

УДК 574.34 DOI 10.21685/2500-0578-2021-4-5

ПРОГНОЗ РАЗВИТИЯ (С ПОПУЛЯЦИОННЫХ ПОЗИЦИЙ) ЛЕСОВ ЗАПАДНЫХ СКЛОНОВ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

Н. А. Леонова

Пензенский государственный университет, Россия, 440026, г. Пенза, ул. Красная, 40
na_leonova@mail.ru

Аннотация. Актуальность и цели. Растительный покров лесостепи западных склонов Приволжской возвышенности длительное время подвергался интенсивному антропогенному воздействию. Наиболее значимые и резкие изменения связаны с уничтожением лесов при освоении территорий. *Материалы и методы.* Изучение лесной растительности осуществлялось при маршрутных и стационарных исследованиях на пробных площадях (ПП) размером 10 м × 10 м (100 м²). Геоботанические описания проводили в рамках естественных контуров растительных сообществ с указанием в процентах проективного покрытия растений. Для каждого древесного растения на ПП отмечали: возрастное состояние, происхождение (семенное или вегетативное), высоту, принадлежность к ярусу, жизнеспособность (чаще всего по трехбалльной шкале). Полученные геоботанические описания послужили материалом для анализа биоразнообразия. Структурное разнообразие сообществ оценивалось по соотношению в составе растительного покрова эколого-ценотических групп видов. Оценка экологических режимов местообитаний сообществ проведена с использованием диапазоновых экологических шкал Д. Н. Цыганова. *Результаты и выводы.* Выявленные различия онтогенетического состава древесных видов объясняются экологическими условиями местообитаний, а также разной историей хозяйственного использования лесов. Всегда под влиянием антропогенной деятельности наблюдается обеднение видового состава и одновозрастность древесных ярусов, нарушение мозаично-ярусной организации фитоценозов. Без поддержания популяций дуба искусственным путем даже при условии заповедания по прошествии нескольких поколений возможно формирование фитоценозов без участия дуба. На значительных территориях с преобладанием теневыносливых видов наиболее вероятно формирование олиго- и монодоминантных сообществ.

Ключевые слова: западные склоны Приволжской возвышенности, лесная растительность, возрастной спектр

Для цитирования: Леонова Н. А. Прогноз развития (с популяционных позиций) лесов западных склонов Приволжской возвышенности // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2021. Vol. 6 (4). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2021-4-5>

FORECAST (FROM POPULATION POSITIONS) ON DEVELOPING FORESTS ON THE VOLGA UPLAND WESTERN SLOPES

N. A. Leonova

Penza State University, 40 Krasnaya street, Penza, 440026, Russia
na_leonova@mail.ru

Abstract. *Background.* The vegetation cover of the forest-steppe of the western slopes of the Volga Upland has been subjected to intense anthropogenic impact for a long time. The most significant and dramatic changes are associated with the destruction of forests during the development of territories. *Materials and methods.* The study of forest vegetation was carried out during route and stationary studies on trial plots (SP) with a size of 10 m x 10 m (100 m²). Geobotanical descriptions were carried out within the framework of the natural contours of plant communities with indication of the projective cover of plants as a percentage. For each woody plant, the following was noted on the SP: age state, origin (seed or vegetative), height, belonging to a layer, vitality (most often on a three-point scale). The obtained geobotanical descriptions served as material for the analysis of biodiversity. The structural diversity of communities was estimated by the ratio in the composition of the plant cover of ecological-coenotic groups (ECG) of species. The assessment of ecological regimes of habitats of communities was carried out using the range ecological scales of D. N. Tsyganov. *Results and conclusions.* The revealed differences in the ontogenetic composition of tree species are explained by the ecological conditions of the habitats, as well as by the different history of the economic use of forests. Always under the influence of anthropogenic activity, there is a depletion of the species composition and the same age of tree tiers, a violation of the mosaic-tiered organization of phytocenoses. Without the maintenance of oak populations by artificial means, even under the con-

dition of conservation, after several generations, the formation of phytocenoses without the participation of oak is possible. In large areas with a predominance of shade-tolerant species, the formation of oligo- and monodominant communities is most likely.

Keywords: western slopes of the Volga Upland, forest vegetation, ontogenetic spectrum

For citation: Leonova N.A. Development forecast (from population positions) forests on the western slopes of the of the Volga Upland. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2021;6(4). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2021-4-5>

Введение

Растительный покров лесостепи западных склонов Приволжской возвышенности длительное время подвергался интенсивному антропогенному воздействию [1–5 и др.]. С течением времени происходило сокращение лесных массивов и увеличение площадей пашен. В исследовании убедительно показаны изменения растительного покрова, почв, климата и гидрологического режима в разные времена и на разных уровнях: от локального до глобального, под влиянием различных форм и интенсивности хозяйственной активности. Наиболее значимые и резкие изменения связаны с уничтожением лесов при освоении территорий.

Материалы и методы

Регион исследования расположен в центре Европейской территории России, в наиболее освоенной ее части, занимает западный склон Приволжской возвышенности и восточную окраину Окско-Донской низменности. В качестве модельной для исследования была выбрана территория, соответствующая административным границам Пензенской области.

Наибольшие различия в литогенной основе ландшафтов наблюдаются между высоким и низким плато Приволжской возвышенности, граница которых проходит по меридиональному течению реки Сура. В восточной части модельной территории в пределах высокого плато литогенную основу составляют элювиально-делювиальные отложения четвертичного возраста – пески, супеси, суглинки коренных горных пород палеогенового и верхнемелового возраста. На формирование литогенной основы западной части (низкое плато Приволжской возвышенности и Окско-Донская равнина) большое влияние оказали гляциальные процессы в четвертичное время, обусловившие распространение моренных суглинков и флювиогляциальных песков.

Взаимодействие биоты, гидроклиматических и геолого-геоморфологических факторов обусловило современную морфологическую структуру ландшафтов модельной территории, которая представлена ландшафтами эрозионно-денудационных равнин (ЭДР) и вторичных мо-

ренных равнин (ВМР) Приволжской возвышенности, водно-ледниковых равнин (ВЛР) Окско-Донской низменности и долинными ландшафтами [6, 7].

Изучение состава и структуры лесной растительности осуществляли при маршрутных и стационарных исследованиях на пробных площадях размером 10 м x 10 м (100 м²). Геоботанические описания проводили в рамках естественных контуров растительных сообществ с указанием в процентах проективного покрытия растений. Для каждого древесного растения на ПП отмечали: возрастное состояние, происхождение (семенное или вегетативное), высоту, принадлежность к ярусу, жизненность (чаще всего по трехбалльной шкале) [8]. Выделение возрастного (онтогенетического) состояния проводили в соответствии с классификацией онтогенетических состояний семенных растений [9–13]. Принято следующее деление на ярусы: ярус А – древесный ярус – генеративные и сенильные деревья высотой 15 и более метров, ярус В – ярус подлеска – виргинильные деревья и виргинильные и генеративные особи кустарников высотой более 1 метра, ярус С – травяно-кустарничковый (травяной) ярус – иматурные особи деревьев, кустарников, кустарнички и травы, Д – мохово-лишайниковый ярус. Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова [14].

Структурное разнообразие сообществ оценивали по соотношению в составе растительного покрова эколого-ценотических групп (ЭЦГ) видов, экологически близких в своем генезисе, связанных с разными типами сообществ. Использовалась классификация ЭЦГ, предложенная О. В. Смирновой и Л. Б. Заугольной [15–17] на основе экологических групп А. А. Ниценко [18] и с учетом исторических свит Г. М. Зозулина [19, 20]. Все виды сосудистых растений, отмеченные в геоботанических описаниях, были разделены на следующие 9 ЭЦГ: неморальная (Nm), бореальная (Br), нитрофильная (Nt), боровая (Pn), лугово-опушечная (Md), степная (St), олиготрофная (Olg), водноболотная (Wt) и адвентивная (AdCult).

Оценка экологических режимов местообитаний сообществ проведена с использованием диапозонных экологических шкал Д. Н. Цыганова [21].

Результаты и обсуждения

Современные леса западных склонов Приволжской возвышенности представляют собой сочетание фитоценозов, относящихся к формациям сосновых (Р), березовых (В), осиновых (Рр), черноольховых лесов (А) и группой формаций широколиственных лесов (Q) (преимущественно дубовых).

В составе лесной флоры западных склонов Приволжской возвышенности выявлено 469 видов растений (табл. 1). Наиболее близкие значения флористического богатства отмечены в лесных сообществах эрозионно-денудационных равнин.

Во всех ландшафтах преобладают двудольные цветковые растения (табл. 2).

Таблица 1

Table 1

Число видов растений западных склонов Приволжской возвышенности

Number of plant species on the western slopes of the Volga Upland

Ландшафт	Формация	Всего видов	Д	К	Т	М+Лш
ЭДР	Р	271	16	17	231	7
	Q	290	17	18	254	1
	Рр	176	13	10	149	4
	В	250	15	14	214	7
	А	109	9	5	89	6
Всего в ландшафте		416	18	21	365	12
ВМР	Р	80	12	10	56	2
	Q	160	17	11	132	
	Рр	86	13	10	63	
	В	89	12	7	66	4
	А	11	2	1	8	
Всего в ландшафте		198	20	15	159	4
ВЛР	Р	109	12	10	82	5
	Q	49	12	7	30	0
	Рр	61	10	7	41	3
	В	67	11	8	46	2
	А	79	11	5	63	
Всего в ландшафте		203	19	16	163	5
Всего на модельной территории		469	22	26	407	14

Виды: Д – деревья, К – кустарники, Т – травы, М+Л – мхи + лишайники

Таблица 2

Table 2

Сравнительная таксономическая структура лесов западных склонов Приволжской возвышенности

Comparative taxonomic structure of forests on the western slopes of the Volga Upland

Признак	Ландшафт		
	ВЛР	ВМР	ЭДР
Общее число видов	197	196	416
Общее число родов	135	141	257
Общее число семейств	56	59	85
Среднее число видов в роде	1,4	1,4	1,6
Среднее число видов в семействе	3,3	3,3	5,0
Среднее число родов в семействе	2,4	2,4	3,0
Макс. число видов в одном роде	12	11	21
Макс. число видов в одном семействе	21	20	44
Макс. число родов в одном семействе	19	17	29
Доля видов в 5 ведущих семействах, %	43,3	36,7	38,8
Доля видов в 10 ведущих семействах, %	59,4	54,6	58,9
Доля однодольных среди цветковых, %	25,9	22,7	22,8
Доля двудольных среди цветковых, %	74,1	77,4	77,2

Анализ флористического сходства лесных сообществ показал (табл. 3) довольно низкий уровень сходства лесной растительности в пределах разных ландшафтов.

Таблица 3

Table 3

Флористическое сходство лесной растительности модельной территории в разных типах ландшафтов (коэффициент Жаккара)

Floristic similarity of forest vegetation of the model area in different types of landscapes (Jaccard index)

Ландшафты	ВМР	ВЛР
ЭДР	0,40	0,32
ВМР		0,42

Травяной (травяно-кустарничковый) ярус ряда формаций имеет сходную эколого-ценотическую структуру (табл. 4). Практически во всех формациях (кроме черноольшаников) во всех ландшафтах встречаются леса с доминированием видов неморальной ЭЦГ. Черноольховые леса во всех ландшафтах характеризуются высоким участием в травяном ярусе нитрофильных видов. В ландшафтах вторичных моренных равнин отсутствуют сообщества с доминированием видов бореальной ЭЦГ. Сообщества с высоким участием луговых и степных видов в разных сочетаниях и формациях лесов характерны для ландшафтов эрозионно-денудационных равнин, неморальных – для ландшафтов вторичных моренных равнин, бореальных и нитрофильных – для ландшафтов водно-ледниковых равнин.

Таблица 4

Table 4

Группы ассоциаций лесных формаций модельной территории

Association groups of forest formations of the model area

Доминирующая ЭЦГ	Формации				
	Р	Q	В	Рр	А
Бореальная	●		●		
Боровая	●				
Неморальная	● ▲	● ▲	● ▲	● ▲	
Нитрофильная	●		●		● ▲
Луговая			●		
Степная	●				
Водно-болотная					■
Олиготрофная				■	
Неморально-бореальная	●		●	■	
Лугово-бореальная	●				
Водно-болотно-бореальная	●				
Бореально-неморальная	●	●		■	
Бореально-луговая	●				
Бореально-боровая	●				
Неморально-луговая	● ▲				
Остепненно-неморальная	●				
Неморально-боровая	●	●	●	●	
Неморально-лугово-степная		● ▲			
Неморально-нитрофитная		●			● ■
Бореально-водно-болотная			●		
Лугово-неморальная				●	
Нитрофильно-неморальная		▲		● ▲	
Нитрофильно-водно-болотная					●
Нитрофильно-бореальная			▲		
Борово-бореальная		■			

Обозначение ландшафтов: ● – эрозионно-денудационные равнины; ▲ – вторичные моренные равнины; ■ – водно-ледниковые равнины.

При этом по участию видов разных ЭЦГ достаточно четко прослеживается уменьшение роли луговых и степных видов от верхнего пла-

то (ландшафты ЭДР) Приволжской возвышенности к водно-ледниковым равнинам (рис. 1). Максимальное участие в составе флоры вто-

ричных моренных равнин имеют неморальные виды. Виды бореальной, водно-болотной и

нитрофильной ЭЦГ имеют максимальные значения в ландшафтах водно-ледниковых равнин.

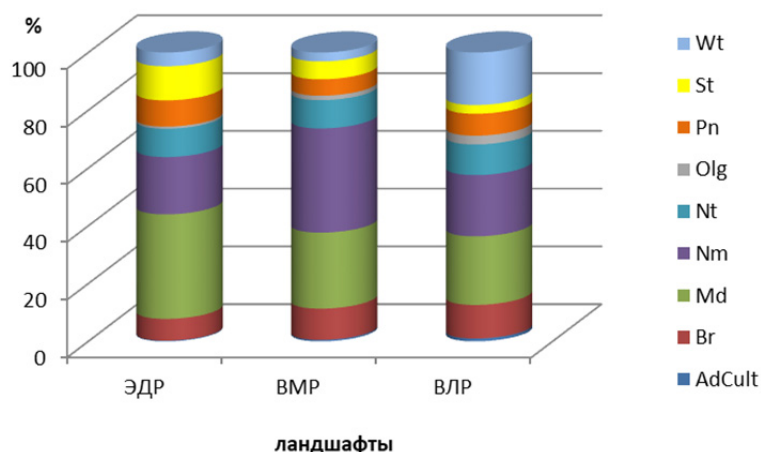


Рис. 1. Доля разных эколого-ценотических групп видов во флоре модельной территории по ландшафтам

Fig. 1. The percentage of different ecological-coenotic groups of species in the model area flora by landscapes

Отмеченные различия в соотношении видов разных ЭЦГ в составе лесных фитоценозов объясняются также и экологическими особенностями местообитаний. По экологическим ха-

рактеристикам ландшафты модельной территории имеют близкие балловые значения по всем факторам среды (рис. 2).

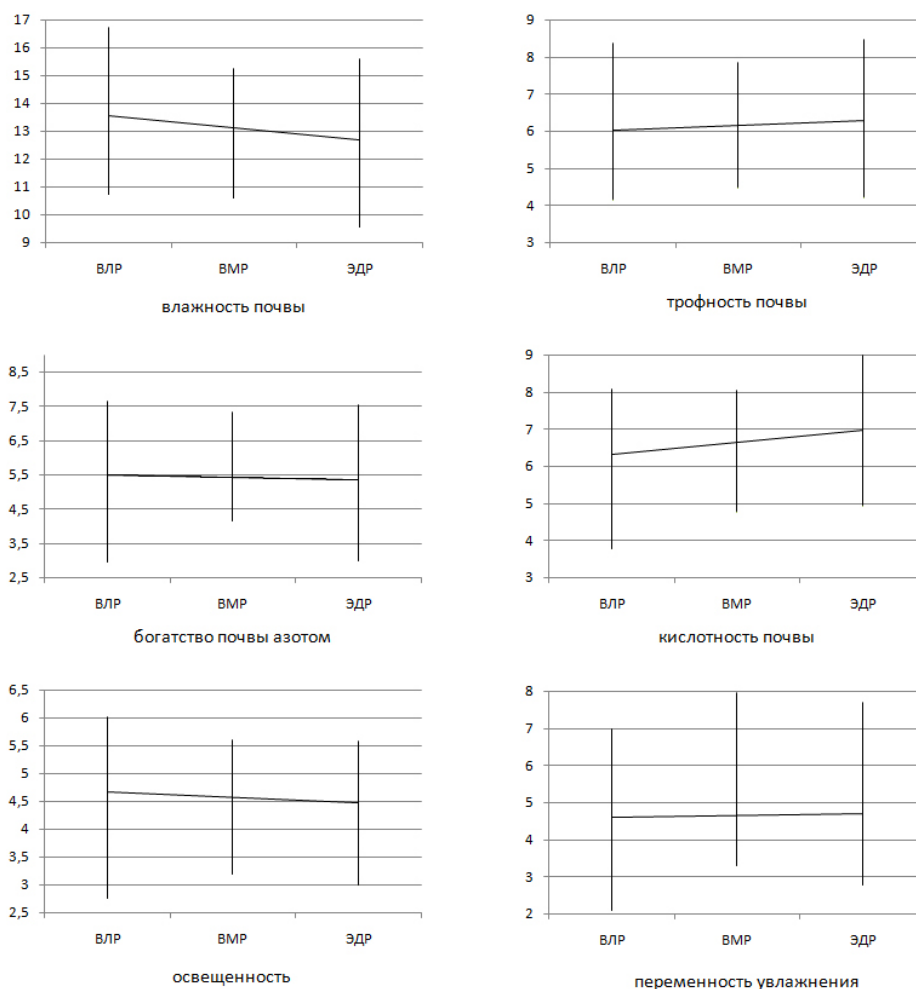


Рис. 2. Диапазоны экологических оценок местообитаний лесов в разных ландшафтах модельной территории

Fig. 2. Ranges of ecological assessments of forest habitats in different landscapes of the model area

Однако наблюдается снижение влажности почвы, кислотности, богатства азотом и увеличение трофности почв при переходе от водно-ледниковых равнин к эрозионно-денудационным. Наиболее богатыми азотом являются местообитания ландшафтов вторичных моренных равнин, леса в них наиболее затененные и форми-

руются в условиях большей переменности увлажнения.

Для оценки современного состояния был проведен анализ демографической структуры популяций деревьев и кустарников в разных ландшафтах (рис. 3).

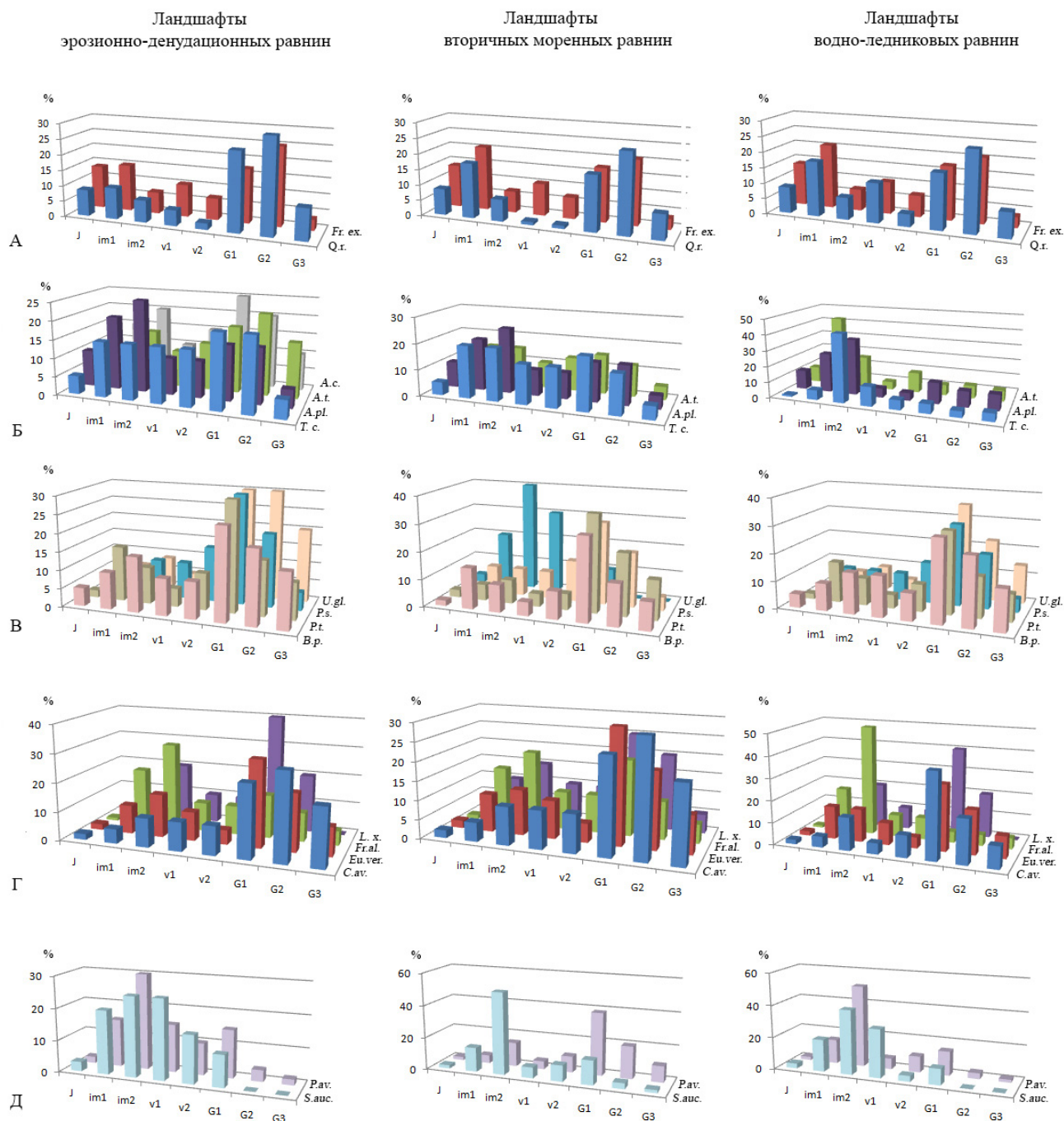


Рис. 3. Онтогенетические спектры деревьев и кустарников модельной территории:

А – конкурентные виды деревьев; Б – толерантные виды деревьев;

В – реактивные виды деревьев; Г – кустарники; Д – деревья подлеска.

По оси абсцисс – возрастные состояния, по оси ординат – долевое участие (%)

Fig. 3. Ontogenetic spectra of trees and shrubs in the model area:

A – competitive tree species; Б – tolerant tree species; В – reactive tree species;

Г – shrubs; Д – undergrowth trees. On the abscissa axis – age conditions, on the ordinate axis – participation (%)

Полночленные популяции *Quercus robur* отмечены только в ландшафтах эрозионно-денудационных и водно-ледниковых равнин (см. рис. 3,а). При этом наблюдается минимальное участие особей вида виргинильного состояния 1 и 2 подгрупп. Спектры популяций бимодальные с абсолютным максимумом на средневозрастных генеративных особях и дополнительным – на имматурных первой подгруппы. В связи с большим светолубием вида значительное число молодых особей погибает при переходе в виргинильное состояние, полный онтогенез *Quercus robur* возможен только в крупных прорывах верхнего полога – «окнах», которые в существующих современных лесах модельной территории, формирующихся после рубок, практически отсутствуют.

Виргинильные особи вида встречаются не часто: они отмечены в осиновых и сосновых лесах (с высоким участием видов неморальной и бореальной ЭЦГ в различных сочетаниях), где разреженный древостой и отсутствие плотного подлеска создают благоприятную световую обстановку, а также по крутым склонам с нарушенным хозяйственной деятельностью растительным покровом, поймам рек и при переходе лесных массивов к открытым травяным сообществам. В современных широколиственных лесах, возникших после естественного зарастания вырубок, популяции дуба по мере отмирания генеративных особей приходят к регрессу. В таких условиях поддержание популяций дуба, очевидно, возможно только искусственным путем, в результате посадок и длительного ухода за ними, что и проводилось на модельной территории в прошлом. Значительные площади дубовых лесов в ландшафтах водно-ледниковых равнин и существенно меньшие территории в ландшафтах эрозионно-денудационных равнин являются культурами начала прошлого века.

Fraxinus excelsior на модельной территории встречается не часто, но если он присутствует в сообществе, то его популяции, как правило, полночленны (см. рис. 3,а). Возрастные спектры популяций вида, также как и у дуба, бимодальные с максимумами на имматурных 2-й подгруппы и средневозрастных генеративных растениях. Вид обладает большей теневыносливостью и лучшей способностью к порослевому возобновлению после рубок, что обеспечивает ему существование в лесах модельной территории.

Однако широкому распространению и возобновлению вида препятствует, с одной стороны, отсутствие световых условий под плотным пологом нарушенных рубками фитоценозов, а с другой – потребности вида к определенным

почвенным условиям. *Fraxinus excelsior* – кальцефил, поэтому на значительных пространствах ландшафтов эрозионно-денудационных равнин, сложенных рыхлыми породами палеогена и четвертичных отложений, вид встречается только на территориях, где эрозионные процессы вскрыли карбонатные породы верхнемеловых отложений.

Популяции толерантных видов – *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *A. tataricum* и *A. campestre* – во всех ландшафтах модельной территории полночленные (см. рис. 3,б). Обладая высокой теневыносливостью (особенно *Acer platanoides*), эти виды являются постоянными участниками древесных ярусов фитоценозов практически всех формаций (они отсутствуют только в черноольховых лесах). Выходя в первый ярус (особенно в сообществах после рубок), они часто формируют моно- или олигодоминантные леса. Особое место во флоре модельной территории занимает *Acer campestre* – очень редкий вид, встречается на очень небольшой территории. Таким образом, полночленность популяций и высокая численность особей этих видов деревьев позволяет предположить, что по мере смены поколений их позиции в лесных массивах всех формаций, очевидно, будут усиливаться. Рубки разных типов и степени интенсивности (особенно широколиственных лесов) искусственно преумножили роль толерантных видов в сложении древесных ярусов, что наблюдается и после прекращения их эксплуатации, например, на особо охраняемых природных территориях, и сохранится еще на протяжении достаточно длительного времени.

Во всех ландшафтах модельной территории популяции реактивных видов – *Betula pendula*, *Populus tremula*, *Pinus sylvestris* и *Ulmus glabra* – полночленные (см. рис. 3,в), правосторонние с максимумом на молодых генеративных особях. Это значит, что еще длительное время (несколько десятков лет до перехода в старое генеративное состояние) значительные площади модельной территории будут заняты сосновыми и малопродуктивными мелколиственными одно- и маловидовыми лесами. Хорошо представленная прегенеративная фракция популяций объясняется процессом естественного зарастания вырубок, пожарищ.

Возрастной спектр *Ulmus glabra* в ландшафтах вторичных моренных равнин наиболее близок к базовому, левостороннему с абсолютным максимумом на молодых имматурных растениях и вторым максимумом – на молодых генеративных [22, 23]. Правосторонние спектры популяций на остальных территориях свидетельствуют о менее благоприятных све-

товых условиях фитоценозов, так как подрост вяза требователен к освещенности под пологом леса.

Неморальные и бореальный кустарники *Corylus avellana*, *Euonymus verrucosa*, *Frangula alnus*, *Lonicera xylosteum*, наиболее распространенные на модельной территории, имеют правосторонние возрастные спектры, близкие к характерным, с абсолютным максимумом на генеративных особях и дополнительным на имматурных растениях в результате доминирования вегетативного размножения. Все это, а также низкое количество особей пониженных уровней жизненности свидетельствует о достаточно благоприятных условиях для прохождения полного онтогенеза рассматриваемыми видами.

Sorbus aucuparia и *Padus avium* являются высококонстантными видами подлеска, но, как правило, не имеют высокого обилия. Исключения составляют пойменные дубравы и черноольховые леса, где роль *Padus avium* существенно возрастает. Популяции видов часто неполноценные, отсутствуют старые генеративные растения или их количество минимально, что объясняется неблагоприятной световой обстановкой под пологом верхних ярусов и компенсируется вегетативным размножением этих видов.

Выводы

Таким образом, выявленные различия онтогенетического состава древесных видов объясняются экологическими условиями местообитаний, а также разной историей хозяйственного использования лесов.

Всегда под влиянием антропогенной деятельности наблюдается обеднение видового состава и одновозрастность древесных ярусов, нарушение мозаично-ярусной организации фитоценозов.

По залежам и после пожаров формируются одновидовые мелколиственные леса с обедненным флористическим составом. После рубок сохраняются виды деревьев и кустарников, способные образовывать пневую поросль.

Современные формации лесов модельной территории представляют собой разные сукцессионные стадии восстановления лесов субклимаксового типа.

Без поддержания популяций дуба искусственным путем даже при условии заповедания по прошествии нескольких поколений возможно формирование фитоценозов без участия дуба. На значительных территориях с преобладанием теневыносливых видов наиболее вероятно формирование олиго- и монодоминантных сообществ.

Список литературы

1. Küster H. Geschichte des Waldes. Von der Urzeit bis zur Gegenwart. Beck, 2003. 266 p.
2. Бобровский М. В. Лесные почвы Европейской России: биотические и антропогенные факторы формирования. М. : КМК, 2010. 359 с.
3. Леонова Н. А. История природопользования и современное состояние растительности лесных ландшафтов низкого плато Приволжской возвышенности // Современные проблемы науки и образования. 2014. № 6. URL: <https://www.science-education.ru/120-15566>
4. Леонова Н. А. Пространственно-временная трансформация растительности верхнего плато Приволжской возвышенности (в пределах Пензенской области) // Фундаментальные исследования. 2014. № 9. С. 81–85.
5. European Russian Forests. Their Current State and Features of Their History / ed. by Olga Smirnova, Maxim Bobrovsky, Larisa Khanina. 2017. 566 p.
6. Ямашкин А. А., Артемова С. Н., Новикова Л. А. [и др.]. Ландшафтная карта и пространственные закономерности природной дифференциации Пензенской области // Проблемы региональной экологии. 2011. № 1. С. 49–57.
7. Ямашкин А. А., Артемова С. Н., Новикова Л. А. [и др.]. Электронная ландшафтная карта Пензенской области // Известия ПГПУ им. В. Г. Белинского. 2011. № 25. С. 665–673.
8. Воронцова Л. И., Гатцук Л. Е., Чистякова А. А. Выделение трех уровней жизненного состояния в онтогенезе особей и применение этого метода для характеристики ценопопуляции // Подходы к изучению ценопопуляций и консорциев. М. : МГПИ, 1987. С. 7–24.
9. Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. 1950. Вып. 1. С. 465–483.
10. Уранов А. А. Онтогенез и возрастной состав популяций // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967. С. 3–8.
11. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34.
12. Ценопопуляции растений: основные понятия и структура. М. : Наука, 1976. 216 с.
13. Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С. [и др.]. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М. : Наука, 1988. 184 с.

14. Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. : Мир и семья, 1995. 992 с.
15. Заугольнова Л. Б., Ханина Л. Г., Комаров А. С. [и др.]. Информационно-аналитическая система для оценки сукцессионного состояния лесных сообществ : препринт. Пущино : ПНЦ РАН, 1995. 50 с.
16. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках европейской России. М. : Научный мир, 2000. 196 с.
17. Восточноевропейские леса: История в голоцене и современность : в 2-х кн. / отв. ред. О. В. Смирнова. М. : Наука, 2004. Кн. 1. 479 с.
18. Нищенко А. А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Ботанический журнал. 1969. Т. 54. 221 с.
19. Зозулин Г. М. Взаимоотношения лесной и травянистой растительности в Центрально-Черноземном государственном заповеднике // Труды Центрально-Черноземного государственного заповедника. 1955. Вып. 3. С. 102–234.
20. Зозулин Г. М. Исторические свиты растительности европейской части СССР // Ботанический журнал. 1973. Т. 58, № 8. С. 1081–1092.
21. Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. : Наука, 1983. 196 с.
22. Леонова Н. А. Состояние популяций вяза шершавого (*Ulmus* L.) в условиях разного освещения в старовозрастных широколиственных сообществах Калужской и Пензенской областей // Лесоведение. 1999. № 6. С. 59–64.
23. Леонова Н. А. Популяционная и пространственная структуры *Ulmus glabra* Huds. в сообществах разной степени увлажнения // Природное наследие России: изучение, мониторинг, охрана : материалы Междунар. конф. (Тольятти, 21–24 сентября 2004 г.). Тольятти : ИЭВБ РАН, 2004. С. 154–155.

References

1. Küster H. *Geschichte des Waldes. Von der Urzeit bis zur Gegenwart*. Beck, 2003:266.
2. Bobrovskiy M.V. *Lesnye pochvy Evropeyskoy Rossii: bioticheskie i antropogennye faktory formirovaniya* = Forest soils of European Russia: biotic and anthropogenic factors of formation. Moscow: KMK, 2010:359. (In Russ.)
3. Leonova N.A. The history of nature management and the current state of vegetation of forest landscapes of the low plateau of the Volga Upland. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya* = Current issues of science and education. 2014;(6). (In Russ.). Available at: <https://www.science-education.ru/120-15566>
4. Leonova N.A. Spatial-temporal transformation of the vegetation of the upper plateau of the Volga Upland (in the Penza region). *Fundamental'nye issledovaniya* = Fundamental research. 2014;(9):81–85. (In Russ.)
5. Smirnova O., Bobrovsky M., Khanina L. (ed.). *European Russian Forests. Their Current State and Features of Their History*. 2017:566.
6. Yamashkin A.A., Artemova S.N., Novikova L.A. [et al.]. Landscape map and spatial patterns of natural differentiation of the Penza region. *Problemy regional'noy ekologii* = Problems of regional ecology. 2011;(1):49–57. (In Russ.)
7. Yamashkin A.A., Artemova S.N., Novikova L.A. [et al.]. Electronic landscape map of the Penza region. *Izvestiya PGPU im. V. G. Belinskogo* = Proceedings of V.G. Belinsky Penza State Pedagogical University. 2011;(25):665–673. (In Russ.)
8. Vorontsova L.I., Gattsuk L.E., Chistyakova A.A. Identification of three levels of the vital state in the ontogeny of individuals and the application of this method to characterize the cenopopulation. *Podkhody k izucheniyu tsenopopulyatsiy i konsortsiy* = Approaches to the study of coenopopulation and consortia. Moscow: MGPI, 1987:7–24. (In Russ.)
9. Rabotnov T.A. Issues of studying the composition of populations for the purposes of phytocenology. *Problemy botaniki* = Problems of botany. 1950;1:465–483. (In Russ.)
10. Uranov A.A. Ontogeny and age composition of populations. *Ontogenez i vozrastnoy sostav populyatsiy tsvetkovykh rasteniy* = Ontogeny and age composition of flowering plant populations. Moscow, 1967:3–8. (In Russ.)
11. Uranov A.A. Age spectrum of phytocenopopulation as a function of time and energy wave processes. *Biologicheskie nauki* = Biological sciences. 1975;(2):7–34. (In Russ.)
12. *Tsenopopulyatsii rasteniy: osnovnye ponyatiya i struktura* = Plant cenopopulations: basic concepts and structure. Moscow: Nauka, 1976:216. (In Russ.)
13. Zaugol'nova L.B., Zhukova L.A., Komarov A.S. [et al.]. *Tsenopopulyatsii rasteniy (oчерки populyatsionnoy biologii)* = Cenopopulations of plants (Essays in population biology). Moscow: Nauka, 1988:184. (In Russ.)
14. Cherepanov S.K. *Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR)* = Vascular plants of Russia and neighboring countries (within the former USSR). Saint Petersburg: Mir i sem'ya, 1995:992. (In Russ.)
15. Zaugol'nova L.B., Khanina L.G., Komarov A.S. [et al.]. *Informatsionno-analiticheskaya sistema dlya otsenki suktsessionnogo sostoyaniya lesnykh soobshchestv: preprint* = Information-analytical system for assessing the successional state of forest communities: preprint. Pushchino: PNTs RAN, 1995:50. (In Russ.)

16. *Otsenka i sokhranenie bioraznoobraziya lesnogo pokrova v zapovednikakh evropeyskoy Rossii* = Assessment and conservation of biodiversity of forest cover in the reserves of European Russia. Moscow: Nauchnyy mir, 2000:196. (In Russ.)
17. Smirnova O.V. (ed.). *Vostochnoevropeyskie lesa: Istoriya v golotsene i sovremennost': v 2-kh kn.* = East European forests: History in the Holocene and modern times: in 2 volumes.. Moscow: Nauka, 2004;1:479. (In Russ.)
18. Nitsenko A.A. On the study of the ecological structure of vegetation cover. *Botanicheskiy zhurnal* = Botanical journal. 1969;54:221. (In Russ.)
19. Zozulin G.M. Interrelations of forest and herbaceous vegetation in the Central Black Earth State Reserve. *Trudy Tsentral'no-Chernozemnogo gosudarstvennogo zapovednika* = Proceedings of the Central Black Earth State Reserve. 1955;3:102–234. (In Russ.)
20. Zozulin G.M. Historical accompanying plants of vegetation of the European part of the USSR. *Botanicheskiy zhurnal* = Botanical journal. 1973;58(8):1081–1092. (In Russ.)
21. Tsyganov D.N. *Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoyno-shirokolistvennykh lesov* = Phytoidication of ecological regimes in the subzone of coniferous-deciduous forests. Moscow: Nauka, 1983:196. (In Russ.)
22. Leonova N.A. The state of populations of elm (*Ulmus* L.) in conditions of different lighting conditions in old-growth broad-leaved communities in the Kaluga and Penza regions. *Lesovedenie* = Forest studies. 1999;(6): 59–64. (In Russ.)
23. Leonova N.A. Population and spatial structure of *Ulmus glabra* Hoods. in communities of varying degrees of moisture. *Prirodnoe nasledie Rossii: izuchenie, monitoring, okhrana: materialy Mezhdunar. konf. (Tol'yatti, 21–24 sentyabrya 2004 g.)* = Natural heritage of Russia: study, monitoring, protection: materials of the Intern. conf. (Tolyatti, September 21–24, 2004). Tolyatti: IEVB RAN, 2004:154–155. (In Russ.)