

Динамика экосистем влажной субори центра Приволжской возвышенности

© 2025. А. Ю. Кудрявцев^{1,2}, к. б. н., директор, с. н. с.,

¹Саратовский филиал Института проблем экологии
и эволюции им. А. Н. Северцова Российской академии наук,
410028, Россия, г. Саратов, ул. Рабочая, д. 24,

²Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь»,
440031, Россия, г. Пенза, ул. Окружная, д. 12а,
e-mail: akydtaks@mail.ru

Приведены результаты исследования динамики характерного для центральной части Приволжской возвышенности типа лесных экосистем – влажной субори. Исследования проводили на территории участка «Верховья Суры» заповедника «Приволжская лесостепь». Ход процесса изучали в возрастном ряду, выделенном в однородных лесорастительных условиях на основе принципов динамической классификации типов леса. В результате обработки данных таксации леса получены средние величины таксационных показателей древостоев для каждого класса возраста. Одновременно проведён анализ изменений всех компонентов насаждений. На его основе возрастной ряд был разделён на отдельные периоды и фазы. Тенденции изменения доли участия каждой лесообразующей породы в составе древостоя на разных возрастных стадиях описаны нелинейными уравнениями. Проведённое исследование показало, что полученный возрастной ряд представляет собой ряд трансформации лесных сообществ. Нарушение хода лесообразовательного процесса привело к масштабной смене коренных насаждений на производные. После начала применения сплошнолесосечных рубок площадь, занятая лиственными деревьями, постоянно росла. Следствием масштабного применения рубок промежуточного пользования, санитарных и добровольно-выборочных рубок стало формирование изреженных сосновых древостоев. Одновременно происходила и трансформация нижних ярусов сообществ. Эти факторы вызвали ухудшение условий естественного возобновления сосны (*Pinus sylvestris* L.). В результате, к настоящему времени возможность формирования сосновых древостоев путём естественного возобновления почти полностью исключена.

Ключевые слова: лесорастительные условия, динамический ряд, антропогенная трансформация, Приволжская возвышенность.

The dynamic of ecosystems pine woods (subor') on the humid sand soils at the central part of Volga Upland

© 2025. A. Yu. Kudryavtsev^{1,2} ORCID: 0009-0007-7797-4865³

¹Saratov Branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution,
Russian Academy of Sciences,
24, Rabochaya St., Saratov, Russia, 410028,

²State Nature Reserve "Privolzhskaya Lesostep'",
12A, Okruzhnaya St., Penza, Russia, 440031,
e-mail: akydtaks@mail.ru

Presents the results the study of the forest communities dynamic in the central part of the Volga Upland: a part of the Privolzhskaya Lesostep' Nature Reserve "Verkhov'ya Sury". The forest vegetation of investigated region is mostly influence by anthropogenous factors. The history of the forests formation has specific peculiarities caused by both nature conditions and history transformation of the territories. As example the characteristic type of pine woods – subor' on the humid sand soils presented. The process investigated at the age row that distinguished in homogenous forest-growth conditions on the basic dynamic classification of forest types. On the basic of forest inventory dates the average values of taxation index for every age-class are received. At same time all components of stands analyzed. On its basic the age row divided to the phases and periods. Tendencies the change of every forest-forming breed share at the timber stand composition at the different age stages described by non-linear equations. The investigation showed that received age row is the row of forest community's transformation. Disturbance of the forest-forming process resulting to change of

native stands to secondary. Since the clear-cut logging cutting begins, the square of leaved breeds increased steadily. As consequence of large-scale intermediate cutting, sanitary and voluntary-selective cutting, thins pine timber stands are formed. At the same time transformation of the low canopies, happen. These factors caused change for the worse of pine (*Pinus sylvestris* L.) natural regeneration conditions. As result at now time formed of pine timber stands by natural regeneration expelled almost entirely.

Keywords: forest-growth conditions, dynamic row, anthropogenous transformation, Volga Upland.

Проблема изучения динамики лесов – одна из самых актуальных в лесоведении [1–7]. К настоящему времени постоянно усиливающееся антропогенное воздействие привело к радикальному изменению состава и структуры лесов [8–18]. Знания, полученные при исследовании динамики лесных сообществ, позволят решить задачу рационального использования лесных ресурсов [19–22].

В связи со сложностью лесных экосистем, повсеместной их антропогенной трансформацией, поливариантностью и нелинейностью дигрессивно-демутационных смен остро необходимы контроль и прогнозирование изменений, происходящих в лесах. Традиционный подход к мониторингу состояния растительности, основанный на небольшом количестве пробных площадей, характеризующих отдельные (часто случайные) стадии дигрессивно-демутационных смен, без учёта направлений динамики, оказывается чрезвычайно малоинформативным. Необходимо использовать для анализа массивы описаний лесных экосистем, характеризующих ту или иную территорию.

Согласно методическим рекомендациям по проведению государственной инвентаризации лесов, утверждённым приказом № 472 Рослесхоза от 10.11.2011, а также данным литературы [23–26], важнейшей составной частью программы экологического мониторинга в заповедниках является контроль состояния и естественного развития лесной растительности, не подверженной антропогенному воздействию.

Цель данной работы – на основании материалов таксации леса оценить разнообразие и динамику лесных экосистем заповедного участка в пределах отдельного типа лесорастительных условий – влажной субори.

Объекты и методы исследования

Верхнесурский участок заповедника «Приволжская лесостепь» расположен в центральной части Приволжской возвышенности. Площадь участка составляет 6339 га. Сформировавшийся в результате интенсивной хозяйственной деятельности лесной покров участка представляет собой мозаику коренных и про-

изводных сообществ, которые одновременно характеризуют как богатство почв элементами питания и степень увлажнения, так и уровень антропогенной трансформации экосистем. На изучаемом участке преобладают коренные сосновые леса, различные по составу, строению и производительности [27]. Производные леса представлены, в основном, березняками с примесью осины (*Populus tremula* L.) и липы (*Tilia cordata* Mill.).

Первое лесоустройство территории заповедника проведено в 2002–2004 гг. Инвентаризация лесного фонда была выполнена с повышенной точностью и детализацией [28–33]. Статистическую обработку данных выполняли в пакетах программ MS Excel 2010 (Microsoft Corp.) и Statistica 6.0 (Statsoft Inc., OK, USA).

Видовые названия приводятся по С.К. Черепанову [34].

Результаты и обсуждение

Влажные субори занимают около 30% от общей площади исследуемого участка. Они приурочены к пологим склонам речных долин (преимущественно правый берег р. Суры) и надпойменных террас. В пределах данного экотопа абсолютно преобладают древостои естественного происхождения (80% от покрытой лесом площади). В лесостепной зоне европейской территории России синонимами данного типа леса являются «влажная сосново-дубовая суборь» или «сосняк травяной с дубом», «свежая липово-дубовая суборь», «сосняк майниково-черничный» [27]. Почвы дерново-мелкоподзолистые поверхностно-слабоглееватые супесчаные на песках, подстилаемые песчаником на глубине 101–150 см и дерново-мелкоподзолистые поверхностно-слабоглееватые супесчаные на песках. Практически вся площадь, занимаемая почвами этого типа, покрыта лесом. Прогалины занимают около одного процента территории. Абсолютно преобладают насаждения естественного происхождения. На долю лесных культур приходится около 19% от общей площади участка.

Полученный возрастной ряд включает в себя древостои с возрастом до 200 лет. Од-

нако, распределение площадей древостоев по классам возраста крайне неравномерно. Явно выражено преобладание древостоев в возрасте 61–80 лет. Площадь, занимаемая деревьями в возрасте 81–120 лет, гораздо меньше. Ещё меньше доля древостоев в возрасте до 60 лет, а площадь, занимаемая древостоями старше 120 лет, незначительна.

Древостои достигают высокой сомкнутости уже на ранних стадиях развития (табл. 1), что свидетельствует об успешном возобновлении леса. В дальнейшем сомкнутость древостоев несколько возрастает и сохраняется примерно на одном уровне вплоть до достижения ими возраста 200 лет.

Высота мелколиственных деревьев превосходит высоту остальных видов уже на ранних стадиях (табл. 1). Затем отмечается их бурный рост, вплоть до 60 лет, который в дальнейшем резко замедляется. Сосна сравнивается с мелколиственными породами деревьев по высоте к 80 годам. Далее её рост продолжается вплоть до конца возрастного ряда. Для широколиственных деревьев характерны резкие колебания значений высоты ствола. Это связано с тем, что нередко при рубках деревья этих видов оставляли для их дальнейшего роста. Однако в целом они сильно отстают в

росте и остаются в нижних ярусах древостоев.

В составе сообществ влажной субори естественного происхождения в целом явно выражено преобладание сосны (*Pinus sylvestris* L.). В то же время довольно значительна доля берёзы (*Betula pendula* Roth). Степень участия осины (*Populus tremula* L.) и широколиственных пород очень мала. Однако видовой состав сообществ с момента их восстановления на обезлесенных участках по мере увеличения возраста формирующихся древостоев существенно изменяется (табл. 1).

При этом изменение доли каждого вида в составе имеет свою специфику. Аппроксимация временного ряда описывает динамику доли различных пород деревьев в составе древостоев уравнениями полиномов второй степени: сосна – $y = -0,194x^2 + 31,56x - 35,22$, $R^2=0,92$; липа – $y = 0,19x^2 - 2,87x + 11,47$, $R^2=0,85$; берёза (*Betula pubescens* Ehrh.) – $y = 1,35x^2 - 21,80x + 96,07$, $R^2=0,84$; осина – $y = 0,93x^2 - 10,97x + 33,15$, $R^2=0,96$.

Присутствие сосны в древостоях вплоть до возраста 20 лет невелико. На протяжении этого периода оно практически не изменяется. В период 21–40 лет доля её участия в составе удваивается. Затем происходит скачкообразный рост доли сосны, который продолжается

Таблица 1 / Table 1
Характеристика древостоев в возрастном ряду / The timber stands characteristics at the age row

Вид / Species	Возраст, лет / Age, year											
	< 10	11–20	21–40	41–60	61–80	81–100	101–120	121–140	141–160	161–180	181–200	Среднее Average
Полнота 1-го яруса Density of the 1-s canopy	0,64	0,61	0,69	0,71	0,72	0,67	0,63	0,67	0,66	0,53	0,76	–
Средняя высота, м / Average height, m												
<i>Pinus sylvestris</i> L.	3,2	5,1	13,5	19,4	23,2	25,5	26,0	26,6	30,3	28,9	33,0	–
<i>Quercus robur</i> L.	–	7,0	–	18,0	5,0	2,0	–	–	–	–	–	–
<i>Acer platanoides</i> L.	–	–	–	–	2,9	2,0	–	–	–	–	–	–
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	–	8,0	13,9	–	20,0	–	–	–	–	–	–	–
<i>Tilia cordata</i> Mill.	3,7	5,5	11,5	17,2	7,0	21,0	3,3	7,0	13,5	–	4,0	–
<i>Betula pubescens</i> Ehrh. [B. alba L.]	4,8	7,6	14,9	20,5	20,3	18,7	16,9	21,8	11,9	11,0	23,0	–
<i>Populus tremula</i> L.	3,8	4,8	13,4	21,8	23,9	24,5	–	–	–	–	–	–
Состав, % от общего запаса / Composition, % of common volume												
<i>Pinus sylvestris</i> L.	11,1	9,0	23,8	61,8	76,8	91,9	93,4	91,7	93,7	93,4	69,9	74,4
<i>Quercus robur</i> L.	–	0,5	0,9	0,3	–	–	–	–	–	–	–	0,1
<i>Tilia cordata</i> Mill.	7,4	7,7	6,3	2,1	0,4	–	–	–	0,4	–	–	1,1
<i>Betula pubescens</i> Ehrh. [B. alba L.]	57,4	70,3	58,2	32,8	20,3	7,7	4,8	8,3	5,9	6,6	30,1	21,0
<i>Populus tremula</i> L.	24,1	12,6	10,5	3,0	3,1	0,3	–	–	–	–	–	3,3
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	–	–	0,4	–	0,1	–	–	–	–	–	–	0,1

Примечание: прочерк – вид отсутствует. / Note: Dash – species absent.

Таблица 2 / Table 2

Доля древостоев различного типа в возрастном ряду (% от общей площади)
Share of the different types of timber stands at the age row, % of the common square of timber stands

Тип сообществ Community types	Возраст, лет / Age, year										
	< 10	11–20	21–40	41–60	61–80	81–100	101–120	121–140	141–160	161–180	181–200
Сосняки чистые Pure pine	–	–	–	38,9	39,8	76,5	88,5	76,4	87,5	100,0	–
Сосняки смешанные Mixed pine	3,4	–	6,3	2,6	30,1	14,4	5,4	6,7	5,1	–	100,0
Сосново-мелколиственные Pine small-leafs	–	–	8,9	17,8	19,2	6,7	0,5	–	4,7	–	–
Широколиственные смешанные Mixed broad-leafs	5,0	–	1,9	2,3	–	–	–	–	–	–	–
Берёзовые чистые Pure birch	2,1	30,0	14,8	4,2	1,0	0,4	–	–	–	–	–
Берёзовые смешанные Mixed birch	46,2	42,5	41,6	31,7	4,1	0,5	–	–	–	–	–
Осиновые чистые Pure aspen	–	2,0	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Осиновые смешанные Mixed aspen	9,4	1,2	–	–	2,4	–	–	–	–	–	–
Мелколиственные Small-leafs	33,9	15,9	5,3	1,6	1,0	–	–	–	–	–	–
Мелколиственные смешанные Mixed small-leafs	–	6,1	20,2	1,6	2,3	0,7	–	–	–	–	–
Смешанные Mixed	–	1,4	–	–	0,2	–	–	–	–	–	–
Многоярусные Complicated	–	–	–	–	–	0,6	5,7	17,5	3,8	–	–

Примечание: прочерк – сообщество отсутствует. / Note: Dash – community absent.

до ста лет. Далее степень участия сосны в составе сообществ остаётся стабильной вплоть до возраста 180 лет. После достижения этого возраста роль сосны резко снижается. При этом она остаётся доминирующим видом. Доля мелколиственных деревьев (преимущественно берёзы) в составе сообществ довольно велика, однако степень участия берёзы и осины в формировании сообществ на разных временных этапах коренным образом различается. Берёза доминирует уже в самом раннем возрасте. После достижения 10 лет её роль значительно возрастает, а после 20 лет также заметно снижается. После 40 лет берёза перестаёт доминировать в составе древостоев. В дальнейшем степень её участия продолжает снижаться, оставаясь незначительной вплоть до 180 лет, после чего она становится содоминантом. Осина содоминирует в составе до достижения 10-летнего возраста. Затем её доля сокращает-

ся в два раза. А после 40 лет она отмечается в составе лишь в виде незначительной примеси. После достижения возраста 120 лет осина полностью выпадает из состава, появляясь только в самом конце возрастного ряда.

Широколиственные деревья в целом представлены крайне незначительно. Они отмечаются только в древостоях, возраст которых не превышает 100 лет, при этом степень участия липы в составе гораздо выше, чем дуба.

Последующий анализ таксационных описаний показал, что единый возрастной ряд состоит из сообществ различного состава (табл. 2). Для оценки специфики лесных сообществ были выделены 12 типов древостоев естественного происхождения, существенно различающихся по составу и строению [35].

При этом каждой возрастной стадии присущ определённый спектр сообществ (табл. 2). Самые молодые древостои (до 10 лет) в основ-

ном представлены берёзовыми смешанными и смешанными лесами. На следующей стадии преобладают берёзовые чистые и берёзовые смешанные древостои. Значительна также доля смешанных сообществ. В возрасте 21–40 лет преобладание берёзовых и мелколиственных лесов сохраняется. В то же время возрастает степень участия сосняков. К 60 годам ситуация меняется коренным образом. Преобладают сосновые древостои, преимущественно чистые сосняки. Однако, доля смешанных березняков остаётся высокой. Затем происходит резкое увеличение доли сосняков различного состава. После достижения 80 лет преобладают чистые сосняки. К этому времени приурочено появление многоярусных древостоев. В дальнейшем сохраняется преобладание чистых сосняков с небольшой примесью смешанных сосновых древостоев и многоярусных лесов. Лиственные леса полностью отсутствуют. Сообщества заключительной стадии представлены смешанными сосняками.

Развитие подроста начинается при достижении древостоями возраста 21–40 лет (табл. 3). В этом возрасте в его составе преобладают липа и берёза. В дальнейшем площадь, занимаемая подростом, растёт довольно быстро. Возрастает его видовое разнообразие. После 60 лет появляется сосновый подрост, максимальное развитие которого приходится на период от 100 до 160 лет. В дальнейшем степень его распространения резко сокращается, а на последней стадии подрост сосны не отмечен. В целом преобладает берёзовый подрост, особенно широко распространённый в лесах высокого возраста. Значительно меньше распространён липовый подрост, но он довольно часто встречается в древостоях самого высокого возраста.

В составе подлеска отмечено 15 видов растений. Явно выражено преобладание рябины (*Sorbus aucuparia* L.), ракитника (*Chamaecytisus ruthenicus* Fisch.), крушины ломкой (*Frangula alnus* Mill.) и бересклета (*Euonymus verrucosa* Scop.). Формирование подлеска на-

Таблица 3 / Table 3

Распространение подроста и подлеска различных видов в возрастном ряду, % от общей площади древостоев / Spreading of the undergrowth at the age row, % of the common square of timber stands

Вид / Species	Возраст, лет / Age, year										
	< 10	11–20	21–40	41–60	61–80	81–100	101–120	121–140	141–160	161–180	181–200
<i>Pinus sylvestris</i> L.	–	–	–	–	2,0	3,1	17,5	38,0	25,4	10,4	–
<i>Quercus robur</i> L.	–	–	–	–	7,4	3,8	–	–	–	–	–
<i>Acer platanoides</i> L.	–	–	0,8	–	3,6	0,7	5,4	–	–	–	–
<i>Tilia cordata</i> Mill.	–	–	7,6	1,4	13,3	2,7	8,9	10,4	19,7	–	40,0
<i>Betula pubescens</i> Ehrh. [B. alba L.]	–	–	6,0	–	15,3	12,6	29,9	32,5	45,1	85,1	–
<i>Salix caprea</i> L.	–	–	–	–	2,6	–	–	–	–	–	–
<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.	9,0	6,6	10,3	0,9	9,3	9,8	32,7	12,6	13,5	–	40,0
<i>Cerasus fruticosa</i> Pall.	–	2,0	–	–	–	1,1	–	–	–	–	–
<i>Lonicera xylosteum</i> L.	–	–	–	2,3	0,4	–	–	–	–	–	–
<i>Viburnum opulus</i> L.	–	–	–	–	0,1	–	–	–	–	–	–
<i>Acer tataricum</i> L.	–	–	–	–	–	2,3	–	–	–	–	–
<i>Frangula alnus</i> Mill.	1,3	10,4	6,7	12,8	17,4	9,0	9,3	72,1	85,1	40,0	–
<i>Corylus avellana</i> L.	–	–	–	2,3	0,6	5,4	–	–	–	–	–
<i>Juniperus communis</i> L.	–	4,3	–	–	2,7	22,1	16,5	–	–	–	–
<i>Rubus idaeus</i> L.	4,1	–	2,0	–	0,1	0,3	–	–	–	–	–
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	31,6	73,0	50,7	22,6	45,3	82,4	72,1	86,4	77,0	25\4	31,6
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i> (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova	65,3	57,0	21,8	11,8	8,5	43,9	39,9	49,4	2,9	14,9	65,3
<i>Salix cinerea</i> L.	–	4,1	–	–	5,4	–	0,7	–	–	–	–
<i>Padus avium</i> Mill.	–	1,3	–	–	2,1	5,8	–	–	–	–	–
<i>Rosa majalis</i> Herrm. [incl. R. Glabrifolia C.A. Mey. ex. Rupr., R. Gorinkensis Bess.]	–	–	–	–	0,6	1,6	1,7	–	9,8	–	–

Примечание: прочерк – вид отсутствует. / Note: Dash – species absent.

чинается уже в самом раннем возрасте. В это время в его составе наиболее распространён ракитник. Характерно присутствие можжевельника (*Juniperus communis* L.), заметное на стадиях зрелого леса. Остальные виды встречаются спорадически и приурочены к сообществам различных классов возраста. На отдельных стадиях в составе подлеска отмечена вишня степная (*Cerasus fruticosa* Pall.).

В напочвенном покрове влажных суборей изучаемой территории довольно хорошо развит ярус мхов и лишайников. В его составе наряду с преобладающими зелёными мхами фрагментарно встречаются сфагновые и политриховые мхи. Зелёные мхи появляются после достижения древостоями 10-летнего возраста. Степень их распространения постепенно растёт, а после 40 лет происходит её скачкообразное увеличение. В дальнейшем степень распространения зелёных мхов остаётся постоянной, несколько возрастая к концу возрастного ряда. Лишайники наиболее распространены в самых молодых сообществах, но в дальнейшем степень их распространения варьирует, оставаясь при этом невысокой.

Состав травостоя влажной субори отличается значительным разнообразием (табл. 4). Наиболее распространёнными доминантами травостоя на протяжении всего возрастного ряда являются вейник седеющий (*Calamagrostis canescens* Web.), осока волосистая (*Carex pilosa* Scop.), костяника (*Rubus saxatilis* L.), ландыш майский (*Convallaria majalis* L.) и орляк (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn).

Доминирование черники (*Vaccinium myrtillus* L.), брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.), режее ортилии (*Orthilia secunda* L.), грушанки круглолистной (*Pyrola rotundifolia* L.) и зимолюбки (*Chimaphila umbellata* L. W. Barton) отмечено в древостоях среднего и старшего возраста.

Несколько меньше распространение земляники (*Fragaria vesca* L.), герани лесной (*Geranium sylvaticum* L.), звездчатки ланцетолистной (*Stellaria holostea* L.), марьянника дубравного (*Melampyrum nemorosum* L.), сныти (*Aegopodium podagraria* L.), купены лекарственной (*Polygonatum odoratum* (Mill.) и прострела весеннего (*Pulsatilla patens* (L.) Mill.).

В числе доминантов отмечены мезофильные виды – таволга (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.), келерия (*Molinia caerulea* (L.) Moench.) и осока береговая (*Carex riparia* Curt.).

Изредка в напочвенном покрове доминируют плауны – годичный (*Lycopodium*

annotinum L.), булабовидный (*Lycopodium clavatum* L.) и дифазиаструм (*Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub), а также хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum* L.).

Изменение лесной растительности влажной субори под воздействием хозяйственной деятельности можно представить следующим образом. В результате выборочных рубок, проводимых в коренных сосновых лесах, формировались многоярусные сообщества, с изреженным верхним сосновым ярусом и нижними ярусами, сформированными сосной и берёзой. Сплошнолесосечные рубки многоярусных сосновых лесов привели к формированию производных, преимущественно сосновых древостоев с небольшой примесью мелколиственных видов.

Вырубка древостоев на месте производных насаждений привела к формированию значительных площадей сообществ смешанного состава и мелколиственных древостоев (преимущественно березняков). К этому времени в экотопе происходят заметные изменения. Наличие примеси лиственных деревьев способствовало заметному увеличению плодородия верхних горизонтов почв. Под пологом мелколиственных и смешанных древостоев начинается развитие подроста широколиственных деревьев (прежде всего липы). Под пологом изреженных сосняков формируется сосновый и берёзовый подрост. В дальнейшем в старовозрастных сосняках, пройденных выборочными рубками, формируются нижние ярусы, образованные различными видами лиственных деревьев. Ведущую роль приобретает вегетативное возобновление лиственных пород, а молодое поколение берёзы продуцирует огромное количество семян. Семенным и вегетативным путём происходит новая, ещё более мощная, чем на рубках коренных сосняков, вспышка возобновления лиственных пород. Для них характерен энергичный рост, особенно в первое десятилетие после рубки, что ещё более усугубляет угнетение сосны. В результате доля сосны в составе древостоев, как и доля сосновых лесов младших возрастов, становится минимальной.

Анализ данных динамики всех ярусов растительности позволил разделить рассматриваемый возрастной ряд на четыре периода, каждый из которых, в свою очередь, состоит из отдельных фаз.

Первый период продолжительностью до 40 лет характеризуется преобладанием смешанных древостоев с доминированием берёзы, в составе которых довольно велико участие

Таблица 4 / Table 4

Распространение доминантов напочвенного покрова в возрастном ряду,
% от покрытой лесом площади / Spreading of the ground cover dominants at the age row,
% of the common square of timber stands

Вид / Species	Возраст, лет / Age, year										
	< 10	11–20	21–40	41–60	61–80	81–100	101–120	121–140	141–160	161–180	181–200
<i>Calamagrostis canescens</i> (Web.)	32,6	84,8	46,8	41,7	49,4	65,7	56,0	62,3	19,3	10,4	–
<i>Geranium sylvaticum</i> L.	–	3,9	7,0	9,9	4,1	7,4	8,8	29,8	–	74,6	–
<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	–	–	–	5,5	7,4	2,9	0,3	–	–	–	–
<i>Diphysastrum complanatum</i> (L.) Holub	–	–	–	–	–	3,1	–	–	–	–	–
<i>Stellaria holostea</i> L.	12,1	7,5	27,8	5,8	10,5	15,0	11,5	23,0	–	–	–
<i>Fragaria vesca</i> L.	9,3	29,1	5,5	0,9	4,4	29,1	26,4	23,0	48,8	–	–
<i>Chimaphila umbellata</i> (L.) W. Barton	–	–	–	–	1,5	11,2	–	–	38,9	–	–
<i>Rubus saxatilis</i> L.	–	33,9	13,1	14,8	36,0	46,7	36,9	73,4	44,7	10,4	60,0
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	19,3	8,2	–	0,5	–	13,8	0,2	–	–	–	–
<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce [P. officinale (L.) All.]	3,3	17,5	11,2	5,7	7,8	5,3	16,3	–	–	–	–
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	–	1,3	15,4	–	0,2	1,0	–	–	–	–	–
<i>Convallaria majalis</i> L.	21,6	55,7	52,8	20,9	34,3	76,8	72,1	69,6	58,2	25,4	–
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	–	–	–	–	3,0	–	8,3	–	–	–	–
<i>Melampyrum nemorosum</i> L.	1,5	9,8	7,0	15,5	6,0	2,8	7,3	3,4	9,8	74,6	–
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench	–	0,9	10,7	2,0	0,8	6,2	8,1	–	–	–	–
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	18,5	25,7	45,3	30,0	55,8	26,7	67,0	35,5	62,3	–	100,0
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House [Ramischia secunda (L.) Garcke]	–	–	0,7	9,0	15,4	17,9	0,9	4,3	38,9	–	–
<i>Carex riparia</i> Curt.	–	–	4,4	8,4	4,4	0,4	0,5	–	–	–	–
<i>Carex pilosa</i> Scop.	60,4	12,7	38,0	25,0	15,4	13,6	7,9	22,3	2,9	14,9	40,0
<i>Lycopodium clavatum</i> L.	–	–	–	1,1	0,3	–	–	4,4	–	–	–
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	–	–	–	–	6,7	–	–	12,3	–	–	–
<i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill.	14,7	5,2	–	–	1,1	4,5	9,6	22,1	–	–	–
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	6,9	8,9	7,8	6,6	5,7	0,7	7,9	8,3	–	–	40,0
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	–	1,4	5,5	–	3,7	–	5,9	–	–	–	–
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	–	1,6	7,8	30,8	42,9	20,1	25,8	34,4	23,4	10,4	40,0
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	–	15,4	1,3	23,3	47,0	29,5	50,3	35,8	87,7	10,4	–
Cladoniaceae	31,9	2,5	–	10,1	8,2	17,8	14,5	–	2,9	14,9	–
Hylocomiaceae	–	5,0	11,0	44,2	37,4	39,0	40,8	36,9	54,5	–	60,0
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	–	–	–	–	2,1	–	–	–	–	–	–
Sphagnaceae	–	–	0,8	2,9	5,6	0,8	–	–	–	–	–

Примечание: прочерк – вид отсутствует. / Note: Dash – species absent.

осины и широколиственных деревьев. В начальной фазе, в возрасте до 10 лет, доля сосны в составе древостоев невелика. Подрост полностью отсутствует. Подлесок развит довольно хорошо, в его составе доминируют ракитник русский и рябина. В напочвенном покрове нередко доминируют лишайники. В составе травостоя преобладают осока береговая и вейник седеющий. В следующей фазе (11–20 лет) в составе древостоев заметно возрастает роль берёзы. Доля сосны остаётся прежней. В составе подлеска доминантом становится рябина. Ярус лишайников деградирует. В травостое появляются брусника, черника и костяника. Наиболее распространённым доминантом становится вейник. Третья фаза (21–40 лет) характеризуется увеличением доли сосны в два раза. Появляется подрост широколиственных деревьев и берёзы. В составе травостоя доминируют ландыш и вейник.

Для второго периода продолжительностью 40 лет характерны смешанные древостои с преобладанием сосны. Доля осины и широколиственных видов резко сокращается. В четвёртой фазе (41–80 лет) в составе подростка появляется сосна. Также, наряду с берёзой, в его составе довольно велика роль широколиственных деревьев. Хорошо развит ярус зелёных мхов. В составе травостоя наряду с вейником и орляком зачастую доминируют брусника и черника.

В течение третьего периода (81–180 лет) в составе древостоев абсолютно доминирует сосна. Отмечено появление многоярусных древостоев. Хорошо развит ярус зелёных мхов, нередко доминируют лишайники.

В третьем периоде можно выделить две фазы. В пятой (81–100 лет) подрост развит довольно слабо. Его состав разнообразен. В подлеске преобладает рябина, в то же время заметна роль можжевельника. В шестой фазе (101–180 лет) подрост хорошо развит. В его составе преобладают берёза и сосна. В подлеске наряду с рябиной доминируют крушина ломкая и ракитник русский. В составе травостоя преобладают орляк и ландыш, а также брусника, костяника и вейник.

В четвёртом периоде (181–200 лет) вновь появляются смешанные по составу сообщества с преобладанием сосны. Содоминантом является молодое поколение берёзы, высота стволов которой значительно меньше, чем у сосны. Однако сомкнутость этого поколения ещё не достигает значений, при которых можно выделить отдельный ярус.

В заключительной седьмой фазе довольно редкий подрост представлен исключительно

липой. В составе подлеска преобладают ракитник русский, бересклет и рябина. Хорошо развит ярус зелёных мхов. В травостое доминируют орляк, черника, костяника, осока волосистая и сныть.

Заключение

Согласно результатам исследований, в экотопах, соответствующих влажной субории, выявлены различные по составу и строению сообщества. Объединение полученных материалов во временной ряд показало, что каждой возрастной стадии присущ определённый спектр сообществ, при этом сообщества двух первых периодов возрастного ряда (0–40 и 41–80 лет) характеризуются наибольшим разнообразием.

Изменения лесных экосистем начинаются со времени применения выборочных рубок, в результате которых под изреженным сосновым ярусом развивается смешанный по составу берёзово-сосновый подрост.

После начала применения сплошнолесосечных рубок площадь, занятая лиственными деревьями (прежде всего берёзой) постоянно росла. Следствием масштабного применения рубок промежуточного пользования, санитарных и добровольно-выборочных рубок стало формирование изреженных сосновых древостоев. Обильное плодоношение молодых мелколиственных древостоев обусловило возникновение в старовозрастных сосняках яруса из лиственных деревьев.

Результаты исследования показали, что полученный возрастной ряд изученных экотопов влажной субории в действительности представляет собой ряд трансформации лесных сообществ в результате лесохозяйственной деятельности. Доказательствами этому служат как широкое распространение в сообществах молодого возраста теневыносливых видов, характерных для поздних стадий сукцессии, так и возникновение в древостоях высокого возраста яруса с преобладанием берёзы, которая характерна для ранних стадий сукцессии.

Нарушение хода лесообразовательного процесса привело к масштабной смене коренных насаждений на производные. При этом среди наиболее молодых сообществ, наряду с мелколиственными (березняки и осинники), появляются древостои с преобладанием широколиственных пород деревьев (преимущественно липы).

Указанные факторы привели к ухудшению условий естественного возобновления

сосны. В результате к настоящему времени возможность формирования сосновых древостоев путём естественного возобновления сильно затруднена.

Литература

1. Дыренков С.А. Структура и динамика таёжных ельников. Л.: Наука, 1984. 173 с.
2. Абатуров А.В., Антюхина В.В. Динамика хвойных лесов Подмосквья. М.: Наука, 2000. 222 с.
3. Абатуров А.В., Меланхолин П.Н. Естественная динамика леса на постоянных пробных площадях в Подмосквье. Тула: Гриф и К, 2004. 336 с.
4. Борисов А.Н., Иванов В.В. Имитационное моделирование роста сосновых древостоев // Сибирский лесной журнал. 2022. № 3. С. 40–47. doi: 10.15372/SJFS20220305
5. Танцырев Н.В., Иванова Н.С., Петрова И.В. Формирование корнесомкнутой лесной экосистемы выше границы леса в горах Северного Урала // Лесной вестник. 2023. Т. 27. № 1. С. 26–34. doi: 10.18698/2542-1468-2023-1-26-34
6. Borisov A.N., Ivanov V.V. *Pinus sylvestris* L. growth depending on available resources in ecological niche // Environ. Anal. Eco. Stud. 2019. V. 5. No. 5. P. 571–573. doi: 10.31031/EAES.2019.05.000624
7. Schleeweis K.G., Moisen G.G., Schroeder T.A., Toney C., Freeman E.A., Goward S.N., Huang C., Dungan J.L. US national maps attributing forest change: 1986–2010 // Forests. 2020. V. 11. No. 6. P. 653–672.
8. Кудрявцев А.Ю., Опарин М.Л., Мамаев А.Б., Опарина О.С. Состояние колючих березняков Южного Зауралья в зоне высокой антропогенной нагрузки на природные экосистемы // Поволжский экологический журнал. 2020. № 4. С. 427–441. doi: 10.35885/1684-7318-2020-4-427-441
9. Пукинская М.Ю. Реконструкция динамики тёмнохвойных лесов Тебердинского заповедника и перспективы их естественного восстановления после массового усыхания // Поволжский экологический журнал. 2022. № 4. С. 431–451. doi: 10.35885/1684-7318-2022-4-431-451
10. Кутявин И.Н., Манов А.В., Старцев В.В., Дымов А.А. Влияние лесозаготовительной техники на динамику естественного возобновления леса после рубки хвойно-лиственного насаждения средней тайги // Теоретическая и прикладная экология. 2024. № 3. С. 123–132. doi: 10.25750/1995-4301-2024-3-123-132
11. Манов А.В., Робакидзе Е.А. Состояние древостоев среднетаёжных ельников черничных на автоморфных почвах в зоне воздействия аэротехногенного загрязнения лесопромышленного комплекса (Республика Коми) // Теоретическая и прикладная экология. 2025. № 1. С. 73–82. doi: 10.25750/1995-4301-2024-4-073-083
12. Jaloviar P., Saniga M., Kuchel S., Pittner J., Vencurik J., Dovciak M. Seven decades of change in a European old-growth forest following a stand-replacing wind disturbance: A long-term case study // Forest Ecology and Management. 2017. V. 399. P. 197–205. doi: 10.1016/j.foreco.2017.05.036
13. Janda P., Trotsiuk V., Mikoláš M., Bače R., Nagel T.A., Seidl R., Seedre M., Morrissey R.C., Kuchel S., Jaloviar P., Jasik M., Vysoký J., Šamonil P., Čada V., Mrhalová H., Lábusová J., Nováková M.H., Rydval M., Matěju L., Svoboda M. The historical disturbance regime of mountain norway spruce forests in the Western Carpathians and its influence on current forest structure and composition // Forest Ecology and Management. 2017. V. 388. P. 67–78. doi: 10.1016/j.foreco.2016.08.014
14. Seidl R., Thom D., Kautz M., Martin-Benito D., Peltoniemi M., Vacchiano G., Wild J., Ascoli D., Petr M., Honkaniemi J., Lexer M.J., Trotsiuk V., Mairota P., Svoboda M., Fabrika M., Nagel T.A., Reyher C.P.O. Forest disturbances under climate change // Nature Climate Change. 2017. V. 7. P. 395–402. doi: 10.1038/nclimate3303
15. Fornal-Pieniak B., Ollik M., Schwerk A. Impact of different levels of anthropogenic pressure on the plant species composition in woodland sites // Urban Forestry & Urban Greening. 2019. V. 38. P. 295–304. doi: 10.1016/j.ufug.2019.01.013
16. Keeley J.E., van Mantgem P., Falk D.A. Fire, climate and changing forests // Nature Plants. 2019. V. 5. No. 8. P. 774–775. doi: 10.1038/s41477-019-0485-x
17. Thrippleton T., Lüscher F., Bugmann H. Climate change impacts across a large forest enterprise in the Northern Pre-Alps: Dynamic forest modelling as a tool for decision support // Eur. J. Forest. Res. 2020. V. 139. No. 3. P. 483–498. doi: 10.1007/s10342-020-01263-x
18. Oparin M.L., Kudryavtsev A.Yu., Oparina O.S., Mamaev A.B. Invasion of the Black woodpecker (*Dryocopus martius* L.) (Picidae, Aves) into the Dyakovskiy (Saltovskiy) forest on the array of sands near the Yeruslan river // Povolzhskiy Journal of Ecology. 2021. No. 1. P. 97–106. doi: 10.35885/1684-7318-2021-1-97-106
19. Ухваткина О.Н., Омелько А.М., Сибирина Л.А., Гладкова Г.А., Жмеренецкий А.А. Режим естественных нарушений и развитие древостоя пихтово-елового леса в южном Сихотэ-Алине // Поволжский экологический журнал. 2024. № 3. С. 345–363. doi: 10.35885/1684-7318-2024-3-345-363
20. Maesano M., Ottaviano M., Lidestav G., Lasserre B., Matteucci G., Mugnozza G.S., Marchetti M. Forest certification map of Europe // iForest – Biogeosciences and Forestry. 2018. V. 11. No. 4. P. 526–533. doi: 10.3832/for2668-011
21. Nigatu M. Review on role of forest certification // Int. J. Environ. Sci. Nat. Res. 2019. V. 18. No. 4. Article No. 555992. doi: 10.19080/IJESNR.2019.18.555992
22. Kumar Dh., Thakur C.L., Bhardwaj D.R., Sharma N., Sharma H., Sharma P. Sustainable forest management a global review // Int. J. of Curr. Microbiol. App. Sci. 2021. V. 10. No. 1. P. 2521–2528. doi: 10.20546/ijc-mas.2021.1001.292

23. Ван П.С. Организация лесных геосистем Нижнего Приамурья на примере заповедника «Комсомольский» // Поволжский экологический журнал. 2024. № 1. С. 3–19. doi: 10.35885/1684-7318-2024-1-3-19

24. Маслов А.А. Динамический тренд в заповедных лесах центра Русской равнины и анализ причин сукцессионной динамики популяций растений // Экология популяций: структура и динамика. 1995. № 2. С. 643–655.

25. Мирин Д.М., Тиходеева М.Ю. Изменения растительности дубравы «Лес на Ворскле» заповедника Белогорье за 60 лет // Ботанический журнал. 2020. Т. 105. № 7. С. 672–686. doi: 10.31857/S0006813620070078

26. Григорьевская А.Я., Горбунова Ю.С., Девятова Т.А. Фиторазнообразие как индикатор восстановления формации *Pinus sylvestris* L. Усманского бора после лесного пожара // Теоретическая и прикладная экология. 2022. № 3. С. 192–198. doi: 10.25750/1995-4301-2022-3-192-198

27. Курнаев С.Ф. Основные типы леса средней части Русской равнины. М.: Наука, 1968. 354 с.

28. Кудрявцев А.Ю. Типы леса возвышенности «Сурская Шишка» // Лесохозяйственная информация. 2020. № 3. С. 27–45. doi: 10.24419/LHI.2304-3083.2020.3.03

29. Кудрявцев А.Ю. Динамика экосистем свежей субори центра Приволжской возвышенности // Поволжский экологический журнал. 2022. № 3. С. 279–291. doi: 10.35885/1684-7318-2022-3-279-291

30. Кудрявцев А.Ю. Динамика экосистем свежего бора центра Приволжской возвышенности // Теоретическая и прикладная экология. 2023. № 3. С. 49–58. doi: 10.25750/1995-4301-2023-3-049-058

31. Кудрявцев А.Ю. Динамика экосистем влажной судубравы центра Приволжской возвышенности // Поволжский экологический журнал. 2024. № 4. С. 457–470. doi: 10.35885/1684-7318-2024-4-457-470

32. Санников С.Н., Петрова И.В., Санникова Н.С., Кочубей А.А., Санников Д.С. Дивергенция биогеоценозов в пределах типов сосновых лесов // Экология. 2017. № 4. С. 282–291. doi: 10.7868/S036705971704014X

33. Санников С.Н. Эколого-генетическая классификация типов леса на основе экодинамических рядов развития биогеоценозов // Сибирский лесной журнал. 2019. № 1. С. 3–19. doi: 10.15372/SJFS20190101

34. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья-95, 1995. 992 с.

35. Лесное хозяйство: терминологический словарь / Под общ. ред. А.Н. Филипчука. М.: ВНИИЛМ, 2002. 480 с.

2. Abaturov A.V., Antyukhina V.V. Dynamics of coniferous forests of the Moscow region. Moskva: Nauka, 2000. 222 p. (in Russian).

3. Abaturov A.V., Melankholin P.N. Natural dynamics of the forest on permanent trial areas in the Moscow region. Tula: Grif i K, 2004. 336 p. (in Russian).

4. Borisov A.N., Ivanov V.V. Simulation modeling of the growth of pine stands // Sibirskij Lesnoy Zhurnal. 2022. No. 3. P. 40–47 (in Russian). doi: 10.15372/SJFS20220305

5. Tantsyrev N.V., Ivanova N.S., Petrova I.V. Root-closed forest ecosystem formation above forest boundary in Northern Urals mountains // Forestry Bulletin. 2023. V. 27. No. 1. P. 26–34 (in Russian). doi: 10.18698/2542-1468-2023-1-26-34

6. Borisov A.N., Ivanov V.V. *Pinus sylvestris* L. growth depending on available resources in ecological niche // Environ. Anal. Eco. Stud. 2019. V. 5. No. 5. P. 571–573. doi: 10.31031/EAES.2019.05.000624

7. Schleeweis K.G., Moisen G.G., Schroeder T.A., Toney C., Freeman E.A., Goward S.N., Huang C., Dungan J.L. US national maps attributing forest change: 1986–2010 // Forests. 2020. V. 11. No. 6. P. 653–672.

8. Kudryavtsev A.Yu., Oparin M.L., Oparina O.S., Mamaev A.B., Kovalev D.V. State of split birch woods of the Southern Trans-Urals in the zone of high anthropogenic load on natural ecosystems // Povolzhskiy Journal of Ecology. 2020. No. 4. P. 427–441 (in Russian). doi: 10.35885/1684-7318-2020-4-427-441

9. Pukinskaya M.Yu. Reconstruction of the dynamics of the dark coniferous forests of the Teberdinsky Nature Reserve and prospects for their natural recovery after mass drying out // Povolzhskiy Journal of Ecology. 2022. No. 4. P. 431–451 (in Russian). doi: 10.35885/1684-7318-2022-4-431-451

10. Kutyavin I.N., Manov A.V., Starcev V.V., Dymov A.A. The logging equipment effect on the dynamics of natural reforestation of after cutting mixed coniferous-deciduous stand in the middle taiga // Theoretical and Applied Ecology. 2024. No. 3. P. 123–132 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2024-3-123-132

11. Manov A.V., Robakidze E.A. The condition of tree stands in middle taiga *Piceetum myrtillosum* on automorphic soils in the plots affecting by aerotechnogenic pollution from the timber industry complex (the Komi Republic) // Theoretical and Applied Ecology. 2025. No. 1. P. 73–82 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2024-4-073-083

12. Jaloviar P., Saniga M., Kuchel S., Pittner J., Vencurik J., Dovciak M. Seven decades of change in a European old-growth forest following a stand-replacing wind disturbance: A long-term case study // Forest Ecology and Management. 2017. V. 399. P. 197–205. doi: 10.1016/j.foreco.2017.05.036

13. Janda P., Trotsiuk V., Mikoláš M., Bače R., Nagel T.A., Seidl R., Seedre M., Morrissey R.C., Kuchel S.,

References

1. Dyrenkov S.A. Structure and dynamics of taiga spruce forests. Leningrad: Nauka, 1984. 173 p. (in Russian).

- Jaloviar P., Jasík M., Vysoký J., Šamonil P., Čada V., Mrhalová H., Lábusová J., Nováková M.H., Rydval M., Matěju L., Svoboda M. The historical disturbance regime of mountain norway spruce forests in the Western Carpathians and its influence on current forest structure and composition // Forest Ecology and Management. 2017. V. 388. P. 67–78. doi: 10.1016/j.foreco.2016.08.014
14. Seidl R., Thom D., Kautz M., Martin-Benito D., Peltoniemi M., Vacchiano G., Wild J., Ascoli D., Petr M., Honkaniemi J., Lexer M.J., Trotsiuk V., Mairota P., Svoboda M., Fabrika M., Nagel T.A., Reyser C.P.O. Forest disturbances under climate change // Nature Climate Change. 2017. V. 7. P. 395–402. doi: 10.1038/nclimate3303
15. Fornal-Pieniak B., Ollik M., Schwerk A. Impact of different levels of anthropogenic pressure on the plant species composition in woodland sites // Urban Forestry & Urban Greening. 2019. V. 38. P. 295–304. doi: 10.1016/j.ufug.2019.01.013
16. Keeley J.E., van Mantgem P., Falk D.A. Fire, climate and changing forests // Nature Plants. 2019. V. 5. No. 8. P. 774–775. doi: 10.1038/s41477-019-0485-x
17. Thrippleton T., Lüscher F., Bugmann H. Climate change impacts across a large forest enterprise in the Northern Pre-Alps: Dynamic forest modelling as a tool for decision support // Eur. J. Forest. Res. 2020. V. 139. No. 3. P. 483–498. doi: 10.1007/s10342-020-01263-x
18. Oparin M.L., Kudryavtsev A.Yu., Oparina O.S., Mamaev A.B. Invasion of the Black woodpecker (*Dryocopus martius* L.) (Picidae, Aves) into the Dyakovsky (Saltovsky) forest on the array of sands near the Yerusan river // Povolzhskiy Journal of Ecology. 2021. No. 1. P. 97–106. doi: 10.35885/1684-7318-2021-1-97-106
19. Ukhvatkina O.N., Omelko A.M., Sibirina L.A., Gladkova G.A., Zhmerenetsky A.A. Natural disturbance history regime and the development of the dark coniferous forest in the Southern Sikhote-Alin // Povolzhskiy Journal of Ecology. 2024. No. 3. P. 345–363 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-345-363>
20. Maesano M., Ottaviano M., Lidestav G., Lasserre B., Matteucci G., Mugnozza G.S., Marchetti M. Forest certification map of Europe // iForest – Biogeosciences and Forestry. 2018. V. 11. No. 4. P. 526–533. doi: 10.3832/for2668-011
21. Nigatu M. Review on role of forest certification // Int. J. Environ. Sci. Nat. Res. 2019. V. 18. No. 4. Article No. 555992. doi: 10.19080/IJESNR.2019.18.555992
22. Kumar Dh., Thakur C.L., Bhardwaj D.R., Sharma N., Sharma H., Sharma P. Sustainable forest management a global review // Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci. 2021. V. 10. No. 1. P. 2521–2528. doi: 10.20546/ijemas.2021.1001.292
23. Van P.S. Organization of forest geosystems in the Lower Amur region by a case study of the Komsomol'sky Nature Reserve // Povolzhskiy Journal of Ecology. 2024. No. 1. P. 3–19 (in Russian). doi: 10.35885/1684-7318-2024-1-3-1924.
24. Maslov A.A. Dynamic trend in the protected forests of the center of the Russian plain and analysis of the causes of successional dynamics of plant populations // Ekologiya Populyatsiy: Struktura i Dinamika. 1995. No. 2. P. 643–655 (in Russian).
25. Mirin D.M., Tikhodeeva M.Yu. Change of vegetation of reserved oak-wood “Les na Vorskle” during 60 years // Botanicheskii zhurnal. 2020. V. 105. No. 7. P. 672–686 (in Russian). doi: 10.31857/S0006813620070078
26. Grigoryevskaya A.Ya., Gorbunova Yu.S., Deviatova T.A. Phyto-diversity as an indicator of the restoration of the *Pinus sylvestris* L. formation of the Usman forest after a forest fire // Theoretical and Applied Ecology. 2022. No. 3. P. 192–198 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2022-3-192-198
27. Kurnaev S.F. Main types of forest in the middle part of the Russian Plain. Moskva: Nauka, 1968. 354 p. (in Russian).
28. Kudryavtsev A.Yu. Forest types of the “Surskaya Shishka” upland // Forestry Information. 2020. No. 3. P. 27–45 (in Russian). doi: 10.24419/LHI.2304-3083.2020.3.03
29. Kudryavtsev A.Yu. Dynamics of ecosystems of fresh subor (pine woods on sandy soils) in the central part of the Volga Upland // Povolzhskiy Journal of Ecology. 2022. No. 3. P. 279–291 (in Russian). doi: 10.35885/1684-7318-2022-3-279-291
30. Kudryavtsev A.Yu. The dynamic of ecosystems pine woods (bor on the fresh sand soils at the central part of Volga Upland // Theoretical and Applied Ecology. 2023. No. 3. P. 49–58 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2023-3-049-058
31. Kudryavtsev A.Yu. Dynamics of the ecosystems of complex pine woods (sudubrava) at the central part of Volga Upland // Povolzhskiy Journal of Ecology. 2024. No. 4. P. 457–470 (in Russian). doi: 10.35885/1684-7318-2024-4-457-470
32. Sannikov S.N., Petrova I.V., Sannikova N.S., Kochybei A.A., Sannikov D.S. Divergence of biogeocenoses within pine forest types // Russian Journal of Ecology. 2017. V. 48. No. 4. P. 340–349. doi: 10.1134/S1067413617040142
33. Sannikov S.N. Ecologic and genetic classification of forest types based on ecologic and genetic series of development of biogeocenoses // Sibirskiy Lesnoy Zhurnal. 2019. No. 1. P. 3–15 (in Russian). doi: 10.15372/SJFS20190101
34. Czerepanov S.K. Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR). Sankt-Peterburg: Mir i sem'ia-95, 1995. 992 p. (in Russian).
35. Forestry: Terminology dictionary / Ed. A.N. Filichuk. Moskva: VNIILM, 2002. 480 p. (in Russian).