

Оригинальная статья

УДК 630.187.22

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-457-470>

ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМ ВЛАЖНОЙ СУДУБРАВЫ ЦЕНТРА ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

А. Ю. Кудрявцев

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

Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь»
Россия, 440031, г. Пенза, ул. Окружная, д. 12а

Поступила в редакцию 14.06.2024 г., после доработки 26.07.2024 г., принята 26.07.2024 г., опубликована 17.12.2024 г.

Аннотация. Приведены результаты исследования динамики характерного для центральной части Приволжской возвышенности типа лесных экосистем – влажной судубравы (C_3). 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 проведен анализ изменений всех компонентов насаждений. На его основе возрастной ряд был разделен на отдельные периоды и фазы. Тенденции изменения доли участия каждой лесообразующей породы в составе древостоя на разных возрастных стадиях описаны нелинейными уравнениями. Проведенное 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 путем естественного возобновления почти полностью исключена.

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

Соблюдение этических норм. В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

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

✉ Для корреспонденции. Лаборатория экологии наземных позвоночных степной зоны Саратовского филиала Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН.

ORCID и e-mail адрес: Кудрявцев Алексей Ювенальевич: akydtaks@mail.ru.

ВВЕДЕНИЕ

Проблема изучения динамики лесов – одна из самых актуальных в лесоведении (Dyrenkov, 1984; Abaturov, Antyukhina, 2000; Abaturov, Melankholin, 2004; Keren et al., 2017; Borisov, Ivanov, 2019; Schleeweis et al., 2020; Borisov, Ivanov, 2022; Tantsyrev et al., 2023; Ukhvatkina et al., 2024). К настоящему времени постоянно усиливающееся антропогенное воздействие привело к радикальному изменению состава и структуры лесов. Коренные лесные сообщества, характеризующиеся высоким биологическим разнообразием и устойчивостью, сменились вторичными лесами упрощенной структуры и низкой устойчивостью. Основными факторами, определяющими состояние и развитие лесных экосистем, являются различные виды антропогенного воздействия: рубки, отчуждение территории, атмосферное загрязнение, лесные пожары, изменение климата (Gromtsev, 2008; Jaloviar et al., 2017; Janda et al., 2017; Seidl et al., 2017; Fornal-Pieniak et al., 2019; Keeley et al., 2019; Kudryavtsev et al., 2020; Thrippleton et al., 2020; Oparin et al., 2021; Pukinskaya, 2022). Знания, полученные при исследовании динамики лесных сообществ, позволят решить задачу рационального использования лесных ресурсов (Maesano et al., 2018; Nigatu, 2019; Kumar et al., 2021).

Важнейшей составной частью программы экологического мониторинга в заповедниках является контроль состояния и естественного развития лесной растительности, не подверженной антропогенному воздействию (Maslov, 1995, 2020; Mirin, Tikhodeeva, 2020; Pukinskaya, 2020 *a, b*). Один из компонентов такой системы – лесоустройство заповедников (Methodical Recommendations..., 2011). Теоретическую и практическую ценность имеют, прежде всего, долговременные данные о динамике коренных лесов, особенно не затронутых хозяйственной деятельностью, а также оценка роли природных или хозяйственных факторов в этой динамике.

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

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Верхнесурский участок заповедника «Приволжская лесостепь», созданный в 1991 г., расположен в центральной части Приволжской возвышенности неподалеку от истоков р. Суры. Площадь участка составляет 6339 га. Средняя высота территории участка около 300 м н.у.м. Поверхность сложена породами палеогенового возраста, преимущественно песками и песчаниками. Рельеф слабоволнистый. Встречаются эоловые всхолмления, а также суффозионные воронки и блюдца, которые нередко заняты озерами или торфяными болотами.

Преобладают коренные сосновые леса, различные по составу, строению и производительности (Кушнаев, 1968). Производные леса представлены в основном березняками с примесью осины (*Populus tremula* L.) и липы (*Tilia cordata* Mill.). Многие участки сосновых боров заповедника можно считать уникальными в ценоотическом, флористическом и лесоводственном отношении, поскольку подобные участки высокопродуктивных старовозрастных сосновых лесов встречаются на европейской территории России в настоящее время очень редко. Некоторые древостои имеют

возраст 200 – 250 лет, высоту 34 – 36 м и диаметр ствола 70 – 80 см, отдельные деревья достигают 40 м высоты и 100 см в диаметре. В борах сохранился комплекс растений, характерных для таежной флоры (Kudryavtsev, 2020, 2022, 2023).

Первое лесоустройство территории заповедника проведено в 2002 – 2004 гг. Инвентаризация лесного фонда была выполнена с повышенной точностью и детализацией. Все насаждения, начиная с молодняков, протаксированы по элементам леса, с указанием для каждого из них возраста, высоты и диаметра. При таксации описаны древостои различного состава и полноты (сомкнутости) в возрасте от 5 до 250 лет. В каждом выделе проводилось описание живого напочвенного покрова, при котором учитывались степень проективного покрытия и основные доминанты.

В результате исследований лишено- и бриофлоры, проведенных в 1998 г. сотрудниками Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН М. П. Андреевым и Г. Я. Дорожиной-Украинской, на участке было выявлено 60 видов лишайников и 52 вида мхов. Поскольку достаточно точно определять виды мхов и лишайников при таксации было невозможно, в описаниях приводились названия семейств, наиболее распространенных на территории участка: Cladoniaceae (напочвенные лишайники), Nylotomaceae (зеленые мхи), Polytrichaceae (долгомошники), Sphagnaceae (сфагновые мхи).

Массовые материалы лесоустройства были обработаны с помощью специальных разработанных схем расчета в программе Microsoft Office Excel 2010.

В 2001 – 2002 гг. сотрудниками Почвенного института им. В. В. Докучаева РАН доктором сельскохозяйственных наук, профессором В. П. Белобровым и кандидатом сельскохозяйственных наук А. Я. Ворониным было проведено картирование почвенного покрова участка «Верховья Суры», в результате которого составлена почвенная карта участка масштаба 1:10000. При этом ими были выделены 27 разновидностей почв.

Для типологической оценки лесных земель использован картографический способ, при котором на почвенную карту накладывается план лесонасаждений, и все выделы, попадающие в один почвенный контур, относят к тому или иному типу лесорастительных условий.

В результате обработки полученных данных построен возрастной ряд, состоящий из насаждений влажной судубравы естественного происхождения (Sannikov et al., 2017, 2019). В качестве учетных единиц для изучения динамики использовались описания таксационных выделов, занесенные в базу данных электронных таблиц Excel. В пределах ряда описания группировались по классам возраста. Классы возраста приняты одинаковыми для всех лесообразователей. Продолжительность двух первых классов, соответствующих начальным фазам формирования сообществ, составляет 10 лет, последующих – 20 лет. Оценка хозяйственного воздействия на экосистемы участка выполнена по данным мероприятий, проведенных лесхозом в период с лесоустройства 1982 г. до заповедания участка в 1991 г., то есть примерно за 10 лет.

Видовые названия приводятся по С. К. Черепанову (Cherepanov, 1995).

Статистическая обработка материала включала расчет средних значений для показателей, характеризующих древостой, подрост, подлесок и напочвенный по-

кров. Динамику доли различных пород деревьев в составе древостоев анализировали с помощью аппроксимации нелинейной степенной функцией, качество которой оценивали с помощью коэффициента детерминации (R^2). Статистическую обработку данных выполняли в пакетах программ MS Excel 2010 (Microsoft Corp.) и Statistica 6.0 (Statsoft Inc., OK, USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Тип леса «влажная судубрава» относится к группе сложных сосняков, приуроченных к почвам, достаточно богатым минеральными веществами. В лесостепной зоне европейской территории России синонимами данного типа леса являются «сосняк дубово-кустарниковый» или «влажная липово-дубовая судубрава» (Kurnaev, 1968).

Влажные сложные субори или судубрав (C_3) занимают чуть больше восьми процентов площади участка. Они приурочены к наиболее возвышенным частям плоских водоразделов на северо-западе и северо-востоке участка. Довольно крупный участок лесов этого типа находится в левобережье Суры, на ее второй надпойменной террасе. Почвы дерново-поверхностно-подзолистые неполноразвитые контактно-поверхностно-глееватые супесчаные на песках и дерново-неглубокоподзолистые контактно-неглубокоглееватые супесчаные на песках, подстилаемые суглинками. Практически вся площадь, занимаемая землями этого типа, покрыта лесом. Прогалины занимают около одного процента территории. Абсолютно преобладают насаждения естественного происхождения. На долю лесных культур приходится около шести процентов от общей площади.

Анализ хозяйственных мероприятий, проведенных на территории участка с 1982 по 1991 г., показал следующее. Площадь рубок всех видов в древостоях влажной судубравы естественного происхождения составила 120.8 га. В том числе: осветления – 8.9 га, прочистки – 79.5 га, проходные – 4.8 га, сплошнолесосечные – 27.6 га. Таким образом, в течение 10 лет, предшествующих созданию участка заповедника, различными видами рубок было пройдено около 25% лесов, причем основная нагрузка пришлась на молодые древостои. Кроме того, за этот период на лесосеках было создано 13.1 га лесных культур.

Полученный возрастной ряд включает в себя древостои с возрастом до 260 лет. Однако древостои некоторых классов возраста в нем не представлены.

Древостои достигают высокой сомкнутости уже на ранних стадиях развития (табл. 1), что свидетельствует об успешном возобновлении леса. В дальнейшем сомкнутость древостоев растет и только в возрасте около 100 лет начинает снижаться. Это связано с отмиранием мелколиственных видов – березы и осины. В дальнейшем полнота опять увеличивается, в первую очередь за счет развития нижних ярусов, состоящих из широколиственных пород.

Высота мелколиственных деревьев превосходит высоту остальных видов уже на ранних стадиях. В дальнейшем отмечается их бурный рост, вплоть до 80 лет. К этому времени сосна сравнивается с ними по высоте. В дальнейшем ее рост продолжается вплоть до 180 лет. Виды широколиственных деревьев сильно отстают в росте и остаются в нижних ярусах.

ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМ ВЛАЖНОЙ СУДУБРАВЫ

Таблица 1. Характеристика древостоев в возрастном ряду
Table 1. Characteristics of timber stands in the age row

Вид / Species	Возраст, лет / Age, year												Среднее / Average
	< 10	11–20	21–40	41–60	61–80	81–100	101–120	121–140	141–160	161–180	181–200	> 201	
Полнота 1-го яруса / Density of the 1 st canopy													
Древостой / Tree stand	0.73	0.67	0.78	0.76	0.71	0.65	0.58	–	0.76	0.90	–	0.89	–
Средняя высота, м / Average height, m													
<i>Pinus sylvestris</i> L.	–	4.5	17.0	20.1	24.0	26.9	30.5	–	30.9	32.0	–	31.8	–
<i>Quercus robur</i> L.	4.0	5.0	14.5	18.8	20.9	22.0	23.0	21.2	21.2	23.0	–	21.0	–
<i>Acer platanoides</i> L.	–	–	–	–	8.0	–	17.0	–	–	15.0	–	18.0	–
<i>Tilia cordata</i> Mill.	3.9	4.6	13.5	16.3	19.7	22.8	23.5	21.2	21.2	24.0	–	23.0	–
<i>Betula pubescens</i> Ehrh. [<i>B. alba</i> L.]	6.5	7.3	17.2	23.1	24.2	24.8	26.3	–	24.6	26.0	–	22.9	–
<i>Populus tremula</i> L.	4.3	7.4	16.0	20.9	23.9	24.2	25.0	–	23.1	17.0	–	21.5	–
Состав, % от общего запаса / Composition, % of total volume													
<i>Pinus sylvestris</i> L.	–	1.9	4.7	11.8	10.7	5.0	41.7	–	74.2	34.0	–	58.3	10.9
<i>Quercus robur</i> L.	2.0	6.7	2.9	3.9	2.0	0.1	11.3	–	0.6	6.0	–	2.0	3.1
<i>Acer platanoides</i> L.	1.0	–	–	–	0.1	–	–	–	–	4.0	–	1.0	0.3
<i>Tilia cordata</i> Mill.	38.0	30.8	15.0	10.6	9.8	7.7	29.1	–	3.9	42.0	–	14.2	14.7
<i>Betula pubescens</i> Ehrh. [<i>B. alba</i> L.]	28.0	26.9	45.4	31.5	45.0	35.1	9.3	–	6.0	10.0	–	18.4	38.9
<i>Populus tremula</i> L.	29.0	27.9	32.0	42.2	32.5	52.1	8.5	–	15.2	4.0	–	6.1	32.4

Примечание. Прочерк – вид отсутствует.

Note. Dash – no species.

При этом изменение доли каждого вида в составе имеет свою специфику. Аппроксимация временного ряда, описывающего динамику доли различных пород деревьев в составе древостоев полиномами шестой степени:

сосна (*Pinus sylvestris* L.) – $y = 0.031x^6 - 1.172x^5 + 17.147x^4 - 124.11x^3 + 466.95x^2 - 861.07x + 610.06$ ($R^2 = 0.98$);

дуб (*Quercus robur* L.) – $y = -0.003x^6 + 0.1001x^5 - 1.544x^4 + 11.653x^3 - 44.169x^2 + 76.541x - 40.765$ ($R^2 = 0.30$);

липа (*Tilia cordata* Mill.) – $y = -0.0142x^6 + 0.526x^5 - 7.465x^4 + 51.261x^3 - 173.4x^2 + 255.06x - 88.863$ ($R^2 = 0.73$);

береза (*Betula pubescens* Ehrh.) – $y = 0.006x^6 - 0.244x^5 + 3.814x^4 - 28.547x^3 + 102.56x^2 - 157.89x + 108.2$ ($R^2 = 0.76$);

осина (*Populus tremula* L.) – $y = 0.001x^6 - 0.027x^5 + 0.686x^4 - 7.350x^3 + 35.042x^2 - 66.579x + 67.713$ ($R^2 = 0.70$).

Сосна отсутствует в составе древостоев на начальной стадии (до 10 лет). Вплоть до 100 лет ее присутствие в составе невелико. В дальнейшем происходит резкий скачок и сосна становится доминантом. В возрасте 141 – 160 лет она полностью доминирует в составе древостоев. Затем ее доля резко сокращается, однако она остается доминантом до самого конца возрастного ряда.

Широколиственные породы представлены липой, дубом и кленом остролистным (*Acer platanoides* L.). Липа входит в число содоминантов в сообществах самого раннего возраста (до 20 лет). В дальнейшем доля ее участия в составе древостоев резко снижается. Снижение продолжается до 100 лет. В дальнейшем степень ее участия резко колеблется. Однако присутствие липы в составе остается заметным вплоть до достижения древостоями самого высокого возраста. Дуб представлен в составе на всем протяжении возрастного ряда. Доля его участия при этом заметно варьирует, однако остается невысокой. Клен остролистный встречается спорадически начиная с самого раннего возраста, также отмечен в составе самых старых древостоев.

Мелколиственные породы преобладают в составе сообществ начиная с самого раннего возраста. Динамика березы и осины на протяжении всего возрастного ряда имеет большое сходство. Их доля в составе к 40 годам становится максимальной и сохраняется до 80 лет. Затем она резко снижается. А в древостоях, возраст которых превышает 100 лет, присутствие березы и осины невелико.

Последующий анализ таксационных описаний показал, что единый возраст-ной ряд состоит из сообществ различного состава (табл. 2). Для оценки специфики лесных сообществ были выделены следующие категории древостоев естественно-го происхождения, существенно различающихся по составу и строению (Filipchuk, 2002): сосновые чистые – в составе не менее 90% сосны; сосновые смешанные – в составе 70 – 80% сосны; сосново-мелколиственные – в составе 30 – 60% сосны, мелколиственных (преимущественно березы) – 30 – 70%; широколиственные смешанные – в составе не менее 40% широколиственных видов (в категорию включены один дубовый и один липовый выделы); березовые чистые – в составе не менее 90% березы; березовые смешанные – в составе 70 – 80% березы (чаще сосново-березовые); осиновые чистые – в составе не менее 90% осины; осиновые смешанные – в составе 70 – 80% осины (чаще с примесью березы); мелколиственные – в составе не менее 80% мелколиственных видов; мелколиственные смешанные – в составе 60 – 70% мелколиственных видов; смешанные – ни одна группа видов (хвойные, широколиственные, мелколиственные) не имеет явного преобладания в составе; многоярусные – древостои с изреженным первым ярусом (как правило, сосновым) и более молодым вторым ярусом (преимущественно березовым).

При этом каждой возрастной стадии присущ определенный спектр сообществ. Самые молодые древостои (до 10 лет) представлены смешанными широколиственными и смешанными мелколиственными сообществами. На следующей стадии появляются мелколиственные и смешанные древостои. В возрасте 21 – 40 лет разнообразие сообществ значительно увеличивается. К 60 годам появляются сосновые древостои. Однако их доля остается незначительной вплоть до 100 лет. Затем происходит резкое увеличение доли сосняков (чистых). В то время как мелколиственные древостои полностью выпадают. В возрасте 141 – 160 лет явно преобладают чистые и смешанные сосняки. В то же время появляются многоярусные сообщества, первый ярус которых образован сосной. Далее все древостои представлены исключительно многоярусными сообществами.

ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМ ВЛАЖНОЙ СУДУБРАВЫ

Таблица 2. Доля древостоев различного типа в возрастном ряду, % от общей площади
Table 2. Share of different types of timber stands in the age row, % of the total 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	> 201
Сосняки чистые / Pure pine	–	–	–	3.1	–	–	34.8	–	18.2	–	–	–
Сосняки смешанные / Mixed pine	–	–	–	–	1.3	2.4	–	–	53.4	–	–	–
Сосново-мелколиственные / Pine and small-leaf	–	–	–	7.9	4.4	3.4	–	–	–	–	–	–
Широколиственные смешанные / Mixed broad-leaves	53.1	26	12.7	16.4	1.5	–	65.2	–	–	–	–	–
Березовые чистые / Pure birch	–	–	15.8	8.9	11.4	17.2	–	–	–	–	–	–
Березовые смешанные / Mixed birch	–	–	16.7	4.4	16.4	12.2	–	–	–	–	–	–
Осиновые чистые / Pure aspen	–	–	–	15.8	–	17.5	–	–	–	–	–	–
Осиновые смешанные / Mixed aspen	–	–	15.1	23.3	5.4	5.4	–	–	–	–	–	–
Мелколиственные / Small-leaves	–	16.6	26.5	7.3	41.9	41.9	–	–	–	–	–	–
Мелколиственные смешанные / Mixed small-leaves	46.9	46.9	13.2	12.9	9.1	–	–	–	–	–	–	–
Смешанные / Mixed	–	10.5	–	–	7.9	–	–	–	–	–	–	–
Многоярусные / Complicated	–	–	–	–	0.7	–	–	–	28.4	100.0	–	100.0

Примечание. Прочерк – сообщество отсутствует.

Note. Dash – no community.

Развитие подроста начинается при достижении древостоями возраста 21 – 40 лет (табл. 3). В этом возрасте подрост формируют виды широколиственных деревьев: вяз (*Ulmus laevis* Pall.), клен остролистный и липа. Изредка в его составе встречается ива козья (*Salix caprea* L.). В дальнейшем площадь, занимаемая подростом, растет довольно быстро, но его характер остается прежним. Наибольшим распространением, вплоть до самого конца возрастного ряда, характеризуются клен и липа. На отдельных стадиях отмечены дуб, сосна и береза.

В составе подлеска отмечено 10 видов. Явно выражено преобладание рябины (*Sorbus aucuparia* L.) и бересклета (*Euonymus verrucosa* Scop.). Чуть меньше распространена лещина (*Corylus avellana* L.). Формирование подлеска начинается уже в самом раннем возрасте. В это время в его составе изредка встречается ракитник (*Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch.).

В дальнейшем видовой состав подлеска значительно обогащается. Появляются крушина ломкая (*Frangula alnus* Mill.) и жимолость лесная (*Lonicera xylosteum* L.), которые сохраняют значительную роль вплоть до последних возрастных стадий. На отдельных стадиях отмечено присутствие черемухи (*Padus avium* Mill.). Также в составе подлеска встречается редкий вид – волчье лыко (*Daphne mezereum* L.), который широко распространен в пределах старших классов возраста.

Наиболее распространенными доминантами травостоя на протяжении всего возрастного ряда являются сныть (*Aegopodium podagraria* L.) и осока волосистая (*Carex pilosa* Scop.) (табл. 4). Несколько меньше распространение костяники (*Rubus saxatilis* L.), звездчатки ланцетолистной (*Stellaria holostea* L.) и медуницы неясной (*Pulmonaria obscura* Dumort). Вейник седеющий (*Calamagrostis canescens*

(Web.) зачастую доминирует уже в самом раннем возрасте, а в дальнейшем быстро утрачивает свои позиции. Гораздо реже доминируют на начальных стадиях орляк (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) и коротконожка перистая (*Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv.), но их присутствие сохраняется дольше. К более поздним стадиям приурочено доминирование чины лесной (*Lathyrus vernus* (L.) Bernh. [*Orobis vernus* L.]), фиалки собачьей (*Viola canina* L.) и ландыша (*Convallaria majalis* L.). Доминирование черники (*Vaccinium myrtillus* L.), брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.), реже грушанки круглолистной (*Pyrola rotundifolia* L.) отмечено в древостоях среднего возраста.

Таблица 3. Распространение подроста и подлеска различных видов в возрастном ряду, % от общей площади древостоев

Table 3. Undergrowth distribution in the age row, % of the total 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	> 201
<i>Pinus sylvestris</i> L.	–	–	–	–	–	–	–	–	17.9	–	–	–
<i>Quercus robur</i> L. [<i>Q. pedunculata</i> Ehrh.]	–	–	–	–	0.7	5.8	–	–	–	–	–	–
<i>Ulmus laevis</i> Pall.	–	–	8.6	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Acer platanoides</i> L.	–	–	16.6	28.2	34.7	60.4	65.4	–	11.1	100.0	–	45.2
<i>Tilia cordata</i> Mill.	–	–	9.6	27.6	64.0	87.7	65.4	–	79.5	–	–	45.2
<i>Betula pubescens</i> Ehrh. [<i>B. alba</i> L.]	–	–	–	–	–	–	–	–	60.7	–	–	–
<i>Salix caprea</i> L.	–	–	2.9	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.	–	43.7	35.9	42.3	63.0	70.3	50.6	–	100.0	100.0	–	77.1
<i>Daphne mezereum</i> L.	–	–	7.1	–	0.7	–	34.6	–	–	100.0	–	–
<i>Lonicera xylosteum</i> L.	–	26.0	2.1	4.6	12.7	–	34.6	–	–	–	–	21.0
<i>Viburnum opulus</i> L.	–	–	3.2	–	–	–	–	–	5.1	–	–	–
<i>Frangula alnus</i> Mill.	–	–	1.6	10.2	0.4	5.8	–	–	–	100.0	–	–
<i>Corylus avellana</i> L.	43.4	72.9	11.8	16.8	4.7	11.9	58.0	–	47.9	–	–	72.6
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	33.2	83.4	36.3	29.3	63.1	18.8	84.0	–	52.1	100.0	–	62.4
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i> (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova	2.4	–	1.3	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Padus avium</i> Mill.	–	–	8.6	3.3	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Rosa majalis</i> Herm. [incl. <i>R. glabrifolia</i> C. A. Mey. ex. Rupr., <i>R. gorkensis</i> Bess.]	–	–	0.9	5.8	0.2	–	–	–	–	–	–	–

Примечание. Прочерк – вид отсутствует.

Note. Dash – no species.

Ярус мхов и лишайников в сообществах влажной судубравы не развит. На ранних стадиях фрагментарно встречаются лишайники, а на поздних – сфагновые мхи, присутствие которых можно считать отличительной чертой этого типа леса.

Изменение экосистем влажной судубравы под влиянием 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, сформирова-

ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМ ВЛАЖНОЙ СУДУБРАВЫ

рованными преимущественно широколиственными деревьями. После начала применения сплошнолесосечных рубок на месте не затронутых рубками коренных лесов возникли чистые сосняки, а на месте древостоев, пройденных рубками, формировались смешанные сосняки или смешанные широколиственные древостои (в зависимости от интенсивности проведенных рубок).

Таблица 4. Распространение доминантов напочвенного покрова в возрастном ряду, % от покрытой лесом площади

Table 4. 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	> 201
<i>Calamagrostis canescens</i> (Web.)	40.0	10.5	4.1	–	2.6	–	–	–	–	–	–	–
<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	–	–	–	–	–	–	–	–	5.1	–	–	13.4
<i>Stellaria holostea</i> L.	–	72.9	15.8	10.4	7.8	1.4	–	–	20.5	–	–	21.0
<i>Fragaria vesca</i> L.	–	–	9.5	–	–	–	34.6	–	17.9	–	–	–
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.	10.2	–	–	3.3	3.8	–	–	–	42.7	–	–	–
<i>Rubus saxatilis</i> L.	22.5	–	24.4	24.9	37.1	29.7	84.0	–	60.7	–	–	59.2
<i>Convallaria majalis</i> L.	–	10.5	15.6	10.6	10.1	–	7.4	–	60.7	–	–	19.7
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	–	–	1.6	–	–	–	7.4	–	5.1	–	–	–
<i>Melampyrum nemorosum</i> L.	–	–	–	–	–	–	–	–	42.7	–	–	–
<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	19.9	39.7	19.8	43.8	40.3	33.8	16.0	–	–	–	–	56.1
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	–	10.5	20.9	7.3	3.8	–	42.0	–	17.9	–	–	–
<i>Carex pilosa</i> Scop.	87.7	77.6	85.7	73.4	75.1	96.6	49.4	–	28.2	100.0	–	65.0
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	80.1	2.2	77.5	86.9	59.9	84.3	50.6	–	76.9	100.0	–	100.0
<i>Viola canina</i> L.	–	–	33.9	19.5	21.2	59.0	65.4	–	48.7	–	–	79.0
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh. [<i>Orobis vernus</i> L.]	4.5	–	37.4	53.5	52.4	48.5	16.0	–	23.9	–	–	40.8
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	–	–	–	4.1	2.6	5.8	34.6	–	–	–	–	–
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	–	–	–	–	–	15.7	34.6	–	–	–	–	–
Cladoniaceae	2.4	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Sphagnaceae	–	–	–	–	–	–	–	–	5.1	–	–	–

Примечание. Прочерк – вид отсутствует.

Note. Dash – species absent.

После рубки производных лесов первого поколения формируются смешанные широколиственные и мелколиственные древостои. Доля сообществ с преобладанием сосны крайне мала.

Вырубка производных древостоев второго поколения приводит к образованию смешанных сообществ, в которых доля различных видов широколиственных и мелколиственных деревьев примерно одинакова, а степень участия сосны в составе минимальна.

Анализ данных динамики всех ярусов растительности позволил разделить рассматриваемый возрастной ряд на два этапа. Этапы разделены на периоды, каждый из которых, в свою очередь, состоит из отдельных фаз.

Первый этап продолжительностью 100 лет – лиственные леса с незначительной примесью сосны. Первый период продолжительностью до 20 лет характеризуется преобладанием смешанных древостоев с высокой степенью участия в составе широколиственных деревьев. Сомкнутость древостоев довольно высока уже в самом раннем возрасте. Подрост полностью отсутствует. Подлесок развит слабо, в его составе преобладают лещина и рябина. Изредка отмечен ракитник русский.

В начальной фазе, в возрасте до 10 лет, сосна в составе древостоев полностью отсутствует. В составе травостоя преобладают сныть и осока волосистая. В следующей фазе отмечено появление в составе древостоев незначительной примеси сосны. Обогащается видовой состав подлеска. Травостой становится полидоминантным.

Второй период продолжительностью 80 лет характеризуется преобладанием мелколиственных видов деревьев. В третьей фазе (21 – 60 лет) доля широколиственных видов в составе остается довольно высокой. Немного увеличивается доля сосны. Появляется подрост широколиственных деревьев (преимущественно липы), видовое разнообразие подлеска достигает максимума. Роль злаков в составе травостоя снижается до минимума.

В четвертой фазе (61 – 100 лет) роль широколиственных деревьев заметно снижается. Видовое разнообразие кустарников уменьшается, доминантом становится бересклет. Злаки практически выпадают, в составе доминантов травостоя появляются боровые виды.

Второй этап – от 100 до 200 лет и выше, характеризуется преобладанием смешанных древостоев, в составе которых сосна выполняет роль содоминанта. В течение третьего периода (101 – 160 лет) в составе древостоев преобладает сосна. В нем можно выделить две фазы. В пятой (101 – 140 лет) велика роль широколиственных деревьев. В подлеске преобладает рябина. Среди доминантов травостоя – орляк, черника и брусника. В шестой фазе (141 – 160 лет) доля лиственных деревьев в составе снижается до минимума, а сосна полностью доминирует. Начинается формирование многоярусных древостоев. В составе подроста появляются сосна и береза. В подлеске преобладает бересклет. Из состава травостоя выпадают бореальные виды.

В четвертом периоде (161 – 200 и более лет) отмечены только сложные многоярусные сообщества, верхний ярус которых образован исключительно сосной. В седьмой фазе (161 – 200 лет) нижние ярусы, состоящие из лиственных деревьев, хорошо развиты. Кустарниковый ярус и травостой развиты довольно слабо. В заключительной восьмой фазе (от 200 лет) нижние древесные и кустарниковые ярусы сильно деградируют. В полидоминантном травостое преобладают неморальные виды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ полученных данных позволил выявить в экотопах, соответствующих влажной судубраве, различные по составу и строению сообщества. Объединение насаждений различного возраста во временной ряд показало, что каждой возрастной стадии присущ определенный спектр сообществ. Значительные изменения лесных экосистем происходили уже в период применения выборочных рубок. Это

обусловлено тем, что условия экотопа благоприятны для роста широколиственных деревьев, а также трав и кустарников, характерных для дубрав. В результате под изреженным сосновым ярусом развивался подрост широколиственных видов деревьев, а в напочвенном покрове боровые элементы сменялись неморальными.

После начала применения сплошнолесосечных рубок площадь, занятая мелколиственными деревьями, постоянно росла. Одновременно происходило задержание образовавшихся вырубков. Однако задержание носило ограниченный характер, вследствие конкуренции с неморальными видами, а также успешного вегетативного возобновления лиственных деревьев, которое сдерживало развитие светолюбивых злаков.

В дальнейшем мелколиственные виды деревьев, значительно опережая в скорости роста широколиственные, заняли господствующее положение в сообществах. Однако с возрастом начинается отмирание сначала осины, а затем и березы и формируются смешанные древостои с участием сосны, в напочвенном покрове которых сохраняются неморальные виды. По мере развития ярусов широколиственных деревьев, а также подроста и подлеска боровые элементы оказываются полностью вытесненными из состава травостоя.

Необходимо отметить сильную трансформацию лесных экосистем влажной судубравы, что выражается прежде всего в отсутствии возобновления сосны, выпадении из состава травостоя бореальных элементов, а также полной деградации яруса мхов и лишайников. К характерным чертам данного типа леса можно отнести фрагментарное присутствие в подлеске влаголюбивых видов (ива козья, калина, черемуха). Также на отдельных стадиях отмечены сфагновые мхи, что свидетельствует о некотором избытке увлажнения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Abaturov A. V., Antyukhina V. V. *Dynamics of Coniferous Forests of the Moscow Region*. Moscow, Nauka, 2000. 222 p. (in Russian).
- 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).
- Borisov A. N., Ivanov V. V. *Pinus sylvestris* L. growth depending on available resources in ecological niche. *Environmental Analysis & Ecology Studies*, 2019, vol. 5, iss. 5, pp. 571–573. <https://doi.org/10.31031/EAES.2019.05.000624>
- Borisov A. N., Ivanov V. V. Simulation modeling of the growth of pine stands. *Siberian Journal of Forest Science*, 2022, no. 3, pp. 40 – 47 (in Russian). <https://doi.org/10.15372/SJFS20220306>
- Cherepanov S. K. *Vascular Plants of Russia and Adjacent States (the former USSR)*. Saint Petersburg, Mir i sem'ia-95, 1995. 992 p. (in Russian).
- Dyrenkov S. A. *Structure and Dynamics of Taiga Spruce Forests*. Leningrad, Nauka, 1984. 173 p. (in Russian).
- Filipchuk A. N., ed. *Forestry: Terminology Dictionary*. Moscow, VNIILM Publ., 2002. 480 p. (in Russian).
- 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, vol. 38, pp. 295–304. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2019.01.013>
- Gromtsev A. N. *Fundamentals of the Landscape Ecology of Boreal Forests in the European Part of Russia*. Petrozavodsk, Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences Publ., 2008. 238 p. (in Russian).

Jaloviar P., Saniga M., Kucbel 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, vol. 399, pp. 197–205.

Janda P., Trotsiuk V., Mikoláš M., Bače R., Nagel T. A., Seidl R., Seedre M., Morrissey R. C., Kucbel S., 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, vol. 388, pp. 67–78.

Keeley J. E., van Mantgem P., Falk D. A. Fire, climate and changing forests. *Nature Plants*, 2019, vol. 5, iss. 8, pp. 774–775.

Keren S., Diaci J., Motta R., Govedar Z. Stand structural complexity of mixed old-growth and adjacent selection forests in the dinaric mountains of Bosnia and Herzegovina. *Forest Ecology and Management*, 2017, vol. 400, pp. 531–541.

Kudryavtsev A. Forest types of the “Surskaya Shishka” upland. *Forestry Information*, 2020, no. 3, pp. 27–45 (in Russian).

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, pp. 279–291 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-3-279-291>

Kudryavtsev A. Yu. The dynamic of pine woods ecosystems on the poor sandy soils at the central part of Volga Upland. *Theoretical and Applied Ecology*, 2023, no. 3, pp. 49–58 (in Russian). <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2023-3-049-058>

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, pp. 427–441 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-4-427-441>

Kumar Dh., Thakur C. L., Bhardwaj D. R., Sharma N., Sharma H., Sharma P. Sustainable forest management a global review. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 2021, vol. 10, no. 1, pp. 2521–2528.

Kurnaev S. F. *Main Types of Forest in the Middle Part of the Russian Plain*. Moscow, Nauka, 1968. 354 p. (in Russian).

Maesano M., Ottaviano M., Lidestav G., Lasserre B., Matteucci G., Scarascia Mugnozza G., Marchetti M. Forest certification map of Europe. *iForest – Biogeosciences and Forestry*, 2018, vol. 11, iss. 4, pp. 526–533. <https://doi.org/10.3832/ifer2668-011>

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, iss. 2, pp. 643–655 (in Russian).

Maslov A. A. Old-growth broad-leaved forest in the center of Moscow City: Structure and dynamics over 20 years of observations. *Forestry Information*, 2020, no. 4, pp. 32–39 (in Russian).

Methodical Recommendations on the State Forest Inventory Conduct. Approved by Order No. 472 of the Federal Forestry Agency of November, 10 2011. Moscow, 2011, pp. 119–120 (in Russian).

Mirin D. M., Tikhodeeva M. Yu. Change of Vegetation of Reserved Oak-Wood “Les na Vorskle” During 60 Years. *Botanicheskii zhurnal*, 2020, vol. 105, no. 7, pp. 672–686 (in Russian).

Nigatu M. Review on role of forest certification. *International Journal of Environmental Sciences & Natural Resources*, 2019, vol. 18, iss. 4, pp. 121–123.

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, pp. 97–106. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-1-97-106>

Pukinskaya M. Yu. On the origin of nemoral spruce forest stands in the Central Forest Reserve. *Botanicheskii zhurnal*, 2020 a, vol. 105, no. 12, pp. 1191–1206 (in Russian).

Pukinskaya M. Yu. Tree change in nemoral spruce forests of the Central Forest Reserve. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2020 b, no. 4, pp. 459–476 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-4-459-476>

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, pp. 431–451 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-4-431-451>

Sannikov S. N. Ecologic and genetic classifications of forest types based on ecologic and genetic series of development of biogeocenoses. *Siberian Journal of Forest Science*, 2019, no. 1, pp. 3–15 (in Russian).

Sannikov S. N., Petrova I. V., Sannikova N. S., Kochubey A. A., Sannikov D. S. Divergence of biogeocenoses within pine forest types. *Russian Journal of Ecology*, 2017, vol. 48, iss. 4, pp. 340–349.

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, vol. 11, no. 6, pp. 653–672.

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, vol. 7, pp. 395–402.

Tantsyrev N. V., Ivanova N. S., Petrova I. V. Root-closed forest ecosystem formation above forest boundary in Northern Urals mountains. *Forestry Bulletin*, 2023, vol. 27, no. 1, pp. 26–34 (in Russian). <https://doi.org/10.18698/2542-1468-2023-1-26-34>

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. *European Journal of Forest Research*, 2020, vol. 139, iss. 3, pp. 483–498. <https://doi.org/10.1007/s10342-020-01263-x>

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, pp. 345–363 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-3-345-363>

Dynamics of the ecosystems of complex pine woods (sudubrava) at the central part of Volga Upland

A. Yu. Kudryavtsev

*Saratov Branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences
24 Rabochaya St., Saratov 410028, Russia
State Nature Reserve "Privolzhskaya Lesostep'"
12A Okruzhnaya St., Penza 440031, Russia*

Received: June 14, 2024 / revised: July 26, 2024 / accepted: July 26, 2024 / published: December 17, 2024

Abstract. The article presents the results of our study of the dynamics of a forest ecosystem type typical for the central part of the Volga Upland, namely, a wet sudubrava (C₃). The studies were conducted on the territory of the Upper Sura section of the Privolzhskaya Lesostepye Nature Reserve. The process course was studied in an age series identified in homogeneous forest growth conditions based on the principles of dynamic classification of forest types. As a result of processing the forest taxation data, average values of some taxation indicators of tree stands were obtained for each age class. At the same time, changes in all components of the stands were analyzed. Based on this analysis, the age series was divided into separate periods and phases. Trends in the change in the share of each forest-forming species in the composition of the tree stand at several age stages are described by nonlinear equations. The study showed that the obtained age series is that of forest community transformations. Disruption of the forest formation process has led to a large-scale replacement of native stands with their derivatives. After the start of clear-cutting, the area occupied by deciduous trees has been constantly growing. The formation of sparse pine stands was a consequence of the large-scale use of intermediate felling, sanitary and voluntary-selective felling. At the same time, transformation of the lower tiers of the communities occurred. These factors have caused deterioration in the conditions for the natural regeneration of pine (*Pinus sylvestris* L.). As a result, the possibility of forming pine stands by natural regeneration is now almost completely excluded.

Keywords: forest growth conditions, dynamic series, anthropogenic transformation, Volga Upland

Ethics approval and consent to participate: This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

Competing interests: The author declares that he has no conflicts of interest.

For citation: 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, pp. 457–470 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-457-470>

✉ *Corresponding author.* Laboratory of Ecology of Terrestrial Vertebrates of the Steppe Zone, Saratov branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail address: Alexey Yu. Kudryavtsev: akydtaks@mail.ru.