

УДК 574.42+574.32

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ СТАРОВОЗРАСТНЫХ ЛЕСОВ ОКСКО-ВОЛЖСКОГО ЛЕВОБОЕРЕЖЬЯ НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ¹

© 2020 г. Н. Е. Шевченко^а, А. В. Горнов^а, *, Е. В. Ручинская^а,
А. И. Кузнецова^а, Д. Н. Тебенькова^а

^аЦентр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, ул. Профсоюзная, 84/32, стр. 14, Москва, 117997 Россия

*E-mail: aleksey-gornov@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.03.2020 г.

После доработки 23.03.2020 г.

Принята к публикации 06.04.2020 г.

Дана оценка современного состояния старовозрастных лесов Окско-Волжского левобережья Нижегородской области. Исследуемые леса характеризуются выраженной парцеллярной структурой, которая определяется выборочными рубками прошлых лет. Показано, что леса представляют собой промежуточную стадию сукцессии развития хвойно-широколиственных лесов южной тайги европейской части России. Древостой сформирован ранне- и позднесукцессионными видами. К первой группе относятся светолюбивые *Betula pubescens*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula* и *Quercus robur*. Вторая группа состоит из теневыносливых *Picea obovata* и *Tilia cordata*. Ценопопуляции большинства раннесукцессионных видов деревьев характеризуются неполночленными онтогенетическими спектрами. Позднесукцессионные виды деревьев ведут себя по-разному. Ценопопуляции *Picea obovata* обладают полночленным или незавершенным онтогенетическими спектрами, а *Tilia cordata* – инвазионными. Показано, что при отсутствии рубок и пожаров леса сформируют липово-еловые неморально-бореально мелкотравные сообщества, представляющие собой терминальную стадию сукцессии хвойно-широколиственных лесов южной тайги европейской части России.

Ключевые слова: старовозрастные леса, раннесукцессионные виды деревьев, позднесукцессионные виды деревьев, популяционный подход, флористическое разнообразие, Окско-Волжское левобережье, природный парк “Воскресенское Поветлужье”.

DOI: 10.31857/S0024114820040099

В настоящее время в европейской части России из-за длительной антропогенной деятельности доля старовозрастных лесов уменьшается. Современный лесной покров территории представлен вторичными сообществами, находящимися на различных стадиях восстановительных сукцессий (Сукцессионные ..., 1999; Оценка ..., 2000; Восточноевропейские ..., 2004а; б; Мониторинг ..., 2008; Разнообразие ..., 2012, 2013; European ..., 2017; и др.). Одна из важнейших задач экологии – выявление и оценка состояния старовозрастных лесов, в которых ярко выражены механизмы поддержания биологического разнообразия и формирования экосистемных функций лесов (Методические ..., 2010; Аккумуляция ..., 2018; и др.). Анализ литературы и космических снимков показал, что к регионам европейской части России, где сохранились старовозрастные леса, относится Нижегородская область (Восточноевропейские ..., 2004б;

Ротаров et al., 2015). Они выявлены на юго-востоке Окско-Волжского левобережья и произрастают на северной границе хвойно-широколиственных лесов (Заугольнова, Мартыненко, 2013). В связи с этим нами поставлена цель: дать оценку состояния старовозрастных лесов природного парка “Воскресенское Поветлужье” с использованием популяционного подхода. Он позволяет учитывать состояние популяций деревьев – основных эдификаторов лесной зоны (Смирнова и др., 2001; Смирнова, 2004; Евстигнеев, Горнова, 2017; Горнов и др., 2018).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследование старовозрастных лесов проводилось на территории природного парка “Воскресенское Поветлужье” в пойме р. Ветлуга (Воскресенский район, Нижегородская область). В соответствии со схемой ботанико-географического районирования европейской части России территория относится к Евразийской таежной области и располагается в Камско-Печорско-За-

¹ Работа выполнена в рамках проекта FP7 ERA – Net Sumforest-POLYFORES, при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (RFMEFI61618X0101).

падноуральской подпровинции Урало-Западно-сибирской провинции (Растительность ..., 1980). Климат умеренно-континентальный с холодной продолжительной зимой и теплым сравнительно коротким летом. Среднегодовое количество осадков — 450–500 мм, среднегодовая температура — 0.3–2.5°C (Агроклиматический ..., 1988).

Почвенный покров представлен дерново-подзолами, дерново-подбурами (Albic Podzols (Arenic), дерново-подзолистыми почвами (Albic Retisols) на флювигляциальных и древнеаллювиальных отложениях, часто слоистых. В отдельных случаях флювигляциальные отложения подстилаются мореной. Подстилка грубогумусная, ферментативная (Богатырев, 1990), мощностью 3–8(10) см, встречаются угли. Под лесной подстилкой формируется серогумусовый горизонт АУ (часто с признаками дернового горизонта Н) мощностью 3–10 см. Под серогумусовым горизонтом в некоторых случаях выделяется элювиальный горизонт Е/ЕL (до 20 см). Далее идентифицируется иллювиальный горизонт ВF/ВТ, который на глубине 50–75 см переходит в горизонт ВС и ниже — в горизонт С. Повсеместно встречаются процессы оглеения. Почвообразующая порода характеризуется супесчаным, суглинистым гранулометрическим составом. Содержание фракции песка варьирует от 72.5 до 95.5%, содержание физической глины — от 4.5 до 27.5%. Названия почв приведены в соответствии с российской и международной классификациями (Классификация ..., 2004; Word ..., 2015).

Наиболее распространенные типы леса района исследования в автоморфных условиях — сложные сосняки с примесью ели и березы, ельники и осинники с березой, представляющие собой мозаику разновозрастных стадий послерубочной и послепожарной сукцессий. В понижениях преобладают сосново-березовые пушицево-сфагновые переходные болота, редко встречаются верховые сосновые пушицево-сфагновые и кустарничково-сфагновые болота. Наименее преобразованные старовозрастные леса сохранились лишь в пойме р. Ветлуга, в водоохранной зоне которой была ограничена хозяйственная деятельность. В связи с этим здесь отмечены осино-ельники мелкотравные (*Piceeta parviherbosa (nemoro-boreoherbosa)*) и елово-сосновые леса мелкотравные (*Pineta sylvestris parviherbosa (nemoro-boroherbosa)*). Максимальный возраст деревьев в ельниках превышает 120 лет, а в елово-сосновых лесах — 140 лет.

В работе использованы таксационные, геоботанические и демографические методы.

Таксационные методы. В старовозрастных лесах заложено 6 пробных площадок размером 50 × 50 м (по 3 площадки для каждого типа леса). На пробных площадках выполнялся сплошной перебор деревьев высотой от 1.5 м, с измерением высо-

ты (лазерный высотомер Nikon Forestry Pro) и окружности стволов. У самых развитых деревьев (сосна, ель и осина) определялся календарный возраст при помощи бурава Haglof.

Демографические методы. Использована периодизация онтогенеза, предложенная Т.А. Работновым (1950), дополненная А.А. Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляции ..., 1988). В онтогенезе деревьев выделяют следующие возрастные состояния: ювенильное (*j*), имматурное (*im*), виргинильное (*v*), молодое (*g*₁), средневозрастное (*g*₂) и старое (*g*₃) генеративное, сенильное (*s*), отмирающее (*sc*) (Smirnova et al., 1999; Evstigneev, Korotkov, 2016). Онтогенетические состояния деревьев определяли на основе рекомендаций в публикациях (Заугольнова, 1968; Чистякова, 1979; Диагнозы ..., 1987; Романовский, 2001; Евстигнеев, 2014 и др.). В каждом типе леса устанавливали онтогенетический состав ценопопуляций деревьев. Учет проводили на площадках разных размеров. Иматурные, виргинильные, генеративные и сенильные особи деревьев высотой более 1.5 м учитывались на площадях размером 0.25 га (в 3-кратной повторности в каждом типе леса). Иматурные и виргинильные особи деревьев высотой до 1.5 м учитывались на площадках размером 100 м² (в 6-кратной повторности в каждом типе леса). Ювенильные особи выявляли на площадках размером 1 м² (в 30-кратной повторности в каждом типе леса). Полученные данные пересчитывали на 1 га. Тип онтогенетического спектра устанавливали по классификации, предложенной ранее (Восточноевропейские ..., 2004а).

Геоботанические методы. При описании сообществ заложены квадратные площадки 20 × 20 м. В каждом типе леса выполнено по 12 описаний. На всех площадках составлен полный флористический список с учетом ярусной структуры леса. К ярусу А отнесены молодые, средневозрастные и старые генеративные деревья; к ярусу В — иматурные и виргинильные особи деревьев, иматурные, виргинильные и генеративные особи кустарников; к ярусу С — травы, ювенильные особи деревьев и кустарников; к ярусу D — мхи и лишайники. В каждом ярусе определено проективное покрытие видов по шкале Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964, цит. по: Миркин и др., 1989). Латинские названия сосудистых растений даны по С.К. Черепанову (1995), мхов — в соответствии со списком (Ignatov et al., 2006). Видовое разнообразие сообществ оценивали с помощью показателей видового богатства и видовой насыщенности (Оценка ..., 2000; Смирнова и др., 2002; Методические ..., 2010). Видовое богатство определяли как суммарное число видов на всех площадках, относящихся к одному типу леса. Видовая насыщенность рассматривалась как число видов на пробной геоботанической площадке 400 м².

Ординацию геоботанических площадок проводили методом непрямого градиентного анализа – анализа соответствий с удаленным трендом (Detrended Correspondence Analysis, DCA). Экологические характеристики описаний были получены как средневзвешенные баллы по соответствующим характеристикам видов из экологических шкал Н. Ellenberg (1996, 2009). Анализ геоботанических материалов проводили в программах PC-ORD и SpeDiv.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Осино-ельники мелкотравные (бореально-неморальные) занимают гривы и прирусловые валы в долине р. Ветлуга. Территория фрагментирована старицами и староречьями. В древостое доминирует *Picea obovata*, содоминируют *Pinus sylvestris* и *Populus tremula*. В примеси встречается *Betula pubescens*. В нижнем подъярусе широко распространена *Tilia cordata*. Сомкнутость древостоя составляет 0.7–0.8. Максимальный определенный возраст ели – 121 год, сосны – 118 лет. Сообщества пройдены единичными выборочными рубками взрослых деревьев *Picea obovata* и *Pinus sylvestris*. Возникшие окна способствовали развитию яруса подлеска и кустарников. Его проективное покрытие варьирует от 45 до 80%. В окнах интенсивно развивается порослевой подрост *Tilia cordata* и подрост *Picea obovata*. Константные виды подлеска: кустарники *Fragula alnus*, *Lonicera xylosteum*, *Euonymus verrucosa* и подрост деревьев *Sorbus aucuparia*, *Populus tremula*, *Quercus robur*. В связи с осветлением сообщества после выборочной рубки проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса относительно высокое и достигает 70%. Доминанты яруса: *Calamagrostis arundinacea*, *Convallaria majalis*, *Fragaria vesca*, *Lathyrus vernus*, *Rubus saxatilis* и *Vaccinium myrtillus*. Обычны *Euonymus verrucosa*, *Luzula pilosa*, *Maianthemum bifolium*, *Orthilia secunda*, *Pteridium aquilinum*, *Pulmonaria obscura*, *Trientalis europaea*, *Viola mirabilis*. Средняя видовая насыщенность – 27 видов на 400 м² (табл. 1). Проективное покрытие яруса мхов варьирует от 5 до 70%, в ярусе доминируют *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum* и *Hylocomium splendens*.

По структуре и видовому составу ельники мелкотравные представляют собой промежуточную стадию сукцессии хвойно-широколиственных лесов юго-востока Окско-Волжского левобережья Нижегородской области. Синузию деревьев формируют как ранне-, так и позднесукцессионные виды. К первой группе относятся светолюбивые *Betula pubescens*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula* и *Quercus robur* (Погребняк, 1968; Evstigneev, 2018). Ценопопуляция *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens* обладают правосторонним онтогенетическим спектром. У сосны полностью отсутствуют молодые особи: из-за сомкнутого древесного полога в сообществе нет возобновления этого вида (рис. 1). Молодое поколение березы представлено немногочисленными *im* растениями, которые, в отсутствии окон в пологе древостоя, погибли из-за слабой теневыносливости. В ценопопуляции дуба оборот поколений прерван, поскольку отсутствуют *v* особи. Желуди прорастают и развиваются до *j* и *im* растений, но из-за нехватки света большая их часть погибает. Это так же связано со слабой теневыносливостью дуба. Кроме того, большинство особей подростка дуба имеют пониженную жизненность и поражены мучнистой росой. Ценопопуляция *Populus tremula* отличается полночленным двувршинным онтогенетическим спектром. Ее пополнение молодыми особями осины осуществляется вегетативно – корневыми отпрысками. Однако к *v*-состоянию из-за слабой теневыносливости особи переходят в угнетенное состояние, которое выражается слабой жизненностью. Плодоносящие деревья березы, дуба и осины успели сформироваться в окнах, которые появились после выборочных рубок. Вторую группу формируют теневыносливые *Picea obovata* и *Tilia cordata* (Погребняк, 1968; Evstigneev, 2018). Ценопопуляция ели характеризуется полночленным онтогенетическим составом и устойчивым оборо-

Таблица 1. Показатели флористического разнообразия в старовозрастных лесах природного парка “Воскресенское Поветлужье”

Показатель	Осино-ельники	Елово-сосновые леса
	мелкотравные	мелкотравные
jA	3.76 ± 1.01*	4.08 ± 0.66
jC	23.4 ± 2.84	29.3 ± 3.65
DjA	3.76 ± 1.01	4.08 ± 0.66
DjAB	6.23 ± 0.83	6.16 ± 1.11
DjC	4.84 ± 0.89	5.33 ± 0.77
DjABC	6.53 ± 0.87	7.08 ± 0.51
KjC	2.61 ± 1.12	4.08 ± 1.16
KjABC	3.07 ± 1.11	4.41 ± 1.16
TjC	16 ± 2.44	19.9 ± 3.50
DTK	25.6 ± 3.30	31.4 ± 3.96
MjD	2.61 ± 0.76	2.33 ± 1.55
SR	27.2 ± 3.72	35.7 ± 4.00

Примечание. *С учетом среднеарифметической ошибки; jA – число видов в ярусе А; jC – число видов в ярусе С; DjA – число видов деревьев в ярусе А; DjAB – суммарное число видов деревьев в ярусах А и В; DjC – число видов деревьев в ярусе С; DjABC – общее число видов деревьев в описании (вид, присутствующий в разных ярусах, учитывается 1 раз); KjC – число видов кустарников в ярусе С; KjABC – общее число видов кустарников в описании (вид, присутствующий в разных ярусах, учитывается 1 раз); TjC – число видов трав (включая полукустарники и кустарнички) в ярусе С; DTK – общее число видов сосудистых растений – деревьев, кустарников и трав – в описании (вид, присутствующий в разных ярусах, учитывается 1 раз); MjD – число видов мхов; SR – общее число видов в описании (вид, присутствующий в разных ярусах, учитывается 1 раз).

ществе нет возобновления этого вида (рис. 1). Молодое поколение березы представлено немногочисленными *im* растениями, которые, в отсутствии окон в пологе древостоя, погибли из-за слабой теневыносливости. В ценопопуляции дуба оборот поколений прерван, поскольку отсутствуют *v* особи. Желуди прорастают и развиваются до *j* и *im* растений, но из-за нехватки света большая их часть погибает. Это так же связано со слабой теневыносливостью дуба. Кроме того, большинство особей подростка дуба имеют пониженную жизненность и поражены мучнистой росой. Ценопопуляция *Populus tremula* отличается полночленным двувршинным онтогенетическим спектром. Ее пополнение молодыми особями осины осуществляется вегетативно – корневыми отпрысками. Однако к *v*-состоянию из-за слабой теневыносливости особи переходят в угнетенное состояние, которое выражается слабой жизненностью. Плодоносящие деревья березы, дуба и осины успели сформироваться в окнах, которые появились после выборочных рубок. Вторую группу формируют теневыносливые *Picea obovata* и *Tilia cordata* (Погребняк, 1968; Evstigneev, 2018). Ценопопуляция ели характеризуется полночленным онтогенетическим составом и устойчивым оборо-

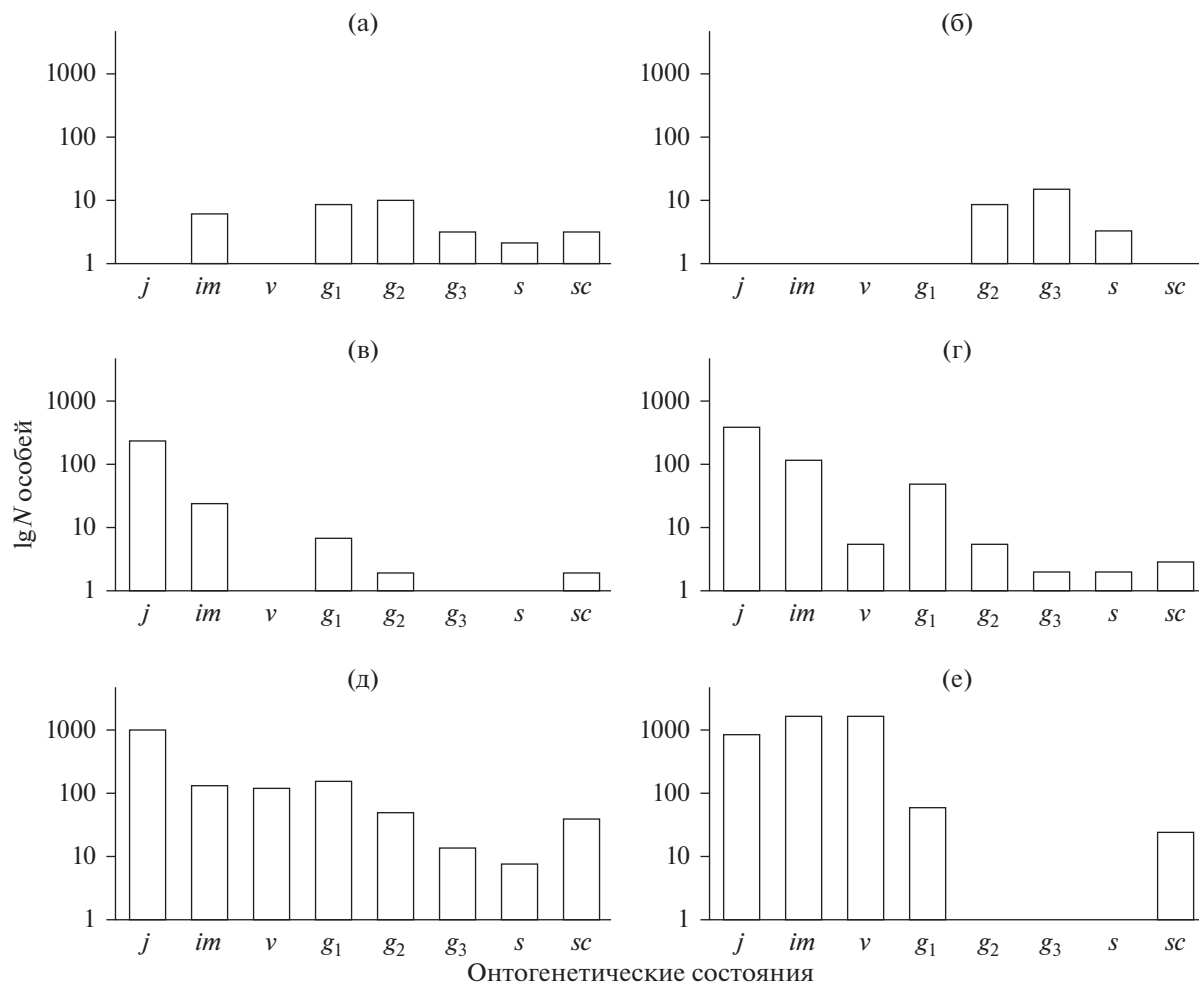


Рис. 1. Онтогенетическая структура популяций деревьев в осино-ельниках мелкотравных природного парка “Воскресенское Поветлужье”.

На рис. 1 и 2 онтогенетические состояния особей: *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g*₁ – молодое генеративное, *g*₂ – зрелое генеративное, *g*₃ – старое генеративное, *s* – сенильное, *sc* – отмирающее; а – *Betula pubescens*, б – *Pinus sylvestris*, в – *Quercus robur*, г – *Populus tremula*, д – *Picea obovata*, е – *Tilia cordata*.

том поколений. Ценопопуляция липы инвазионного типа: в спектре представлено большое число прегенеративных особей и небольшое число *g*₁ деревьев. Отсутствие взрослых деревьев, видимо, определяется тем, что на этой территории многие века липу активно использовали в бондарной промышленности и на лыко (Плотников, 1894). Поскольку липа теневынослива на всех стадиях онтогенеза (Evstigneev, 2018), она может со временем сформировать устойчивый оборот поколений, если позволят климатические условия.

Таким образом, старовозрастные осино-ельники природного парка “Воскресенское Поветлужье” в отсутствии антропогенного воздействия сформируют липово-еловые неморально-бореальные леса, где ель будет формировать верхний подъярус, а липа – нижний.

Елово-сосновые мелкотравные (бореально-неморальные) леса занимают участки высокой пой-

мы. Эти сообщества, как и осино-ельники, пройдены единичными выборочными рубками, которые способствовали значительному осветлению. Древостой резко дифференцирован на два подъяруса: в верхнем подъярусе доминирует *Pinus sylvestris*; в нижнем – *Picea obovata* и *Populus tremula*. В примеси встречаются *Betula pubescens*, *Quercus robur* и *Tilia cordata*. Сомкнутость яруса – 0.5–0.7. Максимальный возраст деревьев сосны – 143 года, ели – 83 года. Сомкнутость яруса кустарников и подрост деревьев варьирует от 40 до 75%. В подросте преобладают *Tilia cordata* и *Picea obovata*. Их обилие наибольших значений достигает в окнах, возникших после выборочных рубок. Встречается подрост других деревьев: *Sorbus aucuparia*, *Quercus robur* и *Populus tremula*. В синузии кустарников отмечены *Lonicera xylosteum*, *Euonymus verrucosa*, *Frangula alnus*. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 40–70%.

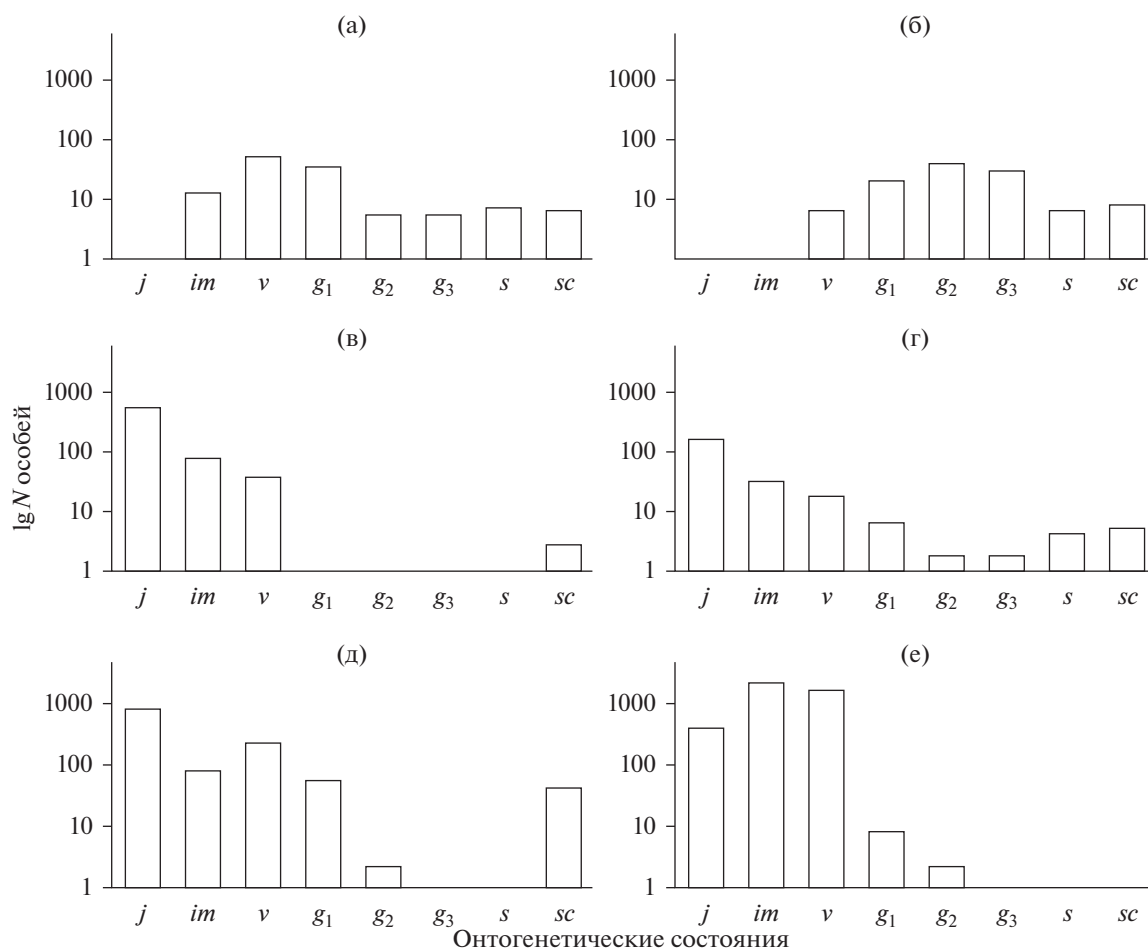


Рис. 2. Онтогенетическая структура популяций деревьев в елово-сосновых лесах природного парка “Воскресенское Поветлужье”. Обозначения см. рис. 1.

В нем содоминируют бореальные (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и др.) и неморальные (*Convallaria majalis*, *Carex digitata* и др.) виды. Обычны *Dryopteris carthusiana*, *Lathyrus vernus*, *Maianthemum bifolium*, *Orthilia secunda*, *Trientalis europaea* и др. Видовая насыщенность – 36 видов на 400 м² (табл. 1). Моховой ярус развит слабо, его проективное покрытие не превышает 30%. Здесь доминируют *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum* и *Hylocomium splendens*.

По структуре и видовому составу елово-сосновые мелкотравные леса, как и осино-ельники мелкотравные, представляют собой промежуточную стадию сукцессии развития хвойно-широколиственных лесов юго-востока Окско-Волжского левобережья Нижегородской области. Синузию деревьев также формируют ранне- и позднесукцессионные виды. Первая группа состоит из *Betula pubescens*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula* и *Quercus robur*. Ценопопуляции *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens* отличаются прерывистым онтогенетическими спектрами (рис. 2). У сосны отсутствуют *j* и *im* особи, а у березы – *j*. Ценопопуляция дуба

инвазионного типа: в спектре представлено относительно большое число прегенеративных растений и нет взрослых деревьев. Однако, под пологом древостоя, если не сформируются окна, дубу не хватит светового довольствия для перехода в генеративное состояние (Evstigneev, 2018). Как и в осино-ельниках, большинство особей дуба имеют пониженную жизненность и поражены мучнистой росой. Осина обладает полночленным двувершинным онтогенетическим спектром. Взрослые деревья березы, дуба и осины, как и в ельниках мелкотравных, успели сформироваться в окна, которые появились после выборочных рубок. Вторую группу представляют *Picea obovata* и *Tilia cordata*. Онтогенетический спектр ценопопуляции ели незавершенный: в нем отсутствуют старые деревья. Это связано с тем, что выборочные рубки были относительно недавно: спелые деревья изъядли, а молодые не успели перейти в онтогенетические состояния *g3* и *s*. Ценопопуляция липы инвазионного типа: в спектре представлено большое число молодых особей и небольшое число плодоносящих деревьев.

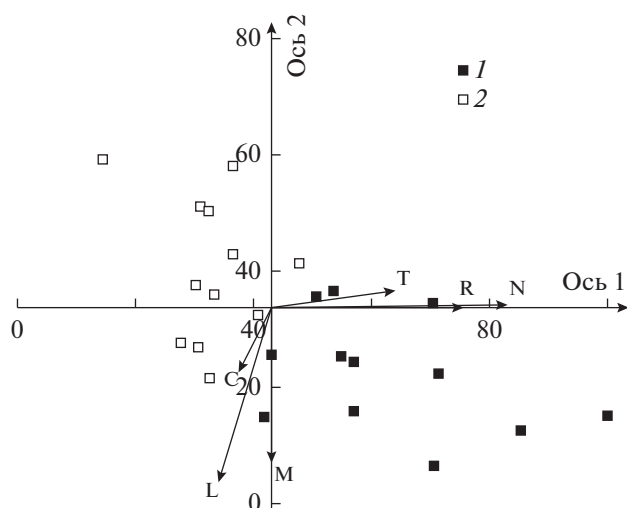


Рис. 3. Положение геоботанических описаний старовозрастных лесов природного парка “Воскресенское Поветлужье” в первых двух осях DCA вместе с векторами экологических факторов (экологические шкалы Н. Ellenberg). 1 – осино-ельники мелкотравные; 2 – елово-сосновые мелкотравные; L – освещенность; R – кислотность/щелочность; M – увлажнение почвы; N – богатство азотом; T – теплообеспеченность; C – континентальность.

Таким образом, елово-сосновые мелкотравные леса, также как и осино-ельники, в условиях отсутствия антропогенного воздействия со временем сформируют липово-еловые неморально-бореально мелкотравные сообщества с примесью сосны и дуба.

ОЦЕНКА ФАКТОРОВ СРЕДЫ И ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ В СТАРОВОЗРАСТНЫХ ЛЕСАХ

Анализ геоботанических описаний при помощи экологических шкал Н. Ellenberg (1996, 2009) выявил наиболее значимые факторы для функци-

Таблица 2. Уровень корреляции (r), значимости (p) показателей экологических шкал Н. Ellenberg с осями многомерной ординации

Ось 1		Ось 2		Ось 3	
r	p	r	p	r	p
-0.423	>0.005	0.766*	<0.005*	-0.205	>0.005
0.655*	<0.005*	-0.253	>0.005	0.002	>0.005
-0.336	>0.005	0.464*	<0.005*	-0.256	>0.005
0.026	>0.005	0.733*	<0.005*	-0.349	>0.005
0.809*	<0.005*	-0.080	>0.005	-0.152	>0.005
0.896*	<0.005*	-0.113	>0.005	0.036	>0.005

Примечание. L – освещенность; T – теплообеспеченность; C – континентальность; M – увлажнение почвы; R – кислотность/щелочность; N – богатство азотом. *Достоверно значимая корреляция.

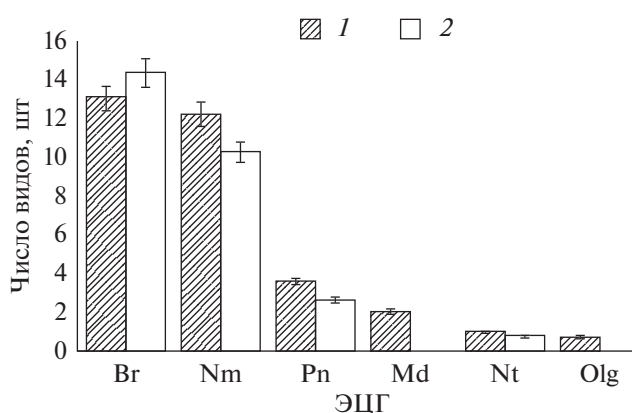


Рис. 4. Соотношение эколого-ценотических групп растений в старовозрастных елово-сосновых (1) и осино-еловых (2) мелкотравных типах леса. Эколого-ценотические группы: Br – бореальные виды, Nm – неморальные; Pn – боровые; Md – лугово-опушечные, Nt – нитрофильные, Olg – олиготрофные.

онирования растительности исследуемых лесов. На диаграмме (рис. 3) приведены векторы экологических факторов, длина и направление которых отражают степень корреляции факторов с осями, но не являются регрессионными прямыми в строгом смысле. Тесную корреляцию (табл. 2) с первой осью DCA ($p < 0.005$) демонстрируют показатели теплообеспеченности ($r = -0.423$), щелочности/кислотности почвы ($r = 0.809$) и богатства почвы элементами питания ($r = 0.896$). Со второй осью значимая корреляция отмечена для показателей освещенности ($r = 0.766$), континентальности ($r = 0.464$) и увлажнения почвы ($r = 0.733$). С третьей осью значимой корреляции нет.

Результаты многомерного анализа геоботанических описаний старовозрастных осино-ельников мелкотравных и елово-сосновых мелкотравных сообществ по шкалам Н. Ellenberg (1996, 2009) показали, что эти леса по условиям произрастания и соотношения экологических групп растений имеют ряд отличий. В елово-сосновых сообществах выше доля следующих видов: светолюбивых (*Calamagrostis arundinacea*, *Fragaria vesca*, *Pteridium aquilinum* и др.); предпочитающих богатую элементами питания почву (*Asarum europaeum*, *Hepatica nobilis* и др.); термофильных (*Aegopodium podagraria*, *Ajuga reptans*, *Pulmonaria obscura*, *Quercus robur* и др.). В осино-ельниках выше доля видов, устойчивых к подкислению почвы: *Trientalis europaea*, *Orthilia secunda*, *Pyrola media* и др. В эколого-ценотической структуре сообществ старовозрастных осино-ельников и елово-сосновых лесов по числу видов преобладают бореальные и неморальные растения (рис. 4). На их долю приходится от 80 до 90%. Таким образом, неморальные и бореальные виды формируют основное ядро флоры старовозрастных лесов природ-

ного парка “Воскресенское Поветлужье”. При этом в структуре флоры елово-сосновых лесов представлено 6 эколого-ценотических групп, а в осино-ельниках – всего 4. Здесь полностью отсутствуют лугово-опушечные и олиготрофные растения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Оценка состояния старовозрастных лесов природного парка “Воскресенское Поветлужье” показала, что они представляют собой незавершенную стадию сукцессии хвойно-широколиственных лесов Окско-Волжского левобережья Нижегородской области. Об этом свидетельствует ряд признаков. Синузию деревьев в осино-ельниках мелкотравных и елово-сосновых лесах формируют как ранне-, так и позднесукцессионные виды. Ценопопуляции большинства раннесукцессионных деревьев (*Pinus sylvestris*, *Betula pubescens* и *Quercus robur*) обладают неполночленными онтогенетическими спектрами, которые указывают на нарушение в обороте поколений. Позднесукцессионные деревья ведут себя по-разному. У *Picea obovata* ценопопуляция в осино-ельнике мелкотравном обладает полночленным онтогенетическим спектром, а в елово-сосновом мелкотравном лесу – незавершенным. Это связано с давностью выборочных рубок. Ценопопуляции липы в обоих типах леса инвазионного типа: в спектрах представлено большое число молодых особей и небольшое число плодоносящих деревьев. Анализ структуры ценопопуляций деревьев в осиново-еловых и елово-сосновых мелкотравных лесах природного парка “Воскресенское Поветлужье” дает возможность предположить, что следующим этапом сукцессионного развития этих сообществ при отсутствии рубок и пожаров станет формирование липово-еловых неморально-бореальных лесов, представляющих собой терминальную стадию сукцессии хвойно-широколиственных лесов Нижегородской области.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агроклиматический справочник по Горьковской области. Л.: Гидрометеиздат, 1988. С. 57–58.
- Аккумуляция углерода в лесных почвах и сукцессионный статус лесов / Под ред. Лукиной Н.В. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 232 с.
- Богатырёв Л.Г. О классификации лесных подстилок // Почвоведение. 1990. № 3. С. 118–127.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Под ред. Смирновой О.В. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с. Кн. 2. 575 с.
- Горнов А.В., Горнова М.В., Тихонова Е.В., Шевченко Н.Е., Кузнецова А.И., Ручинская Е.В., Тебенькова Д.Н. Оценка сукцессионного статуса хвойно-широколиственных лесов европейской части России на основе популяционного подхода // Лесоведение. 2018. № 4. С. 1–15.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: Методические разработки для студентов биологических специальностей / Под ред. Смирновой О.В. М.: “Прометей” МГПИ им. В.И. Ленина, 1987. Ч. I. 102 с.
- Евстигнеев О.И. Поливариантность сосны обыкновенной в Брянском полесье // Лесоведение. 2014. № 2. С. 69–77.
- Евстигнеев О.И., Горнова М.В. Ельники высокотравные – климаксные сообщества на низинных болотах Брянского полесья // Russian J. Ecosystem Ecology. 2017. V. 2(3). P. 1–23.
- Заугольнова Л.Б. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М.: Наука, 1968. С. 81–102.
- Заугольнова Л.Б., Мартыненко В.Б. Определитель типов леса Европейской России. М., 2013. <http://mfd.cerpl.rssi.ru/forest> (дата обращения 31.01.2020 г.).
- Классификация и диагностика почв России / Под ред. Шишова Л.Л., Тонконогова В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Смоленск: Ойкумена, 2004. 341 с.
- Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки / Отв. ред. Заугольнова Л.Б., Браславская Т.Ю. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 383 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.
- Мониторинг биологического разнообразия лесов России: методология и методы / Отв. ред. Исаев А.С. М.: Наука, 2008. 453 с.
- Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / Отв. ред. Заугольнова Л.Б. М.: Научный мир, 2000. 196 с.
- Плотников М.А. Кустарные промыслы Нижегородской губернии. Нижний Новгород, 1894. 278 с.
- Погребняк П.С. Общее лесоводство. М.: Колос, 1968. 440 с.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. № 6. С. 7–204.
- Разнообразие и динамика лесных экосистем России / Под ред. Исаева А.С. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. Кн. 1. 461 с.; 2013. Кн. 2. 478 с.
- Растительность европейской части СССР / Под ред. Грибовой С.А., Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Л.: Наука, 1980. 431 с.
- Романовский А.М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (*Pinaceae*) в Брянском полесье // Ботанический журн. 2001. Т. 86. № 8. С. 72–85.
- Смирнова О.В. Методологические подходы и методы оценки климаксового и сукцессионного состояния лесных экосистем (на примере Восточноевропейских лесов) // Лесоведение. 2004. № 3. С. 15–27.
- Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г. Оценка и прогноз сукцессионных процессов в лесных ценозах на основе демографических методов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106. № 5. С. 25–33.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Торопова Н.А. Популяционные и фитоцено-

- тические методы анализа биоразнообразия растительного покрова // Сохранение и восстановление биоразнообразия. Учебно-методическое издание. М.: Изд-во научного и учебно-методического центра, 2002. С. 145–194.
- Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. Смирновой О.В., Шапошникова Е.С. СПб.: Русское ботаническое общество, 1999. 549 с.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Отв. ред. Серебрякова Т.И., Соколова Т.Г. М.: Наука, 1988. 184 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Чистякова А.А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. № 1. С. 85–98.
- Ellenberg H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Stuttgart: Ulmer, 1996. 1096 p.
- Ellenberg H. Vegetation Ecology of Central Europe. Cambridge: Cambridge University Press, 2009. 1028 p.
- European Russian Forests. Their Current State and Features of Their History / Eds. Smirnova O.V., Bobrovsky M.V., Khanina L.G. 2017. 566 p.
- Evstigneev O.I. Ontogenetic scales of relation of trees to light (on the example of eastern European forests) // Russian J. Ecosystem Ecology. 2018. V. 3. № 3. P. 1–18.
- Evstigneev O.I., Korotkov V.N. Ontogenetic stages of trees: an overview // Russian J. Ecosystem Ecology. 2016. V. 1(2). P. 1–31.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Junkoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzjinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Omyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. The checklist of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. V. 15. P. 1–130.
- Potapov P.V., Turubanova S.A., Tyukavina A., Krylov A.M., McCarty J.L., Radeloff V.C., Hansen M.C. Eastern Europe's forest cover dynamics from 1985 to 2012 quantified from the full Landsat archive // Remote Sensing of Environment. 2015. V. 159. P. 28–43.
- Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugolnova L.B., Evstigneev O.I., Popadiouk R.V., Romanovsky A.M. Ontogeny of a tree // Botanical J. 1999. V. 84. № 12. P. 8–20.
- World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports / IUSS Working Group. Rome: FAO, 2015. 203 p.

Current State of the Old-Growth Forests the Oka–Volga Left Bank in Nizhny Novgorod Region

N. E. Shevchenko¹, A. V. Gornov^{1,*}, E. V. Ruchinskaya¹, A. I. Kuznetsova¹, and D. N. Teben'kova¹

¹Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences (CEPF RAS), Profsoyuznaya st., 84/32, bldg., 14, Moscow, 117997 Russia

*E-mail: aleksey-gornov@yandex.ru

The paper presents an assessment of the current state of old-growth forests on the Oka–Volga left bank in the Nizhny Novgorod region. The forests under study are characterized by a pronounced parcellular structure, which is determined by selective cutting of past years. Forests were shown to represent an intermediate (not yet climax) stage of succession in the development of coniferous–deciduous forests of the southern taiga in the European part of Russia. The forest stand is formed by the species of the early and the late succession stages. The first group includes photophilous *Betula pubescens*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula* and *Quercus robur*. The second group consists of shade-tolerant *Picea obovata* and *Tilia cordata*. The cenopopulations of most tree species associated with the early succession stages are characterized by incomplete ontogenetic spectra. Late succession tree species behave differently. The cenopopulations of *Picea obovata* have the complete or incomplete ontogenetic spectra, and *Tilia cordata* have invasive ones. It was demonstrated that in the absence of cuttings and fires, forests will form into linden–spruce nemoral–boreal small grass communities, which are the terminal stage of succession of coniferous–deciduous forests of the southern taiga of the European part of Russia.

Keywords: old-growth forests, tree species associated with the early succession stages, tree species associated with the late succession stages, population approach, floristic diversity, Oka–Volga left bank, natural park “Voskresenskoye Povetluzhie”.

Acknowledgements: The research was carried out within the FP7 ERA – Net Sumforest POLYFORES project, with the financial support of the Ministry of Education and Science of Russian Federation (RFME-FI61618X0101).

REFERENCES

- Agroklimaticheskii spravochnik po Gor'kovskoi oblasti*, (Agroclimatic guide to Gorky region), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1988, pp. 57–58.
- Akkumulyatsiya ugleroda v lesnykh pochvakh i suksessionnyi status lesov* (Carbon accumulation in forest soils and forest succession status), M.: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2018, 232 p.
- Bogatyrev L.G., O klassifikatsii lesnykh podstilok (On forest litter classification), *Pochvovedenie*, 1990, No. 3, pp. 118–127.
- Chistyakova A.A., Bol'shoi zhiznennyi tsikl *Tilia cordata* Mill. (Great lifecycle of *Tilia cordata* Mill.), *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*, 1979, Vol. 84, No. 1, pp. 85–98.
- Czerepanov S.K., *Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)*, Cambridge: Cambridge university press, 1995, 516 p.
- Ellenberg H., *Vegetation Ecology of Central Europe*, Cambridge: Cambridge University Press, 2009, 1028 p.
- Ellenberg H., *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen: In ökologischer, dynamischer und historischer Sicht*, Stuttgart: Ulmer Eugen, 1996, 1095 p.
- European Russian Forests. Their Current State and Features of Their History*, Springer, 2017, Vol. 15, 566 p.
- Evstigneev O.I., Gornova M.V., El'niki vysokotravnye – klimaksnye soobshchestva na nizinykh bolotakh Bryanskogo poles'ya (Tall herb spruce forests as climax communities on lowland swamps of Bryansk Polesie), *Russian J. Ecosystem Ecology*, 2017, Vol. 2(3), DOI: 10.21685/2500-0578-2017-3-3
- Evstigneev O.I., Korotkov V.N., Ontogenetic stages of tress: an overview, *Russian J. Ecosystem Ecology*, 2016, Vol. 1(2), pp. 1–31, DOI: 10.21685/2500-0578-2016-2-1
- Evstigneev O.I., Ontogenetic scales of relation of trees to light (on the example of eastern european forests), *Russian J. Ecosystem Ecology*, 2018, Vol. 3, No. 3, pp. 1–18, DOI: 10.21685/2500-0578-2018-3-3
- Evstigneev O.I., Polivariantnost' sosny obyknovnoy v Bryanskom poles'e (Ontogenesis polyvariancy of Scotch pine in Bryansk Polesia), *Lesovedenie*, 2014, No. 2, pp. 69–77.
- Gornov A.V., Gornova M.V., Tikhonova E.V., Shevchenko N.E., Kazakova A.I., Ruchinskaya E.V., Tebenkova D.N., Otsenka suksessionnogo statusa khvoynoshirokolistvennykh lesov evropeiskoi chasti Rossii na osnove populyatsionnogo podkhoda (Population-based assessment of succession stage of mixed forests in European part of Russia), *Lesovedenie*, 2018, No. 6, pp. 16–30.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Y., Chernyadjeva I.V., Doroshina G.Y., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.K., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Y., Pisarenko O.Y., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Y., Zheleznova G.V., Zolotov V.I., The checklist of mosses of East Europe and North Asia, *Arctoa*, 2006, Vol. 15, pp. 1–130.
- Metodicheskie podkhody k ekologicheskoi otsenke lesnogo pokrova v basseine maloi reki* (Methodical approaches to environmental assessment of forest cover in a small catchment), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2010, 383 p.
- Mirkin B.M., Rozenberg G.S., Naumova L.G., *Slovar' ponyatii i terminov sovremennoi fitotsenologii* (Vocabulary of terms and notions of modern phytocoenology), M.: Nauka, 1989, 223 p.
- Monitoring biologicheskogo raznoobraziya lesov Rossii: metodologiya i metody* (Monitoring of the biological diversity of the forests of Russia: methodology and approaches), M.: Nauka, 2008, 453 p.
- Plotnikov M.A., *Kustarnye promysly Nizhegorodskoi gubernii* (Handicrafts of the Nizhny Novgorod province), Nizhny Novgorod, 1894, 278 p.
- Pogrebnyak P.S., *Obshchee lesovodstvo* (General silviculture), M.: Kolos, 1968., 440 p.
- Potapov P.V., Turubanova S.A., Tyukavina A., Krylov A.M., Mccarty J.L., Radeloff V.C., Hansen M.C., Eastern Europe's forest cover dynamics from 1985 to 2012 quantified from the full Landsat archive, *Remote Sensing of Environment*, 2015, Vol. 159, pp. 28–43.
- Rabotnov T.A., Zhiznennyi tsikl mnogoletnikh travyanistykh rastenii v lugovykh tsenozakh (Lifecycle of perennial plants in meadow coenoses), In: *Trudy BIN AN SSSR. Seriya 3: Geobotanika (Proceedings of Biological Institute of USSR Academy of Sciences. Series 3: Geobotanics)*, 1950, Vol. 6, pp. 7–204.
- Rastitel'nost' evropeiskoi chasti SSSR (The vegetation of the European part of the USSR)*, Leningrad: Nauka, 1980, 429 p.
- Raznoobrazie i dinamika lesnykh ekosistem Rossii* (Forest ecosystems of Russia: diversity and dynamics), M.: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2012, Vol. 1, 460 p.
- Romanovskii A.M., Polivariantnost' ontogeneza *Picea abies* (Pinaceae) v Bryanskom poles'e (Multiplicity of ontogenesis of *Picea abies* (Pinaceae) in Bryansk Polesia), *Botanicheskii zhurnal*, 2001, Vol. 86, No. 8, pp. 72–85.
- Shishov L.L., Tonkonogov V.D., Lebedeva I.I., Gerasimova M.I., *Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii* (Classification and recognition of soils in Russia), Smolensk: Oikumena, 2004, 342 p.
- Smirnova O.V., Bobrovsky M.V., Khanina L.G., Otsenka i prognoz suksessionnykh protsessov v lesnykh tsenozakh na osnove demograficheskikh metodov (Estimation and forecast of succession dynamics in forest plant communities based on population ontogenetic methods), *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*, 2001, Vol. 106, No. 5, pp. 25–33.
- Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugol'nova L.B., Evstigneev O.I., Popadiouk R.V., Romanovsky A.M., Ontogeny of a tree, *Botanicheskii zhurnal*, 1999, Vol. 84, No. 12, pp. 8–19.
- Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugol'nova L.B., Poltinkina I.V., *Diagnozy i klyuchi vozrastnykh sostoyanii lesnykh rastenii. Derev'ya i kustarniki* (The keys to diagnosis of the age state of forest plants. Trees and shrubs), M.: Prometei, 1989, 102 p.
- Smirnova O.V., Metodologicheskie podkhody i metody otsenki klimaksovogo i suksessionnogo sostoyaniya lesnykh ekosistem (na primere Vostochnoevropeiskikh lesov) (Methodological approaches and methods of assessing climax and succession state of forest ecosystems (from the example of East European forests)), *Lesovedenie*, 2004, No. 3, pp. 15–27.

- Smirnova O.V., Shaposhnikova E.S., *Suktsessionnye protsessy v zapovednikakh Rossii i problemy sokhraneniya biologicheskogo raznoobraziya (Succession processes in Russian nature reserves: challenges in biodiversity conservation)*, Saint-Petersburg: RBO, 1999, 549 p.
- Smirnova O.V., Zaugol'nova L.B., Khanina L.G., Bobrovskii M.V., Korotkov V.N., Evstigneev O.I., Toropova N.A., Smirnov V.E., *Otsenka i sokhranenie bioraznoobraziya lesnogo pokrova v zapovednikakh Evropeiskoi Rossii (Evaluation and conservation of biodiversity of the forest cover in nature reserves of European part of Russia)*, M.: Nauchnyi mir, 2000, 186 p.
- Smirnova O.V., Zaugol'nova L.B., Khanina L.G., Bobrovskii M.V., Korotkov V.N., Evstigneev O.I., Toropova N.A., Smirnov V.E., *Otsenka i sokhranenie bioraznoobraziya lesnogo pokrova v zapovednikakh Evropeiskoi Rossii (Evaluation and conservation of biodiversity of the forest cover in nature reserves of European part of Russia)*, M.: Nauchnyi mir, 2000, 186 p.
- Uranov A.A., *Vozrastnoi spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov (The age spectrum of cenopopulations as a function of time and energy wave processes)*, *Nauchnye doklady vysshei shkoly. Biologicheskie nauki*, 1975, No. 2, pp. 7–34.
- Vostochnoevropayskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost' (Eastern European forest in the Holocene and modern history)*, M.: Nauka, 2004, Vol. 1, 479 p, Vol. 2, 575 p.
- World reference base for soil resources 2014. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps*, Rome: FAO, 2014, 181 p. www.cepl.rssi.ru/bio/forest/, (January 31, 2020)
- Zaugol'nova L.B., *Vozrastnye etapy v ontogeneze yasenya obyknovennogo (Fraxinus excelsior L.) (Age stages in onthogenesis of European ash (Fraxinus excelsior L.))*, In: *Voprosy morfogeneza tsvetkovykh rastenii i stroeniya ikh populyatsii (Issues of morphogenesis of angiosperms: the population structure)* M.: Nauka, 1968, pp. 81–102.
- Zaugol'nova L.B., Zhukova L.A., Komarov A.S., Smirnova O.V., *Tsenopopulyatsii rastenii (ocherki populyatsionnoi biologii) (Coenopopulations of plants (essays in population biology))*, M.: Nauka, 1988, 183 p.