

УДК 635.054:556.5 (470.343)

## СТРУКТУРА ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ СТАРОВОЗРАСТНЫХ ПОЙМЕННЫХ ЛЕСОВ В СВЯЗИ С ВОПРОСАМИ ИХ ДИНАМИКИ

© 2014 Т. Ю. Браславская

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, г. Москва

Поступила в редакцию 20.05.2014

На основе исследований структуры полога и популяционно-онтогенетических учетов лесообразующих видов в старовозрастных пойменных лесах (Республика Марий Эл) сделана оценка перспектив их возобновления и динамики популяций. Самый благополучный лесообразователь – липа, ее популяционные локусы стабилизируют лесные сообщества, благодаря быстрому развитию под окнами полога и высокой продолжительности жизни впоследствии. В условиях повсеместного распространения липы остается мало предпосылок для самоподдержания остальных широколиственных и темнохвойных лесообразователей.

Ключевые слова: *пойменный лес, структура полога, онтогенез подроста, состав популяций, лесообразователь*

Одна из категорий лесов высокой природоохранной ценности – старовозрастные (спелые и перестойные) леса [13]. К настоящему времени они лишь локально сохранились в подтаежной и южно-таежной подзонах, но нередко включают более полный набор зональных поздне-сукцессионных лесообразующих видов, чем вторичные леса, сформировавшиеся на гарях или вырубках и получившие очень широкое распространение. Из-за этого приобретает ландшафтный или региональный масштаб проблема сохранения популяций поздне-сукцессионных лесообразующих видов как основы зональных сообществ. Важным в региональном масштабе рефугиумом для темнохвойных и широколиственных лесообразователей часто оказываются старовозрастные леса в поймах рек, потому что их меньше повреждают катастрофические пожары. Необходима оценка стабильности и способности популяций темнохвойных и широколиственных лесообразователей к самоподдержанию в современных старовозрастных пойменных лесах и исследования условий и механизмов динамики, которые необходимы для обеспечения их самоподдержания. С этой целью были проведены исследования в Марийском полесье (Республика Марий Эл), в государственном природном заповеднике «Большая Кокшага».

В среднем течении р. Большой Кокшаги старовозрастные широколиственные и темнохвойно-широколиственные леса произрастают в центральной зоне поймы, где занимают более половины лесопокрытой площади. В составе территории заповедника «Большая Кокшага» (21554 га) их доля – около 5% [10]. Пойма относится к типу сегментно-гривистых, ее ширина – 2-5 км (по обоим

берегам). Верхушки пойменных грив в период активной вегетации залиты водой не более 10-14 дней (краткопоемный режим – [11]). Склоны с грив в межгривные понижения залиты в период вегетации дольше (среднепоемный режим), после чего на них некоторое время сохраняется остаточное переувлажнение глинистых почв; летом оно нередко повторяется вследствие слабого дренажа после сильных или затяжных дождей. Леса на краткопоемных верхушках грив центральной поймы произрастают на аллювиальных дерновых луговых легко- и среднесуглинистых почвах [9], относятся к ассоциации *Rhodobryo rosei-Piceetum abietis* Korotkov 1991. На среднепоемных склонах с грив в межгривные понижения леса произрастают на аллювиальных луговых поверхностнооглеенных тяжелоглинистых почвах [9], относятся к ассоциации *Filipendulo ulmariae-Quercetum roboris* Polozov et Solomestch 1999. В древостое и подросте старовозрастных лесов наиболее массовые поздне-сукцессионные лесообразующие виды (в порядке убывания численности) – липа мелколистная (*Tilia cordata* Mill.), вяз гладкий (*Ulmus laevis* Pall.), ель европейская (*Picea abies* (L.) Karst.); значительно ниже численность у дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) и клена остролистного (*Acer platanoides* L.). Раннесукцессионные мелколиственные виды – береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.), ольха черная (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.), осина (*Populus tremula* L.) – могут присутствовать в древостое как незначительная по численности примесь. Полог древесных крон в старовозрастных лесах характеризуется сложной горизонтальной и вертикальной структурой, с нерезкими границами между 3-4 высотными ярусами (в диапазоне 5-35 м) и «развальными» окнами (площадью по 15-150 м<sup>2</sup>) на разных этапах зарастания [3]. Окна возникали в течение 1930-1970-х гг. в результате приисковых выборочных и санитарных рубок крупных деревьев дуба [6],

Браславская Татьяна Юрьевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории структурно-функциональной организации и устойчивости лесных экосистем. E-mail: t.braslavskaya@gmail.com

позже – в результате усыхания и выпадения старых крупных деревьев дуба, ели и пихты, тоже иногда сопровождавшегося (до организации заповедника в 1993 г.) санитарными рубками.

Для выявления видового состава древесных растений и онтогенетической структуры их популяций в лесном массиве заповедника и его охранной зоны были обследованы 11 урочищ центральной поймы (на отрезке течения длиной 15 км), в которых на ложбинно-гривистом мезорельефе произрастают старовозрастные леса. В каждом урочище закладывали трансекты из временных учетных площадок по 400 м<sup>2</sup> (что соответствует площади выявления популяционных локусов у древесных видов [8]). В настоящей статье проанализированы популяционные локусы лесообразующих видов на геоморфологически однородных площадках: 39 – на верхушках грив, 43 – на средних частях склонов грив (не захватывая пограничные зоны с верхушками и с межгривными понижениями). Участки лесного покрова в границах таких площадок сопоставимы по площади с лесными парцеллами (и далее будут обсуждаться под этим названием, для упрощения, хотя и характеризуются гетерогенной структурой полога крон). Размер учетной площадки вмещает ограниченное число генеративных деревьев: при одновременном произрастании нескольких лесообразующих видов – обычно не более 2-10 из каждого; эта предельная плотность обусловлена величиной проекций крон генеративных деревьев и не зависит от предшествовавшей численности прегенеративных особей [1]. В такой ситуации наиболее подходящий популяционный показатель для характеристики и сопоставления лесообразующих видов – частота встречаемости особей (генеративных или прегенеративных), а не средняя плотность их размещения. На площадках был проведен сплошной учет древесных растений (с диаметром ствола 2 см и более), в ходе которого на основе биоморфологических признаков кроны и ствола диагностировали онтогенетическое состояние и жизненность [7, 12]. В учет вошли генеративные особи лесообразующих видов (генеративные молодые – g1, средние – g2, старые – g3) и прегенеративные (старшие иматурные – im2, младшие и старшие виргинильные – v1 и v2 соответственно). Размерные и возрастные параметры онтогенетических состояний у каждого вида определяли во время учетов на 12 площадках в краткопоемных условиях (верхушки грив) и на 6 площадках в среднепоемных условиях (склоны грив). При этом для каждого учитываемого ствола измерили диаметр и 4 радиуса кроны, а также выборочно (у 2-8 особей каждого вида в каждом онтогенетическом и жизненном состоянии) измерили общую высоту и протяженность живой кроны и взяли керн в основании ствола для определения календарного возраста. В ходе обработки полевых данных расчеты проводились в программе Excel 2003. На основе измеренных радиусов крон были рассчитаны площади проекций крон по формуле площади эллипса. Для всех видов (включая кустарники подлеска) рассчитали

выборочные статистики высоты, диаметра ствола и площади проекции кроны отдельно по онтогенетическим состояниям и жизненности. Затем ранжировали в общем ряду по значениям высоты онтогенетические состояния различных видов (раздельно по жизненности).

Для характеристики структуры полога в лесных парцеллах общий диапазон высот древесных видов разделили на несколько интервалов (выбранных с учетом средних высот онтогенетических состояний у массовых видов): 4,5-7,5 м, 7,5-11 м, 11-14 м, 14-20 м, 20-25 м, 25-28 м, 28-33 м. Раздельно по этим интервалам для каждой учетной площадки суммировали средние значения площадей проекций крон у произрастающих на ней древесных растений соответствующей высоты (основываясь на сведениях об их онтогенетических состояниях и жизненности). Также рассчитали для каждой площадки накопленную сумму проекций крон над каждым из выделенных высотных интервалов.

Чтобы популяция самоподдерживалась, молодые особи должны иметь возможность развиваться до генеративного состояния. Затенение затормаживает их развитие. По наблюдениям А.В. Абатурова [1], благополучно достигают максимально возможной высоты, долго живут и сохраняют нормальную жизненность те взрослые деревья, которые в первые годы жизни росли на открытом месте и не были затенены пологом лесного сообщества. Основываясь на этом, оценку перспектив развития прегенеративных особей на учетной площадке до генеративного состояния проводили на основе вычисления свободной от затенения сверху площади (разницы между 400 м<sup>2</sup> и накопленной суммой проекций крон из более верхних высотных интервалов) и ее деления на среднюю площадь проекции кроны у особей в состоянии g1 пониженной жизненности. Вычисления последовательно, в порядке убывания рангов высоты, проводили для прегенеративных особей разных видов, произрастающих на площадке. Таким образом, в основу алгоритма вычислений было заложено допущение, что прегенеративные особи, уже достигшие большей высоты к настоящему времени, имеют преимущество в использовании незатененного пространства и поэтому смогут продолжать свое развитие прежде всех менее высоких. Кроме того, с учетом увеличения площади проекций их крон в результате развития до генеративного состояния, на каждом шаге повторно рассчитывали площадь, которая останется после этого не затененной сверху. Если же имеющегося незатененного сверху пространства оказывалось недостаточно для перехода хотя бы одной из самых высоких прегенеративных особей в состояние g1, то особи данного вида считались заторможенными в своем развитии, и на следующих шагах вычислений использовалась площадь проекции кроны их современного онтогенетического состояния. В результате сделанной таким способом оценки перспектив был составлен для каждой площадки список видов, которые в настоящее время представлены на ней

прегенеративными особями, имеющими возможность перейти в состояние g1 (пониженной жизнечности).

Для характеристики популяций лесообразующих видов в старовозрастных лесах поймы Большой Кокшаги рассчитали частоту встречаемости их генеративных и прегенеративных особей (по отдельности на верхушках грив и на склонах). Кроме того, рассчитали частоту встречаемости современных прегенеративных особей, имеющих перспективы (согласно результатам проведенного анализа состава парцелл и структуры их полога) развиваться до генеративного состояния. Виды попарно сравнили по частоте встречаемости, проверяя статистическую значимость различий по t-критерию ( $p < 0.01$ ).

Общая видовая и онтогенетическая структура древесной синузиды исследуемых пойменных лесов подробно описана ранее [2, 3]. На верхушках и склонах грив численно доминирует липа в онтогенетических состояниях v1 и v2, вследствие чего вся популяция липы в пойме и большинство конкретных локусов характеризуются резко выраженным левосторонним максимумом в полном онтогенетическом спектре. Аналогичный характер спектра выявляется в популяции вяза, если рассматривать ее всю в целом, но в конкретных локусах вяза спектр обычно неполночленный по состояниям g1, g2 или g3 (в значительной степени это обусловлено массовым поражением голландской болезнью ильмовых). В локусах дуба, клена и темнохвойных видов состав неполночленных спектров еще больше варьирует – по набору и численности уже всех онтогенетических состояний; левостороннего максимума численности в локусах этих видов обычно нет, и для популяций в целом он тоже не выявляется. У всех видов численно преобладают особи пониженной жизнечности, довольно немногочисленны особи низкой жизнечности, нормальная жизнечность – единичное явление. Размеры онтогенетических состояний у широколиственных и темнохвойных видов представлены в табл. 1. Можно видеть, что у большинства особей этих видов в состоянии g1 (при наиболее распространенной жизнечности – пониженной) проекция кроны занимает не менее 15-18 м<sup>2</sup>. Такая площадь должна быть свободна от затенения вокруг развивающейся молодой особи (все время или с некоторого момента), чтобы в ходе своего онтогенетического развития особь имела возможность перейти к семенному размножению хотя бы самой низкой интенсивности.

Подтверждением важной роли фитоценологических условий (прежде всего – освещенности) в регуляции темпов развития и роста служат диаграммы соотношения высоты и онтогенетического состояния особей с их календарным возрастом (рис. 1). На верхушках грив – то есть в наиболее благоприятных в пойме почвенно-гидрологических условиях для липы, ели и пихты – сильно варьирует высота особей этих видов при одинаковом или почти одинаковом возрасте. Еще более наглядны те примеры, когда молодые по календарному

возрасту особи успевают обогнать по высоте или по онтогенетическому развитию значительно более старых (например, когда молодые особи находятся уже в генеративном состоянии, а старые – все еще в виргинильном; см. рис. 1 Б, В). На таких фактах основаны допущения, сделанные при оценке перспектив прегенеративных особей в лесных парцеллах, что большая высота позволит им и дальше развиваться благополучно, а меньшая – очень вероятно указывает на заторможенность развития и неспособность перерасти более высоких.

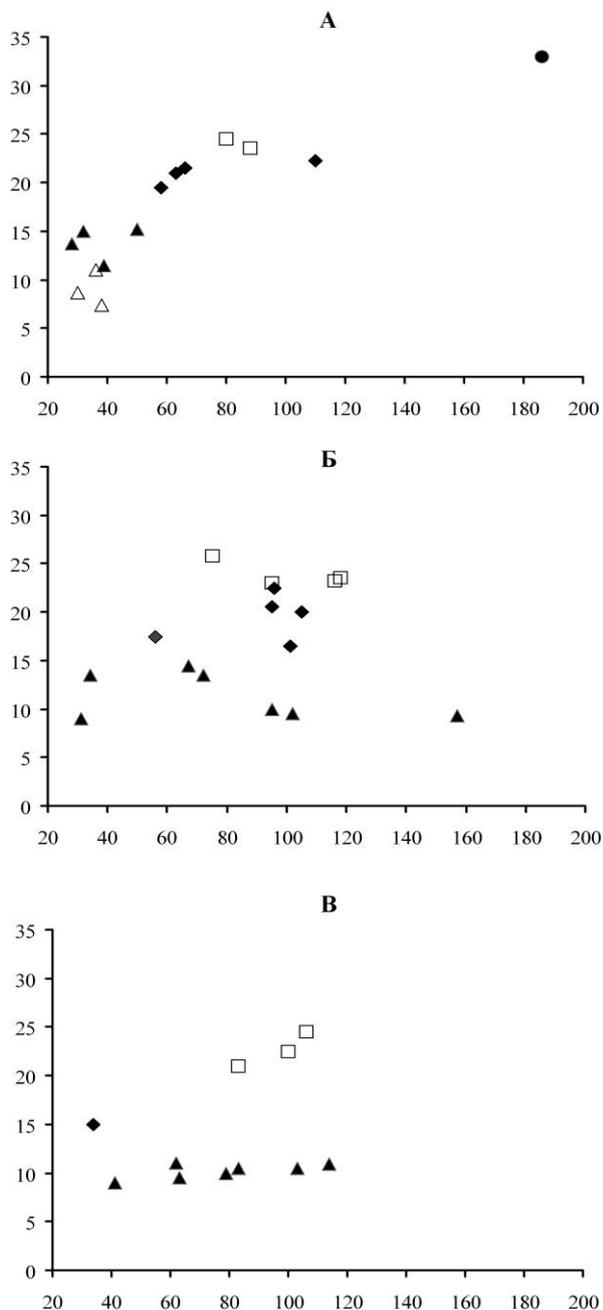
**Таблица 1.** Размеры особей позднесукцессионных лесообразующих видов в пойменных лесах р. Большой Кокшаги

Онтогенетическое состояние*	Вид	Размер, М±σ (N)**		
		высота, м	площадь проекции кроны, м <sup>2</sup>	диаметр ствола***, см
v1	ель	3,0±0,8 (8)	3,6±1,8 (24)	4,0±1,0 (24)
	вяз	4,6±1,5 (19)	5,3±2,8 (69)	3,7±0,9 (69)
	дуб	4,9±2,1 (10)	4,6±1,8 (20)	4,3±1,1 (20)
	клен	6,9±2,6 (5)	6,8±2,0 (5)	4,0±1,3 (5)
	липа	8,4±3,2 (37)	6,8±3,5 (323)	5,8±2,1 (324)
	пихта	8,7±3,8 (3)	4,1±3,6 (6)	6,8±3,8 (6)
v2	ель	9,8±2,9 (17)	8,2±4,7 (50)	9,8±3,9 (50)
	вяз	7,9±2,0 (17)	10,8±5,3 (55)	6,5±1,5 (55)
	дуб	11,3±3,6 (16)	12,1±5,6 (24)	10,2±2,9 (24)
	клен	11,9±1,9 (6)	13,2±3,6 (6)	8,5±1,4 (6)
	липа	13,1±2,3 (24)	12,6±4,5 (118)	10,9±2,7 (118)
	пихта	10,9±2,1 (20)	6,5±2,8 (34)	11,2±2,8 (34)
g1	ель	19,5±2,7 (18)	15,0±8,9 (53)	21,3±6,7 (53)
	вяз	12,1±4,2 (17)	18,6±8,5 (39)	10,4±2,8 (39)
	дуб	19,1±4,7 (19)	22,9±10,5 (24)	21,7±6,2 (24)
	клен	17±0,5 (2)	39,0±8,1 (2)	15,0±1,0 (2)
	липа	18,2±3,0 (18)	19,0±7,8 (64)	19,4±5,8 (64)
	пихта	17,5±3,1 (6)	7,7±5,3 (18)	18,7±7,1 (18)

*Примечание:* \* не рассматривается разделение по жизнечности; \*\* М – среднее, σ – стандартное отклонение, N – объем выборки; \*\*\* на высоте 1,3 м

В анализируемой выборке лесных парцелл высота древостоя – 25-28 м. Расчеты суммы площадей проекций крон для различных уровней высоты выявили, что в интервале 14-20 м в

большинстве парцелл (77% – на вершушках пойменных грив, 86% – на склонах) она не превышает  $350 \text{ м}^2$ , то есть в этих парцеллах в настоящий момент имеется некоторое незатененное сверху пространство для развития особей лесообразующих видов высотой менее 14 м.



**Рис. 1.** Соотношение календарного возраста, высоты и онтогенетического состояния у особей липы (А), ели (Б) и пихты (В) в лесных парцеллах на вершушках пойменных грив. По оси абсцисс – календарный возраст (годы), по оси ординат – высота (м). Условные обозначения онтогенетических состояний: треугольники – v1 (белые) и v2 (черные), ромбы – g1, квадраты – g2, круги – g3

Вглубь полого ситуация заметно меняется: в интервале 11-14 м сумма площадей проекций крон

не превышает  $350 \text{ м}^2$  только в 15% парцелл на вершушках грив, хотя на склонах – все еще более чем в половине парцелл (56%). Для развития особей высотой менее 11 м (это состояние v1 у всех широколиственных и темнохвойных видов, состояние v2 у вяза, ели и ряда особей дуба – см. табл. 1) на вершушках грив практически нет пространства, так как сомкнутость полого над ними – полная.

На склонах грив тоже уменьшается частота встречаемости парцелл с накопленной суммой площадей проекций крон менее  $350 \text{ м}^2$  в нижних уровнях полого, но в некоторых парцеллах (14%) окна полого проникают вплоть до высотного интервала 4,5-7,5 м, предоставляя возможности развития особям в состояниях v1 и v2 у всех обсуждаемых видов. Преимущественная приуроченность разрывов полого, охватывающих большой диапазон высот, к склонам грив объясняется тем, что:

1) в среднепоемных условиях с длительным подтоплением больше ослаблены корневые системы деревьев и поэтому чаще происходит их отмирание и выпадение, когда они достигают состояний g2 и g3;

2) в этих условиях нередко численно доминирует вяз, а у большинства его онтогенетических состояний высоты не очень большие.

Анализ онтогенетической структуры старовозрастных пойменных лесов на основе встречаемости (табл. 2) подтверждает благополучие популяции липы в настоящее время: ее генеративные особи распространены повсеместно (ранее такое же заключение было сделано на основе анализа их численности в укрупненных учетных площадках [2]). Остальные обсуждаемые лесообразующие виды уступают липе по частоте встречаемости генеративных особей. У ели, пихты, дуба и вяза отличается приуроченность генеративных особей к вершушкам и склонам грив, но даже в местоположениях своей преимущественной приуроченности эти виды не добились в исследуемых пойменных лесах такого благополучия, как липа. Популяция клена в старовозрастных пойменных лесах Большой Кокшаги в настоящее время находится в очень уязвимом состоянии. Редкость генеративных деревьев этого вида обусловлена, видимо, несколькими причинами: длительным стихийным истреблением ради изготовления охотничьих лыж, слабой устойчивостью к среднепоемному режиму [4] и, наконец, вымерзанием в зимний сезон 1978-1979 гг. [5].

Указанные популяционные различия между позднесукцессионными лесообразующими видами нивелируются с точки зрения перспектив развития прегенеративных особей. Частота встречаемости тех из них, которые в настоящее время, согласно сделанной оценке, имеют возможность беспрепятственно развиваться до генеративного состояния, оказалась почти одинаково мала у всех обсуждаемых видов, независимо от общей встречаемости их прегенеративных особей (табл. 2). Некоторое отличие на этом фоне липы и пихты (статистически незначимое) – результат использования в расчетах выборочных значений высоты

и площади проекции кроны. Среди особей в состоянии v2 максимальный ранг в общем высотном ряду получила липа, а среди особей в состоянии g1 минимальная площадь проекции кроны – у пихты (табл. 1). Поэтому если в парцелле произрастают особи липы и пихты в состоянии v2, то используемый алгоритм расчета чаще оценивает положительно их перспективы развития, чем перспективы остальных видов в прегенеративных состояниях.

**Таблица 2.** Частота встречаемости (%) лесообразующих видов в парцеллах пойменных старовозрастных лесов

Категория особей	Позиция на пойменной гриве	Верхушка	Склон
	число площадок		
	вид	39	43
генеративные (g1-g3)	липа	94,9	86,0
	ель	71,8	46,5
	пихта	69,2	11,6
	осина*	43,6	27,9
	дуб	33,3	62,8
	вяз	30,8	65,1
	береза	20,5	44,2
	клен	5,1	0
прегенеративные (im2-v2) в парцеллах, где присутствуют генеративные того же вида	липа	94,9 (12,8)**	86 (44,2)
	ель	53,8 (0)	30,2 (7)
	пихта	51,3 (12,8)	4,7 (0)
	осина*	7,7 (0)	2,3 (0)
	дуб	7,7 (0)	41,8 (7)
	вяз	23,1 (2,6)	62,8 (9,3)
	береза	2,6 (0)	14 (0)
	клен	2,5(0)	0 (0)
прегенеративные (im2-v2) в парцеллах, где отсутствуют генеративные того же вида	липа	5,1 (0)	14 (9,3)
	ель	15,4 (0)	14 (0)
	пихта	7,7 (2,6)	0 (0)
	осина*	0 (0)	4,7 (0)
	дуб	20,5 (2,6)	16,3 (7)
	вяз	59 (0)	30,2 (7)
	береза	0 (0)	0 (0)
	клен	46,2 (5,1)	23,3 (9,3)
ольха	2,6 (0)	4,7 (2,3)	

*Примечания:* \* данные об осине, березе пушистой и ольхе черной приведены, чтобы показать общую структуру изучаемых лесов; \*\* перед скобками – частота всех особей, в скобках – тех, для которых положительно оценена перспектива развития до состояния g1 пониженной жизнеспособности

У всех поздне-сукцессионных лесообразующих видов в той или иной степени выявлена «экспансия» прегенеративных особей в парцеллы, где генеративные в настоящее время не произрастают (табл. 2), но перспективы развития и будущего участия в древостое у таких особей пока редки – тоже у всех видов. С этой точки зрения между популяциями различных широколиственных и темнохвойных видов, по-разному реагирующих на почвенно-гидрологические условия, нет различий по активности расселения.

**Выводы:** в настоящее время динамика популяций лесообразующих видов притормозилась после периода интенсивного зарастания окон в пологе, образовавшихся 30-40 лет назад. Окончательный результат использования популяциями лесообразователей этих окон – формирование всех возможных новых особей g1 – будет достигнуто, вероятно, в ближайшие 10-20 лет. Это можно заключить из выявленных соотношений между возрастом хорошо развитых особей v2 и более угнетенных особей g1 (рис. 1). Наиболее эффективно использует окна, возникающие в пологе, популяция липы, что уже было ранее отмечено А.К. Денисовым [6]. Господствуя в древостое и подросте исследуемых пойменных лесов, липа создает стабильную основу их долговременного существования. Учитывая, что мощно развитые деревья липы способны доживать до 200 лет и более (рис. 1А), еще многие десятилетия в урочищах поймы не будет сокращаться площадь старовозрастных лесов. Однако мало предпосылок для сохранения в этих лесах наблюдаемого в настоящее время набора лесообразователей в полном объеме. Самоподдержание популяций вяза и клена затруднено вследствие предшествующих неблагоприятных и сильных внешних воздействий. Ослабление способности к самоподдержанию у дуба, ели и пихты обусловлено меньшей конкурентоспособностью при совместном произрастании с липой.

*Помощь в организации и проведении полевых исследований оказывали: руководители заповедника «Большая Кокшага» А.И. Попов, С.Э. Попова, М.Г. Сафин и сотрудники научного отдела А.В. Исаев, Г.А. Богданов; студенты Т.С. Проказина, Е.Ю. Бакун, И.В. Соколов, М.В. Гаврилова, О.В. Воронцова, С.Е. Петрова, М.В. Харлампиева, Т.В. Багрецова, Ю.А. Ворочай, Т.М. Алдохина.*

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. *Абатуров, А.В.* Естественная динамика леса на постоянных пробных площадях в Подмоскowie / *А.В. Абатуров, П.Н. Меланхолин.* – Тула: Гриф и К., 2004. 336 с.
2. *Браславская, Т.Ю.* Изучение демографической и пространственной структуры популяций древесных видов в пойме реки Большая Кокшага // Науч. труды гос. природн. запов. «Большая Кокшага». – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2008. Вып. 3. С. 38-67.
3. *Браславская, Т.Ю.* Материалы к характеристике онтогенеза и популяционной динамики лесообразующих видов в пойменных лесах заповедника «Большая Кокшага» / *Т.Ю. Браславская, М.В. Харлампиева, Т.В. Скоморохова* и др. // Научные труды гос. природн. запов. «Большая Кокшага». – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2011. Вып. 5. С. 109-126.
4. *Бялович, Ю.П.* Шкала устойчивости деревьев и кустарников к затоплению // *Ботанический журнал.* 1957. Т. 42, № 5. С. 734-740.
5. *Демаков, Ю.П.* Климат заповедника и характер изменчивости основных метеорологических показателей // Научные труды гос. природн. запов. «Большая Кокшага». – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2005. Вып. 1. С. 125-150.
6. *Денисов, А.К.* Пойменные дубравы лесной зоны. М.-Л.: Гослесбуиздат, 1954. 84 с.

7. *Чистякова, А.А.* Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: методические разработки для студентов биологических специальностей / *А.А. Чистякова, Л.Б. Заугольнова* и др. Под ред. *О.В. Смирновой*. – М.: Изд-во Прометей МГПИ им. В.И. Ленина, 1989. 102 с.
8. *Заугольнова, Л.Б.* Методика изучения динамики ценопопуляций растений / *Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, И.М. Ермакова* // Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций. Методические разработки для студентов биологических специальностей. – М.: Изд-во Прометей МГПИ им. В.И. Ленина, 1986. С. 18-23.
9. *Исаев, А.В.* Формирование почвенного и растительного покрова в поймах речных долин Марийского Полесья (на примере территории заповедника «Большая Кокшага»). – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2008. 240 с.
10. *Полевщиков, А.В.* Страницы истории территории заповедника // Научные труды гос. природн. запов. «Большая Кокшага». – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2005. Вып. 1. С. 5-22.
11. *Раменский, Л.Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое изучение земель. – М.: Огиз, Сельхозгиз, 1938. 620 с.
12. *Романовский, А.М.* Поливариантность онтогенеза *Picea abies (Pinaceae)* в Брянском полесье // Ботанический журнал. 2001. № 8. С. 72-85.
13. *Яницкая, Т.О.* Практическое руководство по выделению лесов высокой природоохранной ценности в России. – М.: Всемирный фонд дикой природы, 2008. 136 с.

## STRUCTURE OF THE CONIFEROUS BROAD-LEAVED OLD-AGE FLOODPLAIN FORESTS DUE TO THE QUESTIONS OF THEIR DYNAMICS

© 2014 Т. Yu. Braslavskaya

Center for Forests Ecology and Productivity Problems RAS, Moscow

On the basis of researches the canopy structure and population ontogenetic accounting of forest forming types in the old-age floodplain forests (Mari El Republic) the assessment of prospects of their renewal and dynamics of populations is made. The most safe forest-former is the linden, its population loci stabilize the forest communities, thanks to fast development under canopy windows and high life expectancy subsequently. In the conditions of universal distribution of a linden there are few prerequisites for self-maintenance of other broad-leaved and dark-coniferous forest-formers.

*Keywords: floodplain forest, canopy structure, subgrowth ontogenesis, structure of populations, forest-formers*