, и уточняют опубликованные ранее материалы об эколого-ценотической структуре живого напочвенного покрова в лесах «ядра» заповедника до массового ветровала 2021 года.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров Ю. Д. Коренные темнохвойные леса южной тайги: резерват «Кологривский лес». М.: Наука, 1988. 218 с.
- Грозовская И. С., Ханина Л. Г., Смирнов В. Э.,

Бобровский М. В., Романов М. С., Глухова Е. М. Биомасса напочвенного покрова в еловых лесах Костромской области // Лесоведение. 2015. №1. С. 63–76.

Дубенок Н. Н., Лебедев А. В., Чистяков С. А., Криницын И. Г., Гемонов А. В. Динамика видового состава лесных фитоценозов за 40-летний период в заповеднике «Кологривский лес» // Вестник Бурятской государственной сельскохозяйственной академии имени В. Р. Филиппова. 2024. №1(74). С. 59–70. DOI: 10.34655/bgsha.2024.74.1.008

Дылис Н. В., Прокуронов И. Б. О структуре коренного типа елового леса южной тайги // Кологривский лес (эко-логические исследования). М.: Наука, 1986. С. 6–22.

Иванов А. Н., Буторина Е. А., Балдина Е. А. Многолетняя динамика коренных южнотаежных ельников в заповеднике Кологривский лес // Вестник Московского гос. ун-та. Серия 5: География. 2012. №3. С. 74–49.

Иванова Н. В., Шашков М. П., Лебедев А. В., Шанин В. Н. Количественный анализ факторов, влияющих на повреждение старовозрастного южнотаежного древостоя в результате

катастрофического ветровала, на основе дистанционных и объединенных данных // Экология. 2024. № 4. С. 288–296. DOI: 10.31857/S0367059724040043

Лебедев А. В., Иванова Н. В., Гостева Д. Ю., Гостев В. В., Криницын И. Г., Шашков М. П. Породный состав, структура и запасы углерода валежа лесов заповедника «Кологривский лес» после катастрофического ветровала 2021 года // Вопросы лесной науки. 2025. № 1. DOI: 10.31509/2658-607x-202581-160

Лебедев А. В., Чистяков С. А. Долговременные наблюдения на пробных площадях в древостоях ядра заповедника «Кологривский лес» // Вклад особо охраняемых природных территорий в экологическую устойчивость регионов: Современное состояние и перспективы. материалы II Всероссийской конференции, приуроченной к 15-летию создания заповедника «Кологривский лес». Кологрив, Государственный природный заповедник «Кологривский лес», 2021. С. 31–43.

Луговая Д. Л. Влияние экотопических факторов и природопользования

на разнообразие лесных сообществ
севера Костромской области // *Экология*. 2010. № 1. С. 9–16.

Немчинова А. В. Дифференциация лесных фитоценозов бассейна р. Понга на примере ландшафтов «Кологривского леса». Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.05 Ботаника. Сыктывкар, 2005. 23 с.

Письмеров А. В., Письмерова Р. С., Воробей П. М., Тяк А. В. Лесоводственные особенности древостоев основных групп типов леса // *Кологривский лес (экологические исследования)*. М.: Наука, 1986. С. 22–33.

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 // *Бюллетень МОИП. Серия биологическая*. 2006. Т. 111. № 2. С. 36–47.

Смирнов В. Э., Ханина Л. Г., Бобровский М. В. Расширенная система эколого-ценотических групп видов сосудистых растений для бореальной, гемибореальной и умеренной

лесных зон Европейской России. 2008. URL: clck.ru/3WY8N8 (дата обращения: 01.04.2026).

Хорошев А. В., Немчинова А. В., Кощеева А. С., Иванова Н. В., Петухов И. Н., Терентьева Е. В. Ландшафтные и сукцессионные факторы соотношения неморальных и бореальных свойств травяного яруса в заповеднике «Кологривский лес» // *Вестник Московского гос. ун-та. Серия 5: География*. 2013. № 5. С. 11–18.

De Cáceres M., Legendre P. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference // *Ecology*. 2009. Vol. 90. No. 12. P. 3566–3574. DOI: 10.1890/08-1823.1

Hsieh T. C., Ma K. H., Chao A. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers) // *Methods in Ecology and Evolution*. 2016. Vol. 7. P. 1451–1456. DOI: 10.1111/2041-210X.12613

Ivanova N., Shanin V., Grozovskaya I., Khanina L. Forest vegetation of the northeastern part of the Kostroma region (European Russia). Sampling event dataset. Version 1.3. // Institute of Mathematical Problems of Biology RAS – the Branch of Keldysh Ins-

tute of Applied Mathematics of Russian Academy of Sciences. 2018. URL: <https://doi.org/10.15468/qemuyc> accessed via GBIF.org (01 September, 2026).

Ivanova N. V. Factors limiting distribution of the rare lichen species *Lobaria pulmonaria* (in forests of the Kologriv Forest Nature Reserve) // *Biology Bulletin*. 2015. Vol. 42. No. 2. P. 145–153. DOI: 10.1134/S1062359015020041

Ivanova N. V., Shashkov M. P. Tree stand assessment before and after wind-throw based on open-access biodiversity data and aerial photography // *Nature Conservation Research*. 2022. Vol. 7. Suppl. 1. P. 52–63. DOI: 10.24189/ncr.2022.018

Lebedev A. V., Krinitsyn I. G., Ivanova N. V., Chistyakov S. A. Long-term vegetation inventory dataset from the sampling plots in the Kologrivsky Forest Nature Reserve (1979-2022). Sampling event dataset Version 1.3. // *FGBU GPZ Kologrivskij Les* name after M.G. Sinicin. 2023. URL: <https://doi.org/10.15468/9jns3f> accessed via GBIF.org (01 September, 2026).

Manly B. F. J. Randomization, bootstrap and

Monte Carlo methods in biology. 3rd Edition. New York: Chapman & Hall CRC, 2007. 480 p. DOI: 10.1201/9781315273075

Oksanen J., Simpson G., Blanchet F. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.6-8. 2024. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan> (01 April, 2026).

R Core Team. *A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2025. URL: <https://www.R-project.org/> (01 April, 2026).

Rossi J.-P. rich: An R Package to Analyse Species Richness // *Diversity*. 2011. Vol. 3(1). P. 112–120. DOI: 10.3390/d3010112

REFERENCES

Abaturov Yu. D., Korennye temnohvojnye lesa yuzhnoj tajgi: rezervat “Kologrivskij les” (Indigenous dark coniferous forests of the southern taiga: the Kologrivsky Forest Reserve), Moscow: Nauka, 1988, 218 p.

R Core Team. *A Language and Environment for Statistical Computing*, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2025, available at:

- <https://www.R-project.org/> (01 April, 2026).
- De Cáceres M., Legendre P., Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference, *Ecology*, 2009, Vol. 90, No 12, pp. 3566–3574, DOI: 10.1890/08-1823.1
- Dubenok N. N., Lebedev A. V., Chistyakov S. A., Krinicyan I. G., Gemonov A. V., Dinamika vidovogo sostava lesnyh fitocenozov za 40-letnij period v zapovednike “Kologrivskij les” (Dynamics of the species composition of forest communities over a 40-year period in the Kologrivsky Forest Nature Reserve), *Vestnik Buryatskoj gosudarstvennoj sel'skohozyajstvennoj akademii im. V. R. Filippova*, 2024, No 1(74), pp. 59–70, DOI: 10.34655/bgsha.2024.74.1.008.
- Dylis N. V., Prokuronov I. B., O strukture korenного типа елового леса южной тайги (On the Structure of the Native Spruce Forest Type in the Southern Taiga), *Kologrivskij les (jekonomicheskie issledovanija)* (Kologrivsky Forest (Ecological Studies)), Moscow: Nauka, 1986, pp. 6–22.
- Grozovskaja I. S., Hanina L. G., Smirnov V. Je., Bobrovskij M. V., Romanov M. S., Gluhova E. M., Biomassa napochvennogo pokrova v elovyh lesah Kostromskoj oblasti (The ground cover biomass of a spruce forest in Kostroma Oblast), *Russian Journal of Forest Science*, 2015, No 1, pp. 63–76.
- Hsieh T. C., Ma K. H., Chao A., iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers), *Methods in Ecology and Evolution*, 2016, Vol. 7, pp. 1451–1456, DOI: 10.1111/2041-210X.12613
- Ivanov A. N., Butorina E. A., Baldina E. A., Mnogoletnjaja dinamika korennyh juzhnotaezhnyh el'nikov v zapovednike Kologrivskij les (Long-term dynamics of native southern taiga spruce forests in the Kologrivsky Forest Nature Reserve), *Vestnik Moskovskogo Universiteta, Seriya Geografiya*, 2012, No 3, pp. 74–49.
- Ivanova N. V. Factors limiting distribution of the rare lichen species *Lobaria pulmonaria* (in forests of the Kologriv Forest Nature Reserve), *Biology Bulletin*, 2015, Vol. 42, No 2, pp. 145–153, DOI: 10.1134/S1062359015020041
- Ivanova N. V., Shashkov M. P. Tree stand assessment before and after windthrow based on open-access biodiversity data and aerial photography,

Nature Conservation Research, 2022, Vol. 7. Suppl. 1, pp. 52–63? DOI: 10.24189/ncr.2022.018

Ivanova N. V., Shashkov M. P., Lebedev A. V., Shanin V. N., Kolichestvennyj analiz faktorov, vlijajushhih na povrezhdenie starovozrastnogo juzhnotaezhnogo drevostoja v rezul'tate katastroficheskogo vetrovala, na osnove distancionnyh i ob'edinennyh dannyh (Quantitative analysis of factors influencing damage to old-growth hemiboreal stands as a result of a catastrophic windthrow, based on remote sensing and merged data), *Russian Journal of Ecology*, 2024, No 4, pp. 288–296, DOI: 10.31857/S0367059724040043

Ivanova N., Shanin V., Grozovskaya I., Khanina L., Forest vegetation of the northeastern part of the Kostroma region (European Russia), Sampling event dataset. Version 1.3, Institute of Mathematical Problems of Biology RAS – the Branch of Keldysh Institute of Applied Mathematics of Russian Academy of Sciences, 2018, available at <https://doi.org/10.15468/qemuyc> (01 September, 2026).

Khoroshev A. V., Nemchinova A. V., Koshheva A. S., Ivanova N. V., Petukhov I. N.,

Terent'eva E. V., Landshaftnye i sukcesionnye faktory sootnoshenija nemoral'nyh i boreal'nyh svojstv travjanogo jarusa v zapovednike “Kologrivskij les” (Landscape and Successional Factors Affecting the Ratio of Nemoral and Boreal Characteristics of the Herbaceous Layer in the “Kologrivsky Forest” Nature Reserve), *Vestnik Moskovskogo Universiteta, Seriya Geografiya*, 2013, No 5, pp. 11–18.

Lebedev A. V., Chistjakov S. A., Dolgovremennye nabljudenija na probnyh ploshhadjah v drevostojah jadra zapovednika “Kologrivskij les” (Long-term observations on sample plots in the core area of the “Kologrivsky Forest” Nature Reserve), *Vklad osobo ohranjaemyh prirodnyh territorij v jekologicheskiju ustojchivost' regionov: Sovremennoe sostojanie i perspektivy. II Vserossijskaja konferencija, priurochennaja k 15-letiju sozdanija zapovednika “Kologrivskij les”* (The Contribution of Specially Protected Natural Areas to Regional Environmental Sustainability: Current Status and Prospects. The 2nd All-Russian Conference, held in conjunction with the 15th anniversary of the establishment of the “Kologrivsky

- Forest" Nature Reserve), Kologriv: Gosudarstvennyj prirodnyj zapovednik "Kologrivskij les", 2021. pp. 31–43.
- Lebedev A. V., Ivanova N. V., Gosteva D. Ju., Gostev V. V., Krinitsyn I. G., Shashkov M. P., Porodnyj sostav, struktura i zapasy ugleroda valezha lesov zapovednika "Kologrivskij les" posle katastroficheskogo vetrovala 2021 goda (Species composition, structure and carbon stocks of deadwood of the "Kologrivsky les" nature reserve forests after the catastrophic windthrow of 2021), *Forest Science Issues*, 2025, No 1, DOI: 10.31509/2658-607x-202581-160
- Lebedev A. V., Krinitsyn I. G., Ivanova N. V., Chistyakov S. A., Long-term vegetation inventory dataset from the sampling plots in the Kologrivsky Forest Nature Reserve (1979-2022), Sampling event dataset Version 1.3., FGBU GPZ Kologrivskij Les name after M. G. Sinicin, 2023, available at <https://doi.org/10.15468/9jns3f> (01 September, 2026).
- Lugovaja D. L., Vlijanie jekotopicheskikh faktorov i prirodnopol'zovanija na raznoobrazie lesnyh soobshhestv severa Kostromskoj oblasti (Effect of ecotopic factors and nature resource use on the diversity of forest communities in northern Kostroma oblast), *Russian Journal of Ecology*, 2010, No 1, pp. 9–16.
- Manly B. F. J., *Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology*, New York: Chapman & Hall CRC, 2007, 480 p. DOI: 10.1201/9781315273075
- Nemchinova A. V., *Differenciacija lesnyh fitohor bassejna r. Ponga na primere landshaftov "Kologrivskogo lesa". Avtoreferat dissertacii na soiskanie uchenoj stepeni kandidata biologicheskikh nauk* (Differentiation of Forest Phytocenoses in the Ponga River Basin: The Case of the "Kologrivsky Forest" Landscapes. Abstract of a Dissertation for the Degree of Candidate of Biological Sciences), Syktyvkar, 2005, 23 p.
- Oksanen J., Simpson G., Blanchet F., *Vegan: Community Ecology Package*, R package version 2.6-8, 2024, available at: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan> (01 April, 2026).
- Pis'merov A. V., Pis'merova R. S., Vorobej P. M., Tjak A. V., Lesovodstvennyye osobennosti drevostoev osnovnykh grupp tipov lesa (Forestry characteristics of stands belonging to the main

forest type groups), *Kologrivskij les (jekologicheskie issledovanija)* (Kologrivsky Forest (Ecological Studies)), Moscow: Nauka, 1986, pp. 22–33.

Rossi J.-P. rich: An R Package to Analyse Species Richness, *Diversity*, 2011, Vol. 3(1), pp. 112–120. DOI: 10.3390/d3010112

Smirnov V. E., Khanina L. G., Bobrovskii M. V., Obosnovanie sistemy ekologo-tsenoticheskikh grupp vidov rastenii lesnoi zony Evropeiskoi Rossii na osnove ekologicheskikh shkal, geobotanicheskikh opisaniy i statisticheskogo analiza (A Framework for ecological-coenotic groups of plant species in the forest zone of European Russia

based on ecological scales, vegetation relevés, and statistical analysis), *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*, 2006, Vol. 111, No 2, pp. 36–47.

Smirnov V. E., Khanina L. G., Bobrovskii M. V., Rasshirennaya sistema ekologo-tsenoticheskikh grupp vidov sosudistykh rastenii dlya boreal'noi, gemiboreal'noi i umerennoi lesnykh zon Evropeiskoi Rossii (Validation of the ecological-coenotic groups of vascular plants for European Russian forests on the basis of ecological indicator values, vegetation relevés and statistical analysis), 2008, available at: clck.ru/3WY8H8 (01 April, 2026).

COMPOSITION AND STRUCTURE OF COMMUNITIES IN THE “CORE” AREA OF THE “KOLOGRIVSKY FOREST” NATURE RESERVE BEFORE THE WINDTHROW OF 2021

N. V. Ivanova

*Institute of Mathematical Problems of Biology, Keldysh Institute of Applied Mathematics, Russian Academy of Sciences
Professor Vitkevich st. 1, Pushchino, 142290 Moscow Region, Russian Federation*

E-mail: natalya.dryomys@gmail.com

Received: 12.08.2026

Revised: 07.09.2026

Accepted: 15.09.2026

The study of biodiversity in old-growth forests is a current challenge in forest ecology. The aim of this study was to quantitatively assess the diversity of the vegetation cover in the old-growth southern taiga forests of the Kologrivsky Forest Nature Reserve (Kostroma Region). A total of 52 vegetation relevés of 100 m² were conducted in 2012 and 2013. All vascular plants and their abundance according to the Braun-Blanquet cover-abundance scale were recorded in herb, shrub, and tree layers. Ward's cluster analysis with Hellinger distance was performed for grouping of relevés. Then, for each group, we assessed alpha, beta, and gamma diversity. Alpha diversity was assessed using the species richness index and randomisation tests. Beta diversity was assessed using the Jaccard distance. To analyse gamma diversity, we calculated Hill indices and plotted cumulative diversity curves. Species indicator values were calculated for each group. Functional diversity was assessed based on the diversity of ecological-coenotic groups (ECG).

Three groups of communities were classified as a result of the analysis: (1) semi-open linden (*Tilia cordata*) stands with undergrowth of maple (*Acer platanoides*) and linden and rowan (*Sorbus aucuparia*) with a nemoral herb layer; (2) spruce-linden stands with undergrowth of maple, spruce (*Picea abies*), and linden with a nemoral-boreal herb layer; (3) semi-open spruce stands with linden with undergrowth of spruce and rowan with a boreal herb layer. These community groups did not differ in terms of alpha, beta, and gamma diversity. Differences between the groups were found in the functional diversity of the herbaceous layer and the composition and abundance of the tree layer and the understory. We compared our results with data from stand monitoring at permanent sample plots. Our study confirms the findings regarding the natural decline of old-growth spruce stands and the increase in the proportion of linden trees in the stands. Furthermore, our results contradict previous findings regarding an increase in the abundance of boreal species in the Kologriv Forest.

Keywords: old-growth forests, Kostroma region, biodiversity, Hill numbers, ecological-coenotic groups

Рецензент: Н. С. Басова Е. В.