

УДК 581.55

doi:10.21685/2307-9150-2023-4-6

Широколиственные леса Окско-Донской равнины в границах Пензенской области

Н. А. Леонова¹, С. Н. Артемова², О. В. Смирнова³

^{1,2}Пензенский государственный университет, Пенза, Россия

¹Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь», Пенза, Россия

³Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия

¹na_leonova@mail.ru, ²art-serafima@yandex.ru, ³ovsinfo@gmail.com

Аннотация. *Актуальность и цели.* Окско-Донская равнина расположена на северо-западе Пензенской области. Растительность территории представлена в основном лесами: преобладают вторичные леса, широколиственные леса с высоким участием дуба черешчатого составляют около 10 %. *Материалы и методы.* Изучение состава и структуры широколиственных лесов осуществляли при маршрутных и стационарных исследованиях на пробных площадях. В анализ вошли 121 полное геоботаническое описание в рамках естественных контуров растительных сообществ общепринятыми методами с указанием в процентах проективного покрытия растений. Классификацию растительности проводили с эколого-ценотических позиций. Ординацию геоботанических описаний проводили методом непрямого градиентного анализа с использованием пакета PC-ORD5. Структурное разнообразие сообществ оценивали по соотношению в составе растительного покрова эколого-ценотических групп видов. Проводили оценку сукцессионного состояния сообществ. *Результаты и выводы.* Широколиственные леса не имеют широкого распространения на Окско-Донской равнине в границах Пензенской области и приурочены к слабоволнистым междуречным пространствам, сложенным маломощными флювиогляциальными отложениями. В травяном покрове широколиственных лесов по числу и видовому обилию абсолютными доминантами являются неморальные виды. Абсолютным доминантом широколиственных неморальнотравных лесов является *Carex pilosa*. Для бореально-неморальнотравных лесов характерен плотный полог из *Corylus avellana*. В результате хозяйственной деятельности образовались леса с высоким участием луговых видов. Все современные лесные ценозы находятся на разных стадиях демутиаций после рубок разной степени интенсивности, выпаса, пожаров, распашки.

Ключевые слова: широколиственные леса, Окско-Донская равнина, видовой состав, структура, сукцессионное состояние, эколого-ценотические группы

Для цитирования: Леонова Н. А., Артемова С. Н., Смирнова О. В. Широколиственные леса Окско-Донской равнины в границах Пензенской области // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2023. № 4. С. 75–90. doi:10.21685/2307-9150-2023-4-6

Broadleaved forests of the Oka-Don plain within the borders of Penza region

N.A. Leonova¹, S.N. Artemova², O.V. Smirnova³

^{1,2}Penza State University, Penza, Russia

¹State Nature Reserve “Volga Forest-Steppe”, Penza, Russia

³Center of forest ecology and capability problems of the RAS, Moscow, Russia

¹na_leonova@mail.ru, ²art-serafima@yandex.ru, ³ovsinfo@gmail.com

Abstract. *Background.* The Oka-Don Plain is located in the north-west of Penza region. The vegetation of the territory is represented mainly by forests: secondary forests predominate, deciduous forests with a high proportion of pedunculate oak make up about 10%. *Materials and methods.* The composition and structure of broad-leaved forests was studied during route and stationary studies on sample plots. The analysis included 121 complete geobotanical descriptions within the natural contours of plant communities using generally accepted methods, indicating the percentage of projective plant cover. Vegetation classification was carried out from ecological and cenotic positions. The ordination of geobotanical descriptions was carried out using the method of indirect gradient analysis (DCA) using the PC-ORD5 package. The structural diversity of communities was assessed by the ratio of ecological-cenotic groups (ECG) species in the composition of the vegetation cover. We assessed the successional state of communities. *Results and conclusions.* Broad-leaved forests are not widespread on the Oka-Don Plain within the boundaries of the Penza region and are confined to weakly undulating interfluvial spaces composed of thin fluvio-glacial deposits. In the grass cover of broad-leaved forests, in terms of number and species abundance, nemoral species are the absolute dominants. The absolute dominant of broad-leaved nemoral forests is *Carex pilosa*. Boreal-nemoral forests are characterized by a dense canopy of *Corylus avellana*. As a result of economic activities, forests with a high participation of meadow species were formed. All modern forest cenoses are at different stages of demutation after logging of varying degrees of intensity, grazing, fires, and plowing.

Keywords: broad-leaved forests, Oka-Don Plain, species composition, structure, successional state, ecological-coenotic groups

For citation: Leonova N.A., Artemova S.N., Smirnova O.V. Broadleaved forests of the Oka-Don plain within the borders of Penza region. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2023;(4):75–90. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2023-4-6

Введение

Окско-Донская равнина, ее краевая часть, расположена на северо-западе Пензенской области и представлена ландшафтами водно-ледниковых равнин (ВЛР) с абсолютными отметками водоразделов на высоте 160–180 м, редко выше [1]. На формирование литогенной основы этой территории большое влияние оказали гляциальные процессы в четвертичное время, обусловившие распространение моренных суглинков и флювиогляциальных песков. На большей территории морена размыта и перекрыта аллювиальными и озерно-аллювиальными отложениями. Особую ландшафтоформирующую роль играют современные (голоцен) отложения овражно-балочной сети, представленные бурыми суглинками, супесями и глинистыми песками с включением щебня и гравия. Грунтовые воды здесь залегают близко к дневной поверхности и обуславливают заболачивание отрицательных форм рельефа, в болотных геоконплексах они содержат гумусовые кислоты. В структуре почвенного покрова доминируют дерново-подзолистые почвы.

Растительность Окско-Донской равнины представлена в основном лесами. Преобладают вторичные леса – березняки (42,5 %) и осинники (18,9 %), сосняки занимают около 25,5 % территории, широколиственные леса с высоким участием дуба черешчатого – 10,2 %. Вблизи родников, ручьев, поймам малых рек формируются черноольшаники (1,7 %), вокруг болот (большей частью со следами антропогенной деятельности – осушением) – ивняки (0,03 %). Отмечаются культуры ели сибирской (0,06 %), лиственницы (0,16 %), ясеня обыкновенного (0,23 %), тополей (0,23 %), кедра (0,01 %) [2–5].

Широколиственные леса Окско-Донской равнины с эколого-флористических позиций отнесены к [7]:

Класс *CARPINO-FAGETEA SYLVATICAE* Jakucs ex Passarge 1968

Порядок *Carpinetalia betuli* P. Fukarek 1968

Союз *Quercu roboris–Tilion cordatae* Bulokhov et Solomeshch in Bulokhov et Semenishchenkov 2015

Асс. *Quercu roboris–Tiliatum cordatae* Laivinsh 1986 ex Laivinsh in Solometsch et al. 1993

Субасс. *Q.r.-T.c. caricetosum pilosae* Zaugolnova et Braslavskaya 2003

Асс. *Corylo avellanae–Pinetum sylvestris* Bulokhov et Solomeshch 2003

Союз *Scillo sibericae–Quercion roboris* Onyshchenko 2009 (*Aceri campestris–Quercion roboris* Bulokhov et Solomeshch in Bulokhov et Semenishchenkov 2015 (syntax.syn.))

Асс. *Fraxino excelsioris–Quercetum roboris* Bulokhov et Solomeshch 2003

Вар. *Acer tataricum*

Б.с. *Acer platanoides – Tilia cordata [Carpinetalia betuli]*

Б. с. *Quercus robur–Corylus avellana [Carpinetalia betuli]*

Б. с. *Acer tataricum–Quercus robur [Quercetalia pubescenti-petraeae]*

Значительная часть водораздельных территорий Окско-Донской равнины распахана и преобразована в сельхозугодья (часть из которых в настоящее время заброшена). Лесистость территории составляет около 40 %.

Данная статья посвящена анализу современного состояния широколиственных лесов Окско-Донской равнины.

Методы исследования

Изучение состава и структуры широколиственных лесов осуществляли при маршрутных и стационарных исследованиях на пробных площадях (ПП) размером 10 × 10 м (100 м²). Всего автором лично было выполнено 121 описание. Геоботанические описания проводили в рамках естественных контуров растительных сообществ общепринятыми методами [8] с указанием в процентах проективного покрытия растений. Принято следующее деление на ярусы: ярус *A* – древесный ярус – генеративные и сенильные деревья высотой 15 и более метров, ярус *B* – ярус подлеска – виргинильные деревья и виргинильные и генеративные особи кустарников, высотой более 1 м, ярус *C* – травяно-кустарничковый (травяной) ярус – имматурные особи деревьев, кустарников, кустарнички и травы, *D* – мохово-лишайниковый ярус. Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова [9]. Полученные геоботанические описания послужили материалом для анализа биообразнообразия.

Классификацию растительности проводили с эколого-ценотических позиций [10]. В качестве доминантных рассматривались виды, у которых числовое значение покрытия-обилия хотя бы на одной ПП, входящей в группу описаний, было не менее 40 %. Константность (класс постоянства) видов

рассчитывался по схеме: 1-й класс – вид присутствовал не более чем на 20 % площадок в группе описаний, 2-й класс – от 20 до 40 % площадок, 3-й класс – от 40 до 60 %, 4-й класс – от 60 до 80 %, 5-й класс – более 80 %. Также были рассчитаны индикаторные значения видов по методу IndVal [11].

Ординацию геоботанических описаний проводили методом непрямого градиентного анализа (DCA) [12] с использованием пакета PC-ORD5 [142]. Оценка экологических режимов местообитаний сообществ проведена с использованием диапазонных экологических шкал Д. Н. Цыганова [13]. Были использованы факторы среды: увлажнение (Hd), кислотность (Rc), обобщенный солевой режим (трофность) (Tr), богатство азотом (Nt), переменность увлажнения почв (fH) и освещенность (Lc).

Структурное разнообразие сообществ оценивали по соотношению в составе растительного покрова эколого-ценотических групп (ЭЦГ) видов [10]. Были выделены семь ЭЦГ: неморальная (Nm), бореальная (Br), нитрофильная (Nt), боровая (Pn), лугово-опушечная (Md), степная (St), олиготрофная (Olg).

Проводили оценку сукцессионного состояния сообществ [14].

Для всех статистических тестов был установлен уровень значимости $p < 0,05$. Статистическая обработка данных проведена в пакетах Microsoft Office Excel 2010 и STATISTICA 10.0.

Результаты и обсуждения

Современные широколиственные леса с доминированием в древостое *Quercus robur*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Fraxinus excelsior* преимущественно встречаются на слабоволнистых междуречных пространствах, сложенных маломощными флювиогляциальными отложениями.

В составе флоры лесов выявлено 49 видов растений, принадлежащих к 45 родам и 34 семействам. Преобладают двудольные цветковые растения (табл. 1).

Таблица 1

Таксономическая структура широколиственных лесов Окско-Донской равнины

Признаки	Количественные показатели
Общее число видов	49
Общее число родов	45
Общее число семейств	34
Доля мхов, %	0
Доля сосудистых споровых, %	6,1
Доля голосеменных, %	2,0
Доля цветковых, %	91,8
Доля однодольных среди цветковых, %	15,6
Доля двудольных среди цветковых, %	84,4

По доминированию в травостое видов разных ЭЦГ были выделены следующие три группы широколиственных лесов (табл. 2): неморально-травные – *Querceta nemoro-herbosa* (Q-Nm), бореально-неморально-травные – *Querceta boreo-nemoro-herbosa* (Q-Br Nm), лугово-неморально-травные – *Querceta prato-nemoro-herbosa* (Q-Md Nm).

Таблица 2

Видовое разнообразие и высококонстантные виды широколиственных лесов Окско-Донской равнины

Группа ассоциаций	<i>Querceta nemoro-herbosa</i> (Q-Nm)	<i>Querceta boreo-nemoro-herbosa</i> (Q-Br_Nm)	<i>Querceta prato-nemoro-herbosa</i> (Q-Md_Nm)
1	2	3	4
Число III	40	71	10
Число видов: общее/в ярусе С деревья кустарники травы мхи и лишайники	44 / 39 12 5 27 –	30 / 27 9 5 16 –	9 / 6 1 4 4 –
Среднее число на 100 м ² /в ярусе С	13,6 ± 0,5 / 9,3 ± 0,4	13,3 ± 0,4 / 9,7 ± 0,4	7,8 ± 0,3 / 5,4 ± 0,3
ЭЦ*	а б в	а б в	а б в
AdCult			
Br	1,1 ± 0,2	0,2 ± 0,1	0,3 ± 0,1
Md	0,4 ± 0,1	0,4 ± 0,1	0,5 ± 0,1
Nm	11,4 ± 0,3	8,2 ± 0,3	97,2 ± 0,6
Nt	0,2 ± 0,1	0,1 ± 0,1	0,4 ± 0,2
Olg			
Pn	0,7 ± 0,1	0,4 ± 0,1	1,6 ± 0,3
St			
Wt			
	1,7 ± 0,1	1,3 ± 0,1	1,0 ± 0,1
	11,3 ± 0,3	8,0 ± 0,3	1,0 ± 0,1
	0,3 ± 0,1	0,2 ± 0,1	1,0 ± 0,3
	11,1 ± 0,1	88,0 ± 0,7	3,0 ± 0,1
	0,9 ± 0,3	0,9 ± 0,3	1,0 ± 0,3
			4,8 ± 0,2
			1,0 ± 0,1
			38,4 ± 3,6
			49,4 ± 2,7
			12,2 ± 3,5

Окончание табл. 2

1	2	3	4
<p>Высококонтантные виды**:</p>	<p><i>Quercus robur</i> <i>Tilia cordata</i> <i>Acer platanoides</i> <i>Corylus avellana</i> <i>Aegorodium podagraria</i> <i>Carex pilosa</i> <i>Lathyrus vernus</i> <i>Euonymus verrucosa</i></p>	<p><i>Corylus avellana</i> <i>Euonymus verrucosa</i> <i>Acer platanoides</i> <i>Aegorodium podagraria</i> <i>Asarum europaeum</i> <i>Lathyrus vernus</i> <i>Sorbus aucuparia</i> <i>Fragula alnus</i></p>	<p><i>Quercus robur</i> <i>Euonymus verrucosa</i> <i>Acer tataricum</i> <i>Rubus idaeus</i> <i>Fragaria vesca</i> <i>Dryopteris filix-mas</i></p>

*Примечание. а – среднее число видов на III во всех ярусах; б – среднее число видов на III в ярусе С; в – доля видов в ярусе С с учетом обилия в среднем по III, полужирным шрифтом выделены преобладающие ЭЦ с учетом обилия видов. ** – константность видов рассчитана без учета ярусов.

Результат ординации 121 геоботанического описания широколиственных лесов в первых осях DCA показал четкое разделение выделенных групп в области экологического пространства по основным факторам среды (рис. 1). Суммарный коэффициент детерминации для первой пары осей имеет достаточно высокое значение – 74,5 %, т.е. первые две оси ординации воспроизводили более половины от общего варьирования в исходных данных.

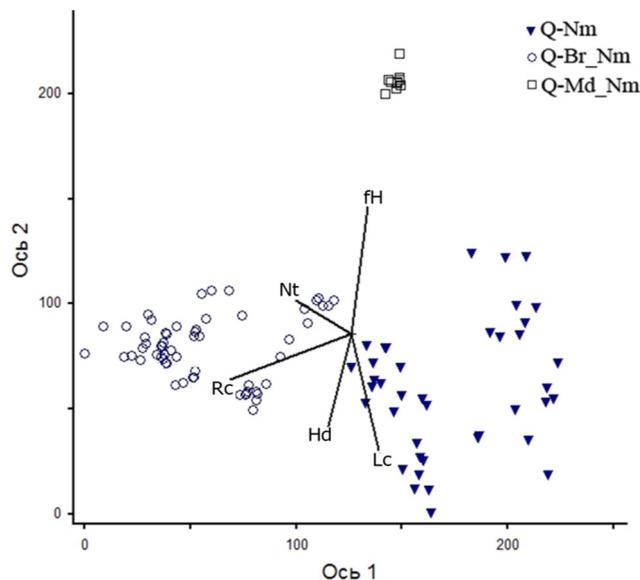


Рис. 1. Положение геоботанических описаний широколиственных лесов в первых двух осях DCA вместе с векторами экологических факторов: Q-Nm – *Querceta nemoro-herbosa*, Q-Br_Nm – *Querceta boreo-nemoro-herbosa*, Q-Md_Nm – *Querceta prato-nemoro-herbosa*. Факторы среды: Hd – увлажнение почвы, Rc – кислотность почвы, Nt – богатство почвы азотом, fH – переменность увлажнения почв и Lc – освещенность

С первой осью DCA высоко коррелируют кислотность почвы ($r = -0,71$), обеспеченность почвы азотом ($r = -0,5$); со второй – наиболее сильная корреляция с влажностью почвы ($r = -0,5$), освещенностью – ($r = -0,62$), переменностью увлажнения ($r = 0,55$). Для третьей оси DCA коэффициент детерминации равен 1 %, наиболее сильная корреляция с трофностью почвы ($r = 0,61$).

Широколиственные леса неморально-травяные встречаются небольшими по площади участками на приводораздельных склонах северной, восточной и западной экспозиций. По экологическим характеристикам они имеют средние показатели по увлажнению и кислотности почвы, достаточно широкий диапазон по богатству почвы азотом и обобщенному солевому режиму, это наиболее затененные сообщества (рис. 1).

В древесном ярусе, помимо *Quercus robur*, характерны *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior* (по высоким элементам рельефа), *Betula pendula*, одиночные деревья *Pinus sylvestris*. Часто древостой представлен двумя ярусами. Густой подлесок образуют *Corylus avellana*, *Euonymus verrucosa*, иногда формируется плотный полог из виргинильного подроста *Acer platanoides* и *Tilia cordata*.

Сложный древостой, плотный подлесок и подрост создают сильное затенение травяного покрова, в котором преобладают теневыносливые неморальные виды (табл. 2). Абсолютным доминантом и индикатором этой группы является *Carex pilosa*. С высоким постоянством встречаются *Carex pilosa*, *Aegopodium podagraria*, *Lathyrus vernus* (класс константности 5–4).

Растительные сообщества представлены четырьмя ассоциациями: *Quercetum caricosum pilosae*, *Quercetum aceroso-caricosum pilosae*, *Quercetum coryloso-caricosum pilosae*, *Fraxineto-Quercetum coryloso-caricosum pilosae* (табл. 3).

Сообщества асс. *Quercetum caricosum pilosae* приурочены к приводораздельным склонам. В древесном ярусе (сомкнутость древостоя 0,4–0,8) помимо средневозрастных и старых генеративных растений *Quercus robur* иногда отмечаются отдельные особи *Pinus sylvestris* тех же возрастных состояний. Характерен второй древесный ярус из молодых генеративных растений *Tilia cordata*, изредка с участием *Betula pendula*, *Acer platanoides*. Подлесок не выражен, встречаются одиночные молодые генеративные растения *Corylus avellana* и/или *Euonymus verrucosa*. Характерен интенсивный подрост широколиственных видов деревьев: *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Quercus robur*, реже *Sorbus aucuparia*, *Populus tremula*, *Padus avium* прегенеративных возрастных состояний. Сообщества ассоциации формируются после выборочных рубок *Quercus robur* и *Pinus sylvestris* (отмечено значительное число пней: 3–5 на 100 м²). Осветление нижних ярусов способствовало внедрению луговых видов. В травяном покрове абсолютным доминантом является *Carex pilosa*: на долю вида приходится не менее 80 % от ОПП травостоя. С высоким постоянством встречаются *Carex pilosa*, *Aegopodium podagraria*, *Convallaria majalis* (класс константности 5). Моховой покров отсутствует. Видовое богатство составляет: 10–19 видов на 100 м².

Сообщества асс. *Quercetum coryloso-caricosum pilosae* и *Fraxineto-Quercetum coryloso-caricosum pilosae* занимают наиболее возвышенные элементы рельефа: верхние части приводораздельных склонов и водораздельные пространства. Древостой сообществ ассоциаций (сомкнутость древостоя 0,5–0,8), как правило, имеет сложное строение, представлен двумя ярусами, с доминированием *Quercus robur* и участием *Fraxinus excelsior*, *Betula pendula*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, изредка *Pinus sylvestris* и *Populus tremula*. Подлесок хорошо выражен и образован *Corylus avellana*. Иногда помимо выреженного полога из лещины формируется достаточно плотный полог из виргинильных и иматурных особей *Acer platanoides*, *Tilia cordata* или *Sorbus aucuparia*. В травяном покрове абсолютным доминантом является *Carex pilosa*, с высоким постоянством встречаются *Carex pilosa*, *Aegopodium podagraria*, *Lathyrus vernus* (класс константности 5), *Stellaria holostea* (класс константности 4). Моховой покров отсутствует. Видовое богатство составляет: 8–18 видов на 100 м².

Сообщества асс. *Quercetum aceroso-caricosum pilosae* приурочены к верхним частям приводораздельных склонов. Древесный ярус образован *Quercus robur* с участием единичных деревьев *Betula pendula* и *Pinus sylvestris*. Подлесок образован *Acer tataricum*, иногда с участием *Corylus avellana* и *Euonymus verrucosa*. В травяном покрове абсолютным доминантом является *Carex pilosa*, с высоким постоянством встречаются *Carex pilosa*, *Aegopodium podagraria* (класс константности 5), *Lathyrus vernus*, *Glechoma hederacea* (класс константности 4). Моховой покров отсутствует. Видовое богатство составляет: 15–20 видов на 100 м².

Таблица 3

Сравнительная характеристика ассоциаций широколиственных лесов неморальноправных

Ассоциации	<i>Quercetum caricosum pilosae</i>	<i>Quercetum aceroso-caricosum pilosae</i>	<i>Quercetum coryloso-caricosum pilosae</i>	<i>Fraxineto-Quercetum coryloso-caricosum pilosae</i>
Число ИП	10	6	18	6
Число видов: общее / в ярусе С деревья кустарники травы мхи и лишайники	24 / 17 7 5 12	30 / 25 8 4 18	24 / 21 9 2 13	29 / 13 10 3 16
Среднее число на 100 м ² / в ярусе С	13,6 ± 0,8 / 9,3 ± 0,7	17,2 ± 0,7 / 11,2 ± 0,9	12,0 ± 0,7 / 8,4 ± 0,5	15,0 ± 0,8 / 10,3 ± 0,7
Ср. покрытие яр. А, %	60	50	65	70
Ср. покрытие яр. В, %	20	60	40	60
Ср. покрытие яр. С, %	50	50	45	60
Ср. покрытие яр. Д, %				
Состав древостоя I ярус	9Д1С, 8Д2С 9Д1Б	9Д1Б, С	6Д4Б, ед. Ос, 6Д2Б2Ос, ед. С	6Д4Яс, ед. Б
Состав древостоя II ярус	10Лп, ед. Ко, Б			10Лп, 10Ко, 6Лп4Ко
Редкие виды	<i>Corydalis solida</i>		<i>Corydalis solida</i>	
Индикаторные виды* (индикаторные значения > 60 %)	<i>Convallaria majalis</i> <i>Calamagrostis epigeios</i> (30 %)	<i>Aegopodium podagraria</i> <i>Pulmonaria obscura</i> (37,5 %)	<i>Pteridium aquilinum</i> (38,2 %) <i>Stellaria holostea</i> (34 %)	<i>Galium odoratum</i> <i>Mercurialis perennis</i>

Виды деревьев: Д – *Quercus robur*, Лп – *Tilia cordata*, С – *Pinus sylvestris*, Б – *Betula pendula*, Ос – *Populus tremula*, Яс – *Fraxinus excelsior*, Ко – *Acer platanoides*. * В скобках указаны индикаторные значения видов.

Широколиственные леса бореально-неморально-травяные встречаются преимущественно по межбалочным пространствам и ложбинам стока. По экологическим характеристикам они занимают наиболее увлажненные, наименее «кислые» местообитания, со слабопеременным увлажнением (см. рис. 1).

Древесный ярус, как правило, сложного строения и сложения. В I ярусе помимо *Quercus robur* встречаются *Populus tremula*, реже *Fraxinus excelsior* и *Betula pendula* (по высоким элементам рельефа), во II – характерны *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, реже *Ulmus glabra*. Сомкнутость древостоя составляет 0,7–0,95. Хорошо выраженный подлесок образуют *Corylus avellana* (dom.), *Euonymus verrucosa*. Характерен подрост *Sorbus aucuparia* всех прегенеративных возрастных состояний. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют виды неморальной ЭЦГ, высоко по обилию участие бореальных, виды других ЭЦГ практически отсутствуют (см. табл. 2). Доминантами яруса являются *Aegopodium podagraria*, *Calamagrostis arundinacea*, *Pulmonaria obscura*, *Stellaria holostea*, *Carex pilosa*. С высоким постоянством в описаниях встречаются *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Lathyrus vernus*, *Pulmonaria obscura* (класс константности 4). Отмеченные виды являются и индикаторами (индикаторные значения 55–37 %).

Представлены пятью ассоциациями: ***Quercetum coryloso-herbosum***, ***Fraxineto-Quercetum coryloso-herbosum***, ***Quercetum coryloso-aegopodiosum***, ***Querceto-Tilietum coryloso-aegopodiosum***, ***Tilietum mixto-herbosum*** (табл. 4).

Сообщества асс. ***Quercetum coryloso-herbosum*** и ***Fraxineto-Quercetum coryloso-herbosum*** приурочены к межбалочным пространствам и занимают значительные площади. В древесном ярусе (сомкнутость древостоя 0,7–0,9) помимо *Quercus robur* встречаются *Populus tremula* и *Fraxinus excelsior*. Подлесок хорошо выражен и образован *Corylus avellana* иногда с участием *Euonymus verrucosa*. Характерен интенсивный подрост широколиственных видов деревьев: *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, реже *Populus tremula*, *Sorbus aucuparia*, прегенеративных возрастных состояний. В травяном покрове доминанты отсутствуют, с высоким постоянством в сообществах ассоциации ***Quercetum coryloso-herbosum*** встречаются *Aegopodium podagraria* (класс константности 5), *Pulmonaria obscura*, *Stellaria holostea*, *Glechoma hederacea* (класс константности 4), в сообществах ассоциации ***Fraxineto-Quercetum coryloso-herbosum*** – *Asarum europaeum*, *Lathyrus vernus*, *Stellaria holostea* (класс константности 5), *Carex pilosa*, *Galium odoratum*, *Mercurialis perennis* (класс константности 4). Моховой покров отсутствует. Видовое богатство составляет: 11–18 видов на 100 м² для ***Quercetum coryloso-herbosum*** и 12–16 видов на 100 м² для ***Fraxineto-Quercetum coryloso-herbosum***.

Сообщества асс. ***Quercetum coryloso-aegopodiosum*** и ***Querceto-Tilietum coryloso-aegopodiosum*** приурочены к ложбинам стока и подножиям склонов. Древостой сложного строения представлен двумя ярусами с доминированием *Quercus robur* и участием *Populus tremula*, *Acer platanoides*, иногда с преобладанием *Tilia cordata*. Подлесок плотного сложения образован *Corylus avellana* с невысоким участием *Euonymus verrucosa*. Травяной покров имеет в рассматриваемых ассоциациях сходное строение и состав. Абсолютный доминант – *Aegopodium podagraria*, с высоким постоянством встречаются *Asarum europaeum*, *Lathyrus vernus*, *Aegopodium podagraria*, *Pulmonaria obscura*, *Viola mirabilis* (класс постоянства 5–4). Моховой покров отсутствует. Видовое богатство составляет: 10–12 видов на 100 м².

Таблица 4

Сравнительная характеристика ассоциаций широколиственных лесов бореально-неморально-таежных

Ассоциации	<i>Querceta boreo-nemoro-herbosa</i> (Q-Br Nm)			
	<i>Quercetum coryloso-herbosum</i>	<i>Fraxineto-Quercetum coryloso-herbosum</i>	<i>Tilietum mixto-herbosum</i>	<i>Quercetum coryloso-aegorodiosum</i>
Число III	13	10	11	12
Число видов: общее / в ярусе С деревья кустарники травы мхи и лишайники	25 / 17 8 5 12 –	17 / 14 5 4 8 –	10 / 6 3 1 5 1	12 / 8 5 2 5 –
Среднее число на 100 м ² / в ярусе С	13,6 ± 0,9 / 11,1 ± 0,7	14,3 ± 0,3 / 10,6 ± 0,4	10,5 ± 0,6 / 5,2 ± 0,3	11,6 ± 0,1 / 7,8 ± 0,1
Ср. покрытие яр. А, %	70	90	80	70
Ср. покрытие яр. В, %	60	60	4	65
Ср. покрытие яр. С, %	17	10	15	60
Ср. покрытие яр. D, %	–	–	<1	–
Состав древостоя: I ярус II ярус	8Д2Ос, ед. Яс 10Д	6Д4Яс ед. Ко, В	8Лп2Б, ед. Д 10Лп	8Д2Ос 10Ко
Индикаторные виды*	<i>Glechoma hederacea</i> (69,2 %) <i>Stellaria holostea</i> (50,6 %)	<i>Mercurialis perennis</i> (99 %) <i>Galium odoratum</i> (81,2 %)	<i>Calamagrostis arundinacea</i> (89,9 %) <i>Convallaria majalis</i> (81,2 %) <i>Pleurozium schreberi</i> (50,1 %)	<i>Viola mirabilis</i> (38,5 %) <i>Aegopodium podagraria</i> (49,1 %)

Виды деревьев: Д – *Quercus robur*, Лп – *Tilia cordata*, С – *Pinus sylvestris*, Б – *Betula pendula*, Ко – *Acer platanoides*, Лп – *Tilia cordata*, В – *Ulmus glabra*. *В скобках указаны индикаторные значения видов

Сообщества асс. *Tilietum mixto-herbosum* встречаются редко, небольшими по площади участками и приурочены к неглубоким ложбинам на приводораздельных склонах. В древесном ярусе очень плотного сложения (сомкнутость древостоя 0,8–0,9) доминирует *Tilia cordata* с участием *Betula pendula* и *Quercus robur*. Подлесок не выражен. Характерен многочисленный подрост *Tilia cordata* прегенеративных возрастных состояний. В травяном покрове доминанты отсутствуют, высокое постоянство имеют *Convallaria majalis* и *Calamagrostis arundinacea* (класс константности 5), *Equisetum sylvaticum*, *Carex digitata* (класс константности 4). Единично отмечаются куртины *Pleurozium schreberi*. Видовое богатство составляет: 6–10 видов на 100 м².

Широколиственные леса лугово-неморальнотравные образовались в результате хозяйственной деятельности: выборочных рубок в неморальных широколиственных лесах, выпаса крупного рогатого скота, что привело к осветлению нижних ярусов, вытаптыванию напочвенного покрова и внедрению луговых видов. Такие леса образованы одной ассоциацией – *Quercetum mixto-herbosum*. Сообщества занимают незначительные площади и представлены небольшим числом описаний (табл. 5).

Таблица 5

Характеристика ассоциации *Quercetum mixto-herbosum*

Ассоциации	<i>Quercetum mixto-herbosum</i>
Число ПП	10
Число видов:	
общее / в ярусе С	18 / 14
деревья	3
кустарники	4
травы	11
мхи и лишайники	–
Среднее число на 100 м ² / в ярусе С	8,9 ± 0,8 / 6,1 ± 0,5
Ср. покрытие яр.А, %	30
Ср. покрытие яр.В, %	< 10
Ср. покрытие яр.С, %	4
Ср. покрытие яр.Д, %	
Состав древостоя:	
I ярус	10Д, ед. С
II ярус	
Индикаторные виды* (индикаторные значения 90 %)	<i>Fragaria vesca</i>

Виды деревьев: Д – *Quercus robur*, С – *Pinus sylvestris*.

В разреженном древесном ярусе (сомкнутость древостоя 0,3–0,4) помимо *Quercus robur* единично встречаются средневозрастные генеративные особи *Pinus sylvestris*. Подлесок не выражен. Наблюдается инвазия неморальных и борových видов: характерен многочисленный подрост *Euonymus verrucosa*, *Lonicera xylosteum*, *Acer tataricum*, *Rubus idaeus* прегенеративных возрастных состояний. В сильно разреженном травяном ярусе доминант нет, с высоким постоянством встречаются *Fragaria vesca*, *Carex pilosa* (класс константности 5–4). Индикатором группы ассоциаций является *Fragaria vesca*

(индикаторное значение 90,9 %). Моховой покров отсутствует. Видовое богатство составляет: 19 видов на 100 м².

Анализ состава и структуры лесов, исследование истории хозяйственного использования территории ландшафтов водно-ледниковых равнин, а также оценка сукцессионного состояния лесного покрова этих территорий показали (табл. 6), что все современные широколиственные леса находятся на разных стадиях демутаций после рубок разной степени интенсивности, выпаса, пожаров, распашки.

Таблица 6

Оценка признаков сукцессионного состояния лесов Окско-Донской равнины

Широколиственные леса	Неморально-травные	Бореально-неморально-травные	Лугово-неморально-травные
<i>синузия деревьев</i>			
Доля демографически полночленных популяций, %	66,7	42,9	0
Доля R-видов в древесном ярусе, %	18,2	12,4	0
Степень флористического богатства, %	41,7	38,9	11,1
Число видов во всех описаниях	12	7	2
Степень доминирования в древесном ярусе, %	63,2	49,8	26,8
Среднее (максимальное) число видов в ярусе А на 100 м ²	2,7 (4)	2,5 (4)	2
<i>синузия кустарников</i>			
Степень флористического богатства, %	40	20	20
Число видов во всех описаниях	6	3	3
Доля демографически полночленных популяций, %	66,7	66,7	0
Среднее (максимальное) число видов на 100 м ²	1,4 (3)	1,7 (3)	2,8 (3)
Степень доминирования в синузии кустарников, %	68,2	86,7	15,1
<i>синузия трав</i>			
Степень флористического богатства, %	17,3	6,7	2,7
Доля неморальных видов, %	53,8	70	25
Число видов во всех описаниях	26	10	4
Среднее (максимальное) число видов на 100 м ²	6,7 (11)	5,3 (9)	2,8 (4)
Степень доминирования в синузии трав, %	70,3	63,5	35,3

Широколиственные леса неморальнотравные и бореально-неморальные имеют наиболее высокие баллы флористического богатства и онтогенетической полночленности в древесной синузии. Участие R-видов (эксплерентов) в древостое является низким. В отмеченных лесах в синузии кустарников наибольшее число демографически полночленных популяций, при этом флористическое богатство невысокое. В синузии трав представленность потенциальной флоры составляет 10–20 %, что объясняется неблагоприятной световой обстановкой под пологом деревьев и кустарников, отсутствием гп-

мозаики. Характерны средние баллы по участию неморальных видов в синузии трав.

Широколиственные леса лугово-неморальнотравные характеризуются наименьшими значениями по всем признакам сукцессионного состояния.

Заключение

Широколиственные леса не имеют широкого распространения на Окско-Донской равнине в границах Пензенской области и приурочены к слабо-волнистым междуречным пространствам, сложенным маломощными флювиогляциальными отложениями.

В составе флоры лесов выявлено 49 видов растений, принадлежащих к 45 родам и 34 семействам. Преобладают двудольные цветковые растения.

В травяном покрове широколиственных лесов по числу и видовому обилию абсолютными доминантами являются неморальные виды.

Широколиственные леса неморальнотравные имеют средние показатели по увлажнению и кислотности почвы, достаточно широкий диапазон по богатству почвы азотом и обобщенному солевому режиму, это наиболее затененные сообщества. Представлены четырьмя ассоциациями. Абсолютным доминантом и индикатором этой группы является *Carex pilosa*.

Широколиственные леса бореально-неморальнотравные занимают наиболее увлажненные, наименее «кислые» местообитания, со слабопеременным увлажнением. Представлены пятью ассоциациями. Наибольшее распространение имеют сообщества с плотным пологом из *Corylus avellana*.

Широколиственные леса лугово-неморальнотравные образовались в результате хозяйственной деятельности. Представлены одной ассоциацией и занимают незначительные площади.

Оценка сукцессионного состояния широколиственных лесов Окско-Донской равнины показала, что все современные лесные ценозы находятся на разных стадиях демутиаций после рубок разной степени интенсивности, выпаса, пожаров, распашки.

Список литературы

1. Артемова С. Н., Леонова Н. А. Морфологическая структура ландшафтов Окско-Донской равнины в пределах Пензенской области // Известия ПГПУ им. В. Г. Беллинского. 2011. № 25. С. 652–660.
2. Леонова Н. А. Бореальные сосняки Окско-Донской равнины в пределах Пензенской области // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2014. № 2. С. 57–67.
3. Леонова Н. А., Ильин В. Ю. Растительный покров и животный мир Окско-Донской равнины в пределах Пензенской области // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2017. № 1. С. 71–87.
4. Леонова Н. А. Растительность лесостепных ландшафтов водно-ледниковых равнин в границах Пензенской области // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2018. № 1 (21). С. 19–30.
5. Leonova N. A. Structural and species diversity of forest landscape phytocenoses of water-glacial plains (within the Penza oblast) // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2020. Vol. 5. doi: 10.21685/2500-0578-2020-1-4
6. McCune B., Grace J. B. Analysis of ecological communities. MjM Software Design, 2002. 300 p.

7. Леонова Н. А. Экологическая и сукцессионная дифференциация и структурно-функциональная организация лесной растительности лесостепи западных склонов Приволжской возвышенности : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 1.5.15, 1.5.9. Пенза, 2022. 48 с.
8. Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа : Гилем, 2012. 488 с.
9. Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. : Мир и семья, 1995. 992 с.
10. Восточноевропейские леса: История в голоцене и современность : в 2 кн. / отв. ред. О. В. Смирнова. М. : Наука, 2004. Кн. 1. 479 с. ; Кн. 2. 575 с.
11. Dufrene M., Legendre P. Species assemblages and indicator species the need for a flexible asymmetrical approach // *Ecological Monographs*. 1997. Vol. 67. P. 345–366.
12. McCune B., Mefford M. J. Multivariate analysis of ecological data. *MJM Software Design*, 1999. 237 p.
13. Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. : Наука, 1983. 196 с.
14. Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки / отв. ред. Л. Б. Заугольнова, Т. Ю. Браславская. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2010. 383 с.

References

1. Artemova S.N., Leonova N.A. Morphological structure of landscapes of the Oka-Don Plain within Penza region. *Izvestiya PGPU im. V.G. Belinskogo = Proceedings of Penza State Pedagogical University named after V.G. Belinskiy*. 2011;(25):652–660. (In Russ.)
2. Leonova N.A. Boreal pine forests of the Oka-Don Plain within Penza region. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2014;(2):57–67. (In Russ.)
3. Leonova N.A., Il'in V.Yu. Plant cover and fauna of the Oka-Don Plain within Penza region. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2017;(1):71–87. (In Russ.)
4. Leonova N.A. Vegetation of forest-steppe landscapes of water-glacial plains within the boundaries of Penza region. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2018;(1):19–30. (In Russ.)
5. Leonova N.A. Structural and species diversity of forest landscape phytocenoses of water-glacial plains (within the Penza oblast). *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2020;5. doi: 10.21685/2500-0578-2020-1-4
6. McCune B., Grace J.B. *Analysis of ecological communities*. *MjM Software Design*, 2002:300.
7. Leonova N.A. *Ecological and successional differentiation and structural and functional organization of forest vegetation of the forest-steppe on the western slopes of the Volga Upland*. DSc abstract: 1.5.15, 1.5.9. Penza, 2022:48. (In Russ.)
8. Mirkin B.M., Naumova L.G. *Sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsiy nauki o rastitel'nosti = Current state of basic concepts in plant science*. Ufa: Gilem, 2012:488. (In Russ.)
9. Cherepanov S.K. *Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) = Vascular plants of Russia and neighboring states (within the former USSR)*. Saint Petersburg: Mir i sem'ya, 1995:992. (In Russ.)
10. Smirnova O.V. (ed.). *Vostochnoevropeyskie lesa: Istoriya v golotsene i sovremennost': v 2 kn. = Eastern European forests: History in the Holocene and modern times: in 2 books*. Moscow: Nauka, 2004;. Bk.1:479; Bk.2:575. (In Russ.)
11. Dufrene M., Legendre P. Species assemblages and indicator species the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*. 1997;67:345–366.

12. McCune B., Mefford M.J. *Multivariate analysis of ecological data*. MJM Software Design, 1999:237.
13. Tsyganov D.N. *Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoynoshirokolistvennykh lesov = Phytoindication of ecological regimes in the subzone of coniferous-deciduous forests*. Moscow: Nauka, 1983:196. (In Russ.)
14. Zaugol'nova L.B., Braslavskaya T.Yu. (eds.). *Metodicheskie podkhody k ekologicheskoy otsenke lesnogo pokrova v bassejne maloy reki = Methodological approaches to environmental assessment of forest cover in the small river basin*. Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2010:383. (In Russ.)

Информация об авторах / Information about the authors

Наталья Алексеевна Леонова

доктор биологических наук, доцент,
профессор кафедры общей биологии
и биохимии, Пензенский
государственный университет
(Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40);
инженер-эколог научного отдела,
Государственный природный заповедник
«Приволжская лесостепь» (Россия,
г. Пенза, ул. Окружная, 12а)

E-mail: na_leonova@mail.ru;

Natal'ya A. Leonova

Doctor of biological sciences,
associate professor, professor
of the sub-department of general biology
and biochemistry, Penza State University
(40 Krasnaya street, Penza, Russia);
environmental engineer of the scientific
department, State Nature Reserve
“Volga Forest-Steppe” (12a Okruzhnaya
street, Penza, Russia)

Серафима Николаевна Артемова

кандидат географических наук, доцент,
доцент кафедры географии,
Пензенский государственный
университет (Россия, г. Пенза,
ул. Красная, 40)

E-mail: art-serafima@yandex.ru

Serafima N. Artemova

Candidate of geographical sciences,
associate professor, associate professor
of the sub-department of geography,
Penza State University (40 Krasnaya
street, Penza, Russia)

Ольга Всеволодовна Смирнова

доктор биологических наук, профессор,
главный научный сотрудник, Центр
по проблемам экологии
и продуктивности лесов РАН
(Россия, г. Москва, ул. Профсоюзная,
84/32, стр. 14)

E-mail: art-serafima@yandex.ru

Olga V. Smirnova

Doctor of biological sciences, professor,
senior staff scientist, Center of forest
ecology and capability problems
of the Russian Academy of Sciences
(building 14, 84/32 Profsoyuznaya
street, Moscow, Russia)

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflicts of interests.

Поступила в редакцию / Received 14.09.2023

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 12.10.2023

Принята к публикации / Accepted 10.11.2023