

УДК 630*263:502.1 (470.343)

СТРУКТУРА И ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ ДРЕВОСТОЕВ В ПОЙМЕННЫХ ЛЕСАХ РЕСПУБЛИКИ МАРИЙ ЭЛ

Ю. П. Демаков^{1, 2}, А. В. Исаев^{1, 3}

¹ Государственный природный заповедник «Большая Кокшага» 424038, Республика Марий Эл, Йошкар-Ола, ул. Воинов-интернационалистов, 26

² Поволжский государственный технологический университет 424000, Республика Марий Эл, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 3

³ Марийский государственный университет 424000, Республика Марий Эл, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1

E-mail: DemakovYP@volgatech.net, avsacha@yandex.ru

Поступила в редакцию 18.04.2019 г.

Приведены результаты многолетних исследований, проведенных в пойменных лесах Республики Марий Эл, характеризующихся большим разнообразием породной, возрастной и пространственной структуры древостоев. В них выделяются три фитоценологических яруса, в которых доминантами являются дуб черешчатый *Quercus robur* L. и липа сердцевидная *Tilia cordata* L. Все древесные породы, за исключением сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. и березы повислой *Betula pendula* L., имеют полночленную онтогенетическую структуру. Самое лучшее состояние жизнеспособности имеет липа сердцевидная, а наихудшее – вяз гладкий *Ulmus laevis* L. и дуб черешчатый. Наибольших размеров в насаждениях достигают деревья сосны обыкновенной и дуба черешчатого. Выявлена тесная связь высоты деревьев всех пород с диаметром стволов. Показано, что пойменные леса хорошо обеспечены подростом, в составе которого доминирует в большинстве случаев липа сердцевидная, приспособленная к обитанию под пологом древостоев. На кратковременно затопляемых участках под пологом древостоя появляется и в дальнейшем успешно развивается самосев ели обыкновенной *Picea abies* (L.) H. Karst. и пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. Молодое поколение дуба, березы и осины обыкновенной *Populus tremula* L. успешно развивается только в разрывах полога или после полного отмирания древостоя. Фитоценологические процессы в пойменных лесах идут с доминированием липы сердцевидной.

Ключевые слова: дуб черешчатый, липа сердцевидная, сосна обыкновенная, береза повислая, вяз гладкий, ель обыкновенная, пихта сибирская, осина обыкновенная, древостои, таксационная структура, динамика, прогноз.

DOI: 10.15372/SJFS20190612

ВВЕДЕНИЕ

Пойменные леса, слагающие основу защитных и запретных полос вдоль рек Республики Марий Эл, общая площадь которых на текущий момент составляет более 420 тыс. га (37 % площади всего лесного фонда), выполняют важные средоохранные и средообразующие функции и нуждаются в особом внимании со стороны лесоводов. Многочисленные исследования, проведенные как в России (Денисов, 1948, 1954, 1979; Максимов, 1974; Миркин, 1974; Шаталов

и др., 1984; Демаков и др., 1992; Невидомов, 1996; Восточно-европейские леса..., 2004; Золотухин, Овчаренко, 2007; Браславская, 2008; Исаев, 2008; Исаев, Демаков, 2017), так и за рубежом (Reichhoff, 1992; Schaffrath, 1996; Boggs, 2000; Klausnitzer, Schmidt, 2002; Scholz, Schmidt, 2005), показали, что структура древостоев в них имеет свою специфику, связанную с особенностями экологических условий и значительными ограничениями в ведении хозяйственной деятельности, действующими очень давно. Степень изученности пойменных лесов, несмотря на

имеющийся обширный литературный материал, остается довольно слабой, что обусловлено трудностью проведения в них исследовательских работ и высокой динамичностью протекающих процессов.

Цель наших исследований – оценка современного состояния пойменных лесов Республики Марий Эл и выявление тенденций их развития, что необходимо для разработки рекомендаций по повышению их природоохранных и средообразующих функций.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в 1990–2018 гг. на территории Марийской песчаной низменности, занимающей большую часть территории Республики Марий Эл, расположенной на востоке европейской части России в среднем течении р. Волги в подзоне хвойно-широколиственных лесов и относящейся к Ветлужско-Унженской провинции лесной зоны Русской равнины (Мильков, 1964; Физико-географическое районирование..., 1968; Агроклиматические ресурсы..., 1972; Курнаев, 1973). По территории республики протекают 476 рек общей протяженностью более 7 тыс. км, преобладающая часть которых относится к бассейну Волги. Пространственная, породная и возрастная структура лесов республики довольно разнообразна. Сформировалась она под влиянием хозяйственной деятельности человека и различных природ-

ных факторов, среди которых особая роль принадлежит пожарам (Демаков, 2018).

Изучение структуры древостоев проведено на 5 постоянных и 70 временных пробных площадях (ПП), заложенных в различных частях пойм рек Большая и Малая Кокшага, на каждой из которых осуществлены пересчет древостоя и детальное описание подпологовой растительности (Программа..., 1974; Диагнозы..., 1989) (рис. 1).

Количественную и качественную оценку подроста и подлеска на ПП проводили в зависимости от их размера на 15–25 площадках размером 10 м². Для вычисления объема и фитомассы деревьев использовали полученные нами математические модели (Демаков, 2018). Цифровой материал обработан с помощью пакета прикладных программ Excel и Statistica стандартными методами математической статистики.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования показали, что в поймах Большой и Малой Кокшаги формируется целый ряд специфичных типов леса (белокопытниковый, кострцовый, ежевично-будровый, ежевично-чистецовый, ежевично-таволговый, мятликовый, хвощевый, хвощево-будровый, ландышево-хвощевый, снытево-костяничный, крапиво-будровый, крапиво-страусниковый, таволгово-крапивный, медунично-снытевый, гравилато-снытевый, пролесниково-снытевый, вахтово-осоковый) с



Рис. 1. Схема расположения объектов исследования на территории Республики Марий Эл (овалами указаны районы проведения работ).

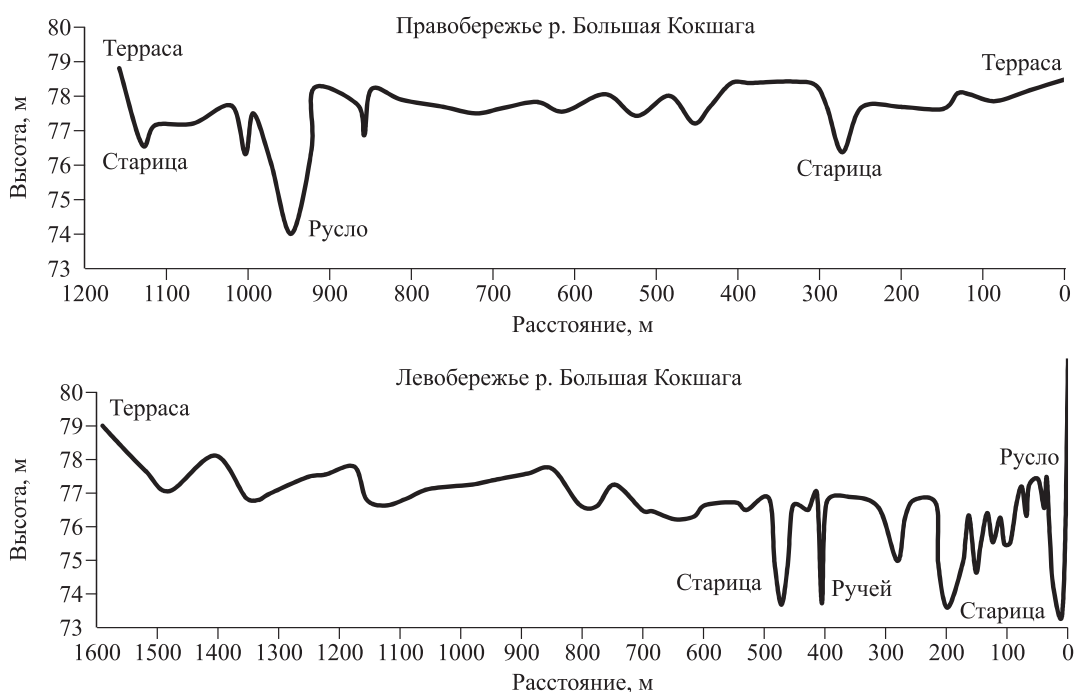


Рис. 2. Поперечные профили поймы р. Большая Кокшага в среднем ее течении.

преобладанием в зависимости от условий среды дуба черешчатого *Quercus robur* L., липы сердцевидной *Tilia cordata* L. и ольхи черной *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. (рис. 2).

В составе древостоев естественного происхождения встречаются в общей сложности 12 пород деревьев, но в лесообразовательном процессе одновременно участвуют не более восьми из них (рис. 3).

Наиболее часто в пойменных лесах встречается липа сердцевидная, однако средняя доля ее участия в составе древостоев по запасу несколько ниже, чем дуба черешчатого (табл. 1).

Довольно часто встречается в них вяз гладкий *Ulmus laevis* Pall., но средняя доля его участия в составе древостоев составляет всего 4.2 %. Крайне редко встречаются в пойменных

лесах ольха черная и серая *Alnus incana* (L.) Moench, сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L. и клен остролистный *Acer platanoides* L. Очень редко встречаются высокопроизводительные культуры лиственницы сибирской *Larix sibirica* Ledeb. и тополя бальзамического *Populus balsamifera* L., которые созданы на не покрытых лесом землях кратковременно затопляемых участков поймы.

В пойменных лесах чаще всего встречаются древостои с преобладанием дуба черешчатого, которые приурочены в основном к центральной части поймы и являются сукцессионно наиболее зрелыми (табл. 2).

Таблица 1. Характер долевого распространения в пойменных лесах разных пород деревьев, %

Порода	Степень расселения	Средняя доля участия	Максимальная доля участия	
			по запасу	по числу стволов
Липа	86.4	30.4	88.7	91.1
Дуб	81.8	32.6	95.2	57.8
Вяз	80.3	4.2	52.0	39.9
Ель	57.6	8.2	60.9	65.1
Береза	48.5	4.9	65.2	51.5
Осина	34.8	7.3	81.7	72.7
Пихта	31.8	2.5	37.3	53.6
Ольха	31.8	7.8	90.6	85.9
Сосна	6.1	2.0	65.3	18.6
Клен	3.0	< 0.1	0.9	11.6

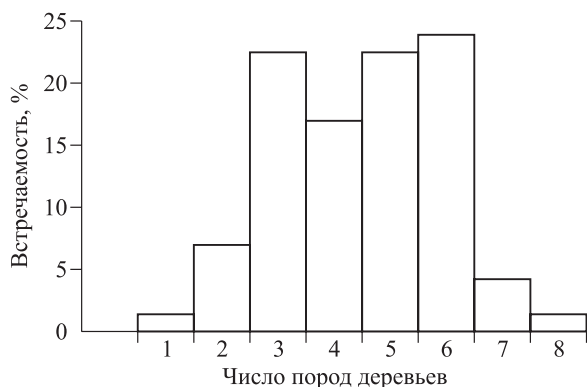


Рис. 3. Распределение пойменных древостоев по числу слагающих их пород деревьев.

Таблица 2. Характер распространения деревьев в древостоях разных преобладающих пород

Основная порода	Число ПП	Средняя доля участия породы, %								
		Дуб	Липа	Осина	Береза	Вяз	Ель	Пихта	Сосна	Ольха
Дуб	27	67.9	19.8	1.0	2.0	4.4	1.6	1.3	0.1	1.9
Липа	22	19.8	60.5	5.0	3.2	2.4	6.0	2.8	0.0	0.2
Ель	6	4.0	20.2	3.6	8.9	2.2	49.3	7.9	3.6	0.4
Осина	5	9.6	15.3	65.1	0.1	2.0	2.8	3.7	0.0	1.3
Ольха	5	1.5	0.1	0.0	2.4	5.8	3.2	0.0	0.0	86.9
Береза	3	3.8	1.7	15.8	59.6	2.8	9.2	0.0	0.0	7.1
Сосна	2	0.4	4.1	0.0	8.9	0.0	26.1	4.2	56.1	0.4
Вяз	1	23.2	24.8	0.0	0.0	52.0	0.0	0.0	0.0	0.0

Несколько реже встречаются сукцессионно менее зрелые древостои с преобладанием липы сердцевидной, приуроченные к кратковременно затопляемым участкам центральной части поймы. Древостои с преобладанием ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Н. Karst. приурочены к гривам, расположенным в центральной части поймы, где также развиваются производные от них осинники, представленные осинкой обыкновенной *Populus tremula* L., и березняки (береза повислая *Betula pendula* L.).

Древостои с преобладанием ольхи черной произрастают в депрессиях рельефа и являются сукцессионно зрелыми. Сероольшанники встречаются в пойменных лесах крайне редко и замещаются постепенно ельниками. Довольно редки в них и сосняки, которые возникают, вероятнее всего, после пожаров на месте лугов или заброшенных сельскохозяйственных угодий, приуроченных к гривам прирусловой и центральной части поймы. В ходе сукцессий они постепенно замещаются ельниками и липняками. Очень редко встречаются в пойме древостои с преобладанием вяза гладкого, появляющиеся на месте «вымокших» дубняков и постепенно замещающиеся ими же или липняками.

Большинство древостоев, произрастающих в условиях поймы, имеют сложную вертикальную структуру и разделены, как правило, на три фитоценологических яруса, породный состав каждого из которых, определяемый почвенно-экологическими факторами и особенностями процесса лесообразования, сугубо специфичен. Так, к примеру, в пойме р. Малая Кокшага в первом ярусе в древостоях преобладает дуб черешчатый, на долю которого приходится 53 % площади сечения всех стволов и только 14 % их числа, во втором по числу стволов преобладает вяз гладкий, а по площади их сечения – пихта белая *Abies alba* Mill. (табл. 3). Замыкают в нем

Таблица 3. Видовая структура фитоценологических ярусов в древостоях с доминированием дуба черешчатого

Порода	Число стволов, шт./га	Площадь сечения, м ² /га	Доля участия, %	
			по числу стволов	по площади сечения
<i>Первый фитоценологический ярус</i>				
Дуб	81	15.40	42.6	52.2
Липа	41	6.20	21.6	21.0
Вяз	35	4.10	18.4	13.9
Ольха серая	13	1.40	6.8	4.7
Пихта	11	1.30	5.8	4.4
Осина	4	0.70	2.1	2.4
Ель	3	0.40	1.6	1.4
Береза	2	0.01	1.1	0.0
<i>В целом</i>	<i>190</i>	<i>29.51</i>	<i>100</i>	<i>100</i>
<i>Второй фитоценологический ярус</i>				
Вяз	146	3.70	22.5	16.5
Пихта	135	5.00	20.8	22.3
Осина	102	4.50	15.7	20.0
Ольха серая	91	2.70	14.0	12.0
Липа	67	2.50	10.3	11.1
Дуб	65	3.10	10.0	13.8
Черемуха	40	0.90	6.1	4.0
Рябина	4	0.07	0.6	0.3
<i>В целом</i>	<i>650</i>	<i>22.47</i>	<i>100</i>	<i>100</i>
<i>Третий фитоценологический ярус</i>				
Вяз	183	0.60	33.2	16.2
Черемуха	100	0.40	18.1	10.8
Липа	93	0.60	16.9	16.2
Пихта	87	1.40	15.8	37.8
Рябина	44	0.12	7.9	3.2
Ольха серая	18	0.08	3.3	2.2
Дуб	17	0.30	3.1	8.2
Осина	9	0.20	1.6	5.4
<i>В целом</i>	<i>551</i>	<i>3.70</i>	<i>100</i>	<i>100</i>

Таблица 4. Характеристика рядов распределения диаметра стволов деревьев разных пород

Порода	Значения статистических параметров *						
	N	M_x	max	S_x	CV	A	E
Сосна	165	73.1	137	27.4	37.5	-0.052	-0.631
Дуб	965	40.3	112	20.6	51.2	0.689	-0.490
Осина	881	28.7	72	10.3	35.9	0.903	1.653
Береза	230	26.4	64	11.1	42.0	1.104	1.091
Ель	641	26.1	80	12.0	46.0	0.976	0.919
Липа	4333	20.6	71	8.9	43.1	1.063	1.271
Ольха черная	394	22.5	48	11.5	51.2	0.833	-0.559
Пихта	450	19.9	64	8.9	44.5	0.653	-0.411
Ольха серая	219	17.1	48	8.7	48.5	0.752	0.773
Вяз	571	15.0	60	7.1	47.0	2.985	12.918
Клен	14	9.4	16	2.4	26.0	1.926	2.478

Примечание. * N – количество измеренных деревьев (объем выборки), экз.; M_x – средний арифметический диаметр деревьев, см; max – максимальный диаметр деревьев, см; S_x – среднее квадратическое отклонение диаметра деревьев, см; CV – коэффициент вариации диаметра деревьев, %; A – коэффициент асимметрии статистических рядов диаметра деревьев; E – коэффициент эксцесса рядов распределения диаметра деревьев.

ранговый ряд пород дуб черешчатый, черемуха обыкновенная *Prunus padus* L. и рябина обыкновенная *Sorbus aucuparia* L. В третьем ярусе безраздельно господствует вяз гладкий, за которым следуют черемуха обыкновенная и липа сердцевидная. Реже всего встречаются в нем рябина, ольха серая, дуб черешчатый и осина обыкновенная. В древостоях, где в первом ярусе доминирует сосна обыкновенная, во втором преобладает липа сердцевидная, за которой следует пихта сибирская. В третьем ярусе основной породой является также липа сердцевидная, а реже всего встречаются ольха серая и сосна обыкновенная. В древостоях с доминированием в первом ярусе ольхи черной во втором и третьем фитоценологических ярусах преобладает вяз гладкий.

Совокупности деревьев каждой древесной породы отличаются своеобразной размерной структурой, характеризующей процессы их роста, дифференциации и отпада, позволяющей объективно оценить текущее и спрогнозировать будущее состояние древостоев, а также обосновать проведение в них лесохозяйственных мероприятий. Принято считать, что в сложных многопородных древостоях, произрастающих в богатых лесорастительных условиях, лучше всего развиваются теневыносливые породы. Анализ исходного материала показал, что наиболее крупные деревья в пойменных лесах – сосна обыкновенная и дуб черешчатый, максимальные диаметры стволов которых достигают 137 и 112 см соответственно (табл. 4).

Большой средний диаметр у деревьев осины, которым несколько уступают деревья березы и

ели. Замыкают ранговый ряд деревьев ольха серая, вяз гладкий и клен остролистный.

Для многих пород характерны большая вариабельность диаметра стволов и положительная (правосторонняя) асимметрия, особенно сильно выраженная у вяза, березы и липы, при которой наибольшее число особей концентрируется в низших ступенях толщины, что является свидетельством либо угнетенности их популяций, либо преобладания молодого поколения. Кроме одновершинного распределения, присущего в основном осине, встречаются двух- и многовершинные, что указывает на наличие нескольких поколений древесной породы, особенно выраженных у дуба, вяза и ольхи черной.

Исследования показали, что в процессе роста у деревьев наблюдается определенное соотношение между высотой и диаметром ствола, описываемое уравнением $H = K \times [1 - \exp(-a \times 10^{-3} \times D)] + 1.3$. Параметры этого уравнения зависят от стратегии роста древесной породы и требовательности ее к свету. Наиболее высокое значение параметра K , характеризующего верхний предел, которого может достичь дерево в процессе роста, имеет ель, ей лишь незначительно уступает пихта (табл. 5).

Несколько ниже он у сосны, березы, осины и липы. Замыкают ранговый ряд по величине этого параметра ольха черная и вяз гладкий.

Параметр a уравнения отображает скорость изменения высоты дерева в градиенте величины его диаметра. Наиболее высокие его значения отмечаются у вяза, за которым в порядке убывания следуют осина и береза. Самые низкие

Таблица 5. Зависимость высоты деревьев у разных пород от их диаметра в пойменных лесах

Порода	Значения параметров уравнения $H = K \times [1 - \exp(-a \times 10^{-3} \times D)] + 1.3$			
	N	K	a	R^2
Ель	372	36.1	29.84	0.783
Пихта	65	35.1	35.11	0.726
Сосна	23	31.0	43.85	0.660
Береза	193	30.3	54.39	0.779
Осина	64	29.8	59.18	0.767
Липа	1322	29.6	37.00	0.754
Дуб	364	28.8	36.03	0.862
Ольха черная	279	22.2	48.95	0.795
Вяз	378	17.1	73.18	0.400

значения параметра имеет ель. Исследования показали, что высота деревьев каждой из пород, произрастающих в пойменных насаждениях, очень сильно варьирует даже в пределах одного и того же диаметра ствола, что обусловлено

различиями стратегии роста особей, а также неоднородностью условий среды их обитания. В любом сообществе можно встретить деревья, относящиеся ко всем существующим разрядам высот, которые отражают, по сути, разные стратегии их роста. Все точки фактических данных представляют собой в декартовой системе координат облако рассеивания, ограниченное снизу и сверху линиями минимальных и максимальных значений, каждая из которых может быть описана определенным уравнением регрессии (рис. 4).

Так, к примеру, для дуба эти линии описывают следующие уравнения:

$$H_{\min} = 29.3 \times [1 - \exp(-17.39 \times 10^{-3} \times D_i)] + 1.3; \quad (1)$$

$$H_{\max} = 33.5 \times [1 - \exp(-56.45 \times 10^{-3} \times D_i)] + 1.3, \quad (2)$$

где H – высота дерева, м; D – диаметр ствола дерева на высоте 1.3 м, см.

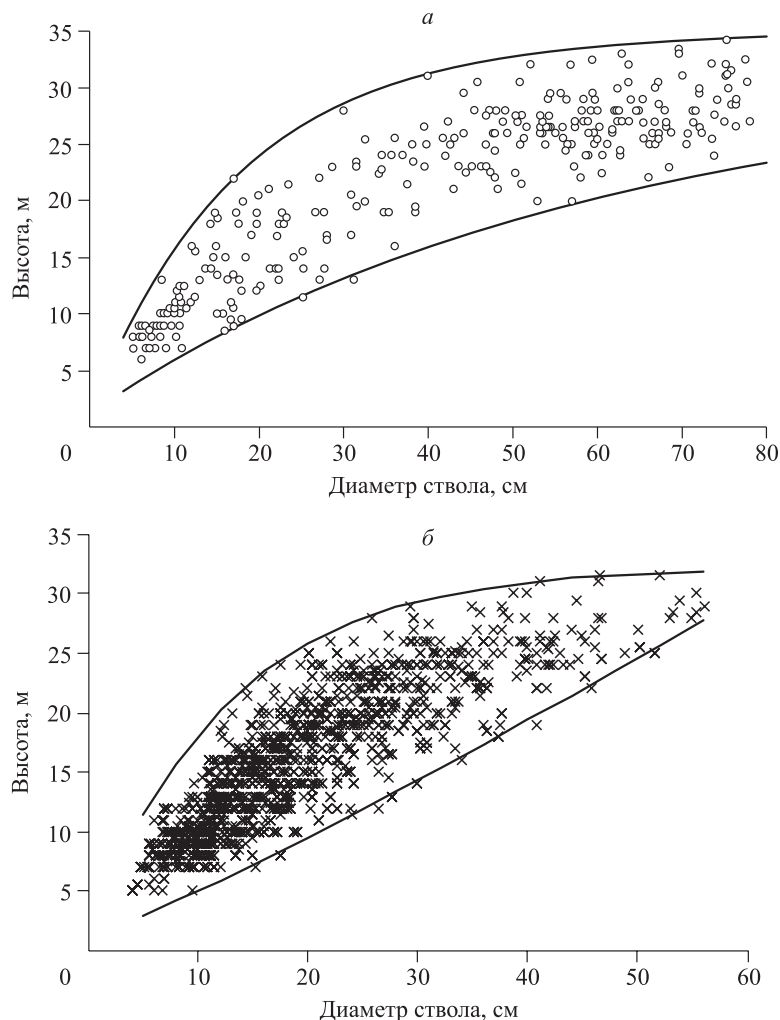


Рис. 4. Соотношение между высотой и диаметром стволов деревьев дуба черешчатого (а) и липы сердцевидной (б) в пойменных лесах Республики Марий Эл.

Для деревьев липы эти линии описывают уже другие уравнения:

$$H_{\min} = 0.27 \times D^{1/14} + 1.3; \quad (3)$$

$$H_{\max} = 31.0 \times [1 - \exp(-78.66 \times 10^{-3} \times D_i)] + 1.3. \quad (4)$$

Законодательные ограничения хозяйственной деятельности в пойменных лесах, а также трудности заготовки в них древесины, обусловленные избыточным увлажнением почв и сложностью рельефа, не способствовали повышению защитных свойств насаждений, а привели, наоборот, к значительному их ухудшению, накоплению большого количества сухостоя и валежа, запас которого достигает на некоторых участках 95 м³/га (Демаков и др., 1992). Наихудшее состояние из всех пород деревьев имеет вяз гладкий, доля сухостоя у которого достигает 34 % (табл. 6).

Отмирают у него в основном крупные деревья, о чем свидетельствует величина отношения среднего диаметра живых особей к усохшим, составляющая 1.71. Причиной их отмирания является поражение голландской болезнью ильмовых и бактериальной водянойкой, приводящей к образованию морозобойных трещин ствола. Плохое состояние имеют деревья дуба черешчатого, у которого гораздо больше патологий ствола, возникающих в основном в результате сильных зимних морозов, отмечавшихся в 1979, 1956, 1941 и 1861 гг. Неблагополучно состояние деревьев осины, более 70 % которых поражены ложным трутовиком. Наилучшее санитарное состояние имеют деревья липы.

Состояние пойменных древостоев нестабильно во времени и пространстве и значительно изменяется под влиянием погодных анома-

лий в зависимости от положения в рельефе. Так, к примеру, после морозов зимы 1978–1979 гг., когда температура в конце декабря–начале января опускалась до –47 °С, началось массовое отмирание деревьев дуба (Демаков и др., 1992), а после засухи 2010 г. – деревьев осины и ели. Климатические изменения приводят к кардинальному изменению породного состава и облика пойменных лесов, во многом определяя последующий ход сукцессий, происходящих после каждой из этих бифуркаций по-разному. Они влияют и на рост деревьев, который происходит в каждом экотопе сугубо специфично.

Значительное ослабление пойменных древостоев и накопление в них большого количества сухостоя в результате воздействия комплекса неблагоприятных факторов и отсутствия разумной хозяйственной деятельности требуют незамедлительного проведения санитарных и добровольно выборочных рубок с удалением всех перестойных и фаутовых деревьев. Эти рубки позволят улучшить не только санитарное состояние лесов, но и их водоохранно-защитные свойства. Они будут способствовать повышению прироста деревьев и ускорению протекания сукцессий.

Деревья дуба в пойменных лесах четко разделяются на ряд поколений, между которыми обычно существует большой временной разрыв, в течение которого появления нового поколения не происходит (Денисов, 1948, 1954; Исаев, 2008) (рис. 5).

Каждое последующее поколение появляется быстро только после изреживания или полного разрушения предыдущего. Объективное представление о перспективах развития древостоев и способностях самовоспроизводства ценопопуляций древесных растений дает анализ их рас-

Таблица 6. Показатели состояния деревьев разных пород в пойменных лесах

Порода	Объем выборки	Доля сухостоя, %	* K_{cp}	$\frac{D_{сухих}}{D_{живых}}$	Доля деревьев с наличием патологий ствола, %	
					болезней, гнилей	трещин, сухобочин
Вяз	102	34.3	3.03	1.71	10.6	9.9
Дуб	561	29.9	3.29	0.84	17.9	38.9
Осина	329	15.8	2.86	0.81	73.0	1.5
Пихта	255	14.2	2.13	0.97	25.0	0.0
Ель	131	7.1	1.54	1.17	0.0	2.3
Береза	149	5.4	1.85	0.85	0.7	4.0
Липа	1279	3.4	1.29	1.10	0.6	0.2

Примечание. * K_{cp} – средняя категория санитарного состояния.



Рис. 5. Структура дубняков в поймах рек Илеть (Денисов, 1948) и Большая Кокшага (Исеев, 2008) по времени появления в них деревьев.

пределения не только по абсолютному возрасту, но и по онтогенетическому состоянию, соответствующему определенному этапу индивидуального развития особей от их появления до полного отмирания. Онтогенетический спектр может быть надежным индикатором состояния ценопопуляций древесных растений (Смирнова и др., 1990). Исследования показали, что большинство древесных пород имеют полноценный онтогенетический спектр (табл. 7).

Особенно выделяются в этом плане липа, ольха черная и серая, размножающиеся как генеративно, так и вегетативно, а также вяз, который в этих условиях ежегодно обильно плодоносит. Резкое снижение доли виргинильных особей по сравнению с иматурными в ценопопуляциях дуба, ольхи серой, пихты и вяза свидетельствует об их хорошей возобновительной

способности, но отсутствию условий для развития подроста под пологом насаждений. У осины молодые особи имеют в основном вегетативное происхождение. Обильное появление у нее корневых отпрысков отмечалось в 2007–2008 гг. и приурочено в основном к окнам в пологе древостоя, лесным полянкам и опушкам леса. Лишь у сосны и березы полностью отсутствуют иматурные, виргинильные и частично средневозрастные особи. Данный факт указывает на временность пребывания этих пород в пойменных лесах и их полное исчезновение, если не будет проведено соответствующих лесоводственных мероприятий или не произойдет повреждения древостоя стихийными природными явлениями.

Об успешности развития древесных растений можно судить также по количеству их под-

Таблица 7. Онтогенетическая структура ценопопуляций древесных растений в пойменных фитоценозах рек Большая и Малая Кокшага

Порода	Доля особей различного онтогенетического состояния, %					
	* <i>im</i>	<i>v</i>	<i>g1</i>	<i>g2</i>	<i>g3</i>	<i>s</i>
Липа	66.4	15.3	7.3	6.7	3.8	0.5
Дуб	47.5	6.7	8.2	14.0	17.1	6.5
Осина	40.2	1.8	2.2	15.2	29.3	11.6
Береза	0.0	0.7	5.7	22.2	70.0	1.5
Вяз	57.9	16.2	13.7	5.4	6.1	0.9
Ольха черная	31.5	17.1	12.4	15.2	19.0	4.8
Ольха серая	55.1	12.7	13.3	9.6	4.9	4.4
Вяз	57.9	16.2	13.7	5.4	6.1	0.9
Ель	12.1	7.6	7.4	9.0	43.9	20.1
Пихта	72.5	11.4	4.7	6.2	3.3	2.1
Сосна	0.0	0.7	0.0	16.3	78.9	4.2

Примечание. * *im* – иматурные особи, *v* – виргинильные, *g1* – молодые генеративные, *g2* – средневозрастные генеративные, *g3* – старые генеративные, *s* – сенильные (Диагнозы..., 1989).

Таблица 8. Обилие и видовая структура подроста в пойменных фитоценозах

Порода	Значения статистических параметров*					
	<i>W</i>	<i>M ± m</i>	min	max	Me	limit
Липа	87.5	2.38 ± 0.36	0.00	11.70	5.85	11.70
Дуб	85.0	1.33 ± 0.49	0.00	17.64	8.82	17.64
Вяз	85.0	0.80 ± 0.15	0.00	9.09	4.55	9.09
Ос+Б	45.0	0.77 ± 0.30	0.00	4.90	2.45	4.90
Е+П	35.0	0.20 ± 0.14	0.00	5.48	2.74	5.48
Ольха	22.5	0.22 ± 0.10	0.00	2.98	1.49	2.98
<i>В целом</i>	<i>100.0</i>	<i>5.70 ± 0.60</i>	<i>0.44</i>	<i>19.60</i>	<i>9.58</i>	<i>19.16</i>

Примечание. * *W* – встречаемость в выборке, %; *M ± m* – средняя численность и ее ошибка, тыс. экз./га; min, max – минимальная и максимальная численность на ПП, тыс. экз./га; Me – медиана численности подроста, тыс. экз./га; limit – разница между максимальной и минимальной численностью подроста, тыс. экз./га.

Таблица 9. Влияние продолжительности затопления древостоя на обилие и видовую структуру подроста

Зона поймы*	Численность подроста и доля участия в нем разных пород**						
	Д	Лп	Ос + Б	В	Е + П	Ол. ч.	В целом
I	0.36	2.29	0.55	0.57	1.25	0.10	5.11
	7.1	44.7	10.7	11.1	24.4	2.0	100.0
II	0.60	2.67	0.62	0.69	0.12	0.24	4.93
	12.1	54.1	12.5	14.0	2.3	4.9	100.0
III	0.67	1.88	0.13	0.61	0.04	0.48	3.82
	17.5	49.3	3.4	16.0	1.1	12.6	100.0

Примечание. * Зоны поймы выделены по средней продолжительности затопления во время весеннего половодья: I – до 7 дней, II – 9–13 дней, III – более 13 дней. ** Над чертой – численность подроста, экз./га, под чертой – доля участия породы, %.

роста в пойменных лесах. Данные учета показали, что состав и численность подроста сильно варьируют в разрезе биотопов и определяются действием большого числа факторов. На первом месте по численности подроста и по долевого участию в составе молодого поколения леса находится липа, которой значительно уступают дуб и вяз (табл. 8).

Реже всего встречается подрост хвойных пород и ольхи черной, численность которого очень мала. Наиболее представлен по численности подрост высотой до 1.5 м, доля участия которого составляет в целом 66.2 %. У таких пород, как дуб, осина, береза, весь подрост относится только к категории мелкого.

У ели, наоборот, преобладает подрост высотой более 1.5 м, что свидетельствует об успешности ее возобновительного процесса. Довольно много среднего и крупного подроста липы.

Большое влияние на состав и численность подроста оказывает материнский древостой. Так, подрост дуба больше всего под пологом древостоев с преобладанием этой породы. Довольно много его и под пологом смешанных древостоев с преобладанием березы. Меньше всего его под

пологом черноольшанников и культур лиственницы сибирской, которые вплотную примыкают к дубняку. Количество подроста липы больше всего под пологом осинников, березы и осины – липняков, вяза – культур лиственницы и тополя бальзамического. Подрост ели, пихты и ольхи черной более обилён под пологом материнских древостоев этих же пород деревьев.

Определенное влияние на формирование молодого поколения леса оказывает продолжительность затопления пойменных экотопов во время весеннего половодья. Общая численность подроста наиболее велика в зоне кратковременного затопления и постепенно снижается по мере возрастания его продолжительности (табл. 9).

Для подрост дуба, липы, вяза, осины и березы наиболее благоприятны экотопы с продолжительностью затопления 10–15 дней, для ольхи черной – более двух недель. Подроста хвойных пород больше всего на участках с небольшой продолжительностью подтопления.

Результаты многолетних мониторинговых наблюдений, проведенных на ПП, заложенных в 1995 г. в пойменных лесах заповедника «Большая Кокшага» (Исаев, Демаков, 2017), показали,

Таблица 10. Характеристика деревьев, отмерших и учтенных по своим размерам в составе древостоя на ПП

Параметр	Значения параметров у разных пород деревьев				
	Липа	Дуб	Ель	Осина	Вяз
<i>Отмершие деревья</i>					
Число деревьев, экз./га	92	15	74	2	3
Величина отпада, %	17.9	50.1	41.8	10.0	9.8
Средний диаметр, см	14.7	45.8	33.5	58.6	13.8
Средняя высота, м	12.6	24.6	24.1	30.2	12.6
Площадь сечения, м ² /га	0.30	8.25	3.68	2.70	0.15
Запас, м ³ /га	2.0	100.2	41.9	36.3	1.1
<i>Деревья, включенные в состав древостоя из подроста</i>					
Число деревьев, экз./га	90	6	0	0	52
Средний диаметр, см	6.9	6.1	–	–	7.5
Средняя высота, м	7.4	7.0	–	–	8.1
Площадь сечения, м ² /га	0.34	0.02	0.0	0.0	0.23
Запас, м ³ /га	1.6	0.1	0.0	0.0	1.4

что за прошедшие 20 лет из состава древостоев выпало под действием целого комплекса факторов большое число деревьев липы, однако доля их в отпаде по запасу из-за малой величины диаметра составляла всего 1.1 % (табл. 10).

Лидирующее положение по отпаду (55.2 %) занимали деревья дуба. Довольно много отпало деревьев ели как по числу стволов, так и по запасу. Пятая часть запаса отпада пришлась на деревья осины, но число их было небольшим. Меньше всего отпало в пойменных лесах деревьев вяза гладкого.

За учетный период произошло также пополнение древостоя новым поколением деревьев, лидером среди которого является липа сердцевидная. Довольно много в составе древостоя появилось молодых деревьев вяза. Новое поколение дуба отмечено только на одной из трех ПП. Нового поколения осины и ели нет. Эти породы присутствуют только в составе подроста.

Анализ исходного материала показал, что в результате отпада деревьев и появления нового поколения структура древостоя и таксационные параметры разных элементов леса существенно изменялись по срокам учета (табл. 11).

Долевое участие в древостое липы, как следует из приведенных данных, увеличилось с 46.5 до 61.0 %, а дуба, наоборот, снизилось с 30.4 до 18.7 % по запасу стволовой древесины (рис. 6). Доля участия ели с 1995 по 2010 г. возрастала с 19.9 до 22.6 %, а затем резко снизилась до 15.4 %, что связано с сильной засухой 2010 г. Позиции в древостое осины и вяза были по-прежнему очень слабые, хотя немного возросли. Общий запас древостоя до 2010 г. увеличивался,

достигнув локального максимума за период проведения наблюдений, составляющего 247 м³/га, а затем резко снизился до 233 м³/га. Сходным образом изменялся запас стволовой древесины у ели. У дуба эта величина неуклонно снижалась, а у липы и вяза повышалась, что с высокой точностью описывают следующие уравнения регрессии:

у дуба:

$$M = 25.1 \times \exp[-83.61 \times 10^{-3} \times (t - 1995)] + 39.2;$$

$$R^2 = 0.989; \quad (5)$$

у липы:

$$M = 2.83 \times (t - 1995)^{0.916} + 98.3;$$

$$R^2 = 0.997; \quad (6)$$

у вяза:

$$M = 0.08 \times (t - 1995)^{0.875} + 1.8;$$

$$R^2 = 0.996, \quad (7)$$

где M – запас стволовой древесины, м³/га; t – календарный год.

Средний диаметр и высота деревьев ели до 2010 г. возрастали, а затем в результате отпада крупных особей несколько снизились. У деревьев остальных пород они неуклонно возрастали. Наивысшее положение в пологе древостоя, как следует из представленных данных, занимают деревья дуба, осины и ели. Деревья липы находятся в основном во втором ярусе, а вяза – в третьем.

Успешность развития деревьев наилучшим образом отражает величина их текущего годового прироста, которая, как показали исследо-

Таблица 11. Динамика параметров состояния по годам в древостое на ПП в заповеднике «Большая Кокшага»

Параметр	1995	2000	2005	2010	2015
<i>Липа</i>					
Число деревьев, экз./га*	514	490	464	444	422
Средний диаметр, см	18.2	19.3	20.7	21.8	22.8
Средняя высота, м	14.5	15.0	15.7	16.2	16.6
Запас, м ³ /га	98.6	109.6	122.9	133.1	142.3
<i>Дуб</i>					
Число деревьев, экз./га*	32.2	23.8	21.7	18.7	16.7
Средний диаметр, см	45.9	48.7	49.3	50.2	51.6
Средняя высота, м	24.6	25.1	25.2	25.4	25.6
Запас, м ³ /га	64.6	54.7	51.4	46.2	43.6
<i>Ель</i>					
Число деревьев, экз./га*	106	100	91	85	57
Средний диаметр, см	23.2	24.7	26.4	28.3	27.8
Средняя высота, м	19.3	20.1	21.0	21.9	21.7
Запас, м ³ /га	42.2	46.5	50.2	55.8	36.0
<i>Осина</i>					
Число деревьев, экз./га*	5.3	5.3	5.3	5.3	4.8
Средний диаметр, см	31.8	35.3	38.1	40.9	41.8
Средняя высота, м	26.6	27.4	28.0	28.4	28.6
Запас, м ³ /га	5.1	6.4	7.7	8.9	8.4
<i>Вяз</i>					
Число деревьев, экз./га*	31.5	31.5	31.5	30.5	28.5
Средний диаметр, см	10.1	11.0	11.5	12.3	13.2
Средняя высота, м	10.2	10.8	11.0	11.4	11.9
Запас, м ³ /га	1.8	2.1	2.3	2.7	2.9
<i>Древостой в целом</i>					
Число деревьев, экз./га*	657	627	591	565	512
Запас, м ³ /га	212.2	219.3	234.5	246.6	233.3

Примечание. * Число деревьев приведено без учета нового поколения.

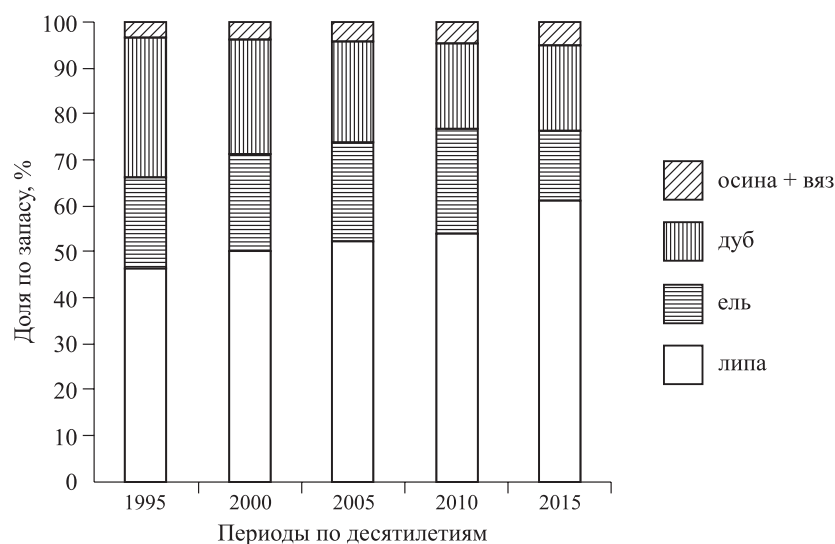


Рис. 6. Динамика породного состава древостоев на ПП в пойменных лесах заповедника.

Таблица 12. Показатели* абсолютной величины прироста деревьев на ПП

Порода	N	M_x	min	max	S_x	m_x	V
<i>По диаметру ствола, см</i>							
Осина	9	13.1	7.26	18.78	3.95	1.32	30.0
Дуб	16	5.69	3.02	8.75	1.81	0.45	31.7
Ель	58	5.87	0.89	15.28	2.83	0.37	48.3
Липа	340	4.35	0.13	13.85	2.40	0.13	55.1
Вяз	26	3.51	0.76	9.45	1.96	0.38	55.9
<i>По площади сечения ствола, см²</i>							
Осина	9	846.0	251.1	1664.3	494.7	164.9	58.5
Дуб	16	463.7	139.2	885.2	201.8	50.5	43.5
Ель	58	302.7	28.4	1008.4	220.6	29.0	72.9
Липа	340	174.3	3.0	749.5	146.9	8.0	84.3
Вяз	26	76.6	9.0	279.6	67.6	13.3	88.3

Примечание. * Обозначения показателей приведены в табл. 8.

Таблица 13. Изменчивость величины прироста деревьев различных пород в высоту

Порода	N	M_x	max	min	S_x	m_x	$V, \%$
<i>Абсолютная величина прироста, м</i>							
Осина	9	5.84	4.3	7.0	0.92	0.31	15.8
Вяз	6	5.80	4.5	7.0	1.16	0.48	20.1
Липа	67	3.82	0.5	9.1	1.93	0.24	50.7
Ель	23	3.18	0.4	7.4	1.95	0.41	61.3
Дуб	15	1.65	0.0	4.5	1.37	0.35	83.1
<i>Относительная величина прироста, %</i>							
Осина	9	24.4	18.8	32.5	4.8	1.61	19.8
Вяз	6	58.1	39.1	100.0	21.9	8.95	37.7
Липа	67	22.8	1.8	86.7	18.7	2.28	81.9
Ель	23	19.9	1.3	92.5	20.0	4.17	100.6
Дуб	15	6.4	0.0	15.5	5.3	1.36	82.4

вания, изменялась на ПП в довольно больших пределах, составив за период с 1995 по 2015 г. у разных пород от 0.1 до 13.9 см по диаметру ствола и от 3.0 до 1008.4 см² по площади его сечения (табл. 12).

Наиболее высокая абсолютная величина прироста отмечена у деревьев осины. Несколько ниже она была у деревьев дуба и ели. Самый низкий прирост имели деревья вяза.

Расчеты показали, что величина прироста на 49.4...81.8 % определяется исходным диаметром деревьев и закономерно увеличивается по мере его возрастания. Эту закономерность отражают следующие уравнения регрессии:

$$\text{у липы: } dS = 2.26 \times D^{1.429}; R^2 = 0.664; \quad (8)$$

$$\text{у дуба: } dS = 1.40 \times D^{1.494}; R^2 = 0.494; \quad (9)$$

$$\text{у ели: } dS = 2.11 \times D^{1.487}; R^2 = 0.642; \quad (10)$$

$$\text{у осины: } dS = 1.32 \times D^{1.833}; R^2 = 0.818; \quad (11)$$

$$\text{у вяза: } dS = 1.56 \times D^{1.540}; R^2 = 0.715; \quad (12)$$

где dS – прирост за 20 лет по площади сечения ствола от ее исходной величины, см²; D – диаметр деревьев, см.

Наиболее тесная зависимость прироста от исходного диаметра деревьев отмечается, как свидетельствуют приведенные данные, у осины и вяза, а наиболее слабая – у дуба, что связано с большими индивидуальными различиями состояния жизнеспособности его деревьев вследствие преклонного возраста, а также наличия гнилей и морозобоин.

Высота деревьев наиболее значительно возросла за истекшие 20 лет у осины и вяза, вариабельность величины прироста у которых была при этом наименьшей (табл. 13).

У деревьев ели и дуба величина прироста была наименьшей, что связано с приближением их роста в высоту к своему биологическому пределу, ограниченному условиями среды. Величина текущего прироста у деревьев всех пород, как показали расчеты, обратно пропорциональна

их высоте в 1995 г., что описывают следующие уравнения регрессии:

у липы:

$$dH = 102.3 \times \exp[-12.42 \times 10^{-2} \times (H - 6)];$$

$$R^2 = 0.770; \quad (13)$$

у ели:

$$dH = 106.5 \times \exp[-13.74 \times 10^{-2} \times (H - 6)];$$

$$R^2 = 0.811; \quad (14)$$

у дуба:

$$dH = 31.2 \times \exp[-27.46 \times 10^{-2} \times (H - 20)];$$

$$R^2 = 0.527; \quad (15)$$

у осины:

$$dH = 29.1 \times \exp[-4.36 \times 10^{-2} \times (H - 20)];$$

$$R^2 = 0.307; \quad (16)$$

у вяза:

$$dH = 92.5 \times \exp[-11.06 \times 10^{-2} \times (H - 6)];$$

$$R^2 = 0.602, \quad (17)$$

где dH – относительная величина прироста за 20 лет (%), которая, как свидетельствуют приведенные данные, наиболее тесно связана с высотой деревьев в 1995 г. (H , м) у ели, наиболее слабо – у осины.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что пойменные леса Республики Марий Эл характеризуются большим разнообразием породной, возрастной и пространственной структуры древостоев. В них выделяются три фитоценологических яруса, доминируют в которых дуб черешчатый и липа сердцевидная. Самое лучшее состояние жизнеспособности имеет липа сердцевидная, а наихудшее – вяз гладкий и дуб черешчатый. Наибольших размеров в насаждениях достигают деревья сосны обыкновенной и дуба черешчатого. Выявлена тесная связь высоты деревьев всех пород с диаметром стволов.

Все древесные породы, за исключением сосны и березы повислой, имеют в пойменных лесах полночленную онтогенетическую структуру, и в них практически не встречаются древостои моложе 70–80 лет. Исключением являются лишь прирусловые песчаные косы, зарастающие вначале ивняками, в состав которых постепенно внедряются черемуха и вяз. Большинство древостоев разновозрастны.

Пойменные леса хорошо обеспечены подростом, в составе которого доминирует в большинстве случаев липа сердцевидная, хорошо приспособленная к обитанию под пологом древостоев. На кратковременно затопляемых участках под пологом древостоя появляется и в дальнейшем успешно развивается самосев ели и пихты. Молодое поколение дуба, березы и осины успешно развивается только в разрывах полога или после полного отмирания древостоя. Фитоценологические процессы в пойменных лесах в настоящее время идут с укреплением позиций липы сердцевидной.

Наблюдения за состоянием древостоев, проводимые на ПП, представляют весьма высокую научную ценность, позволяя надежно оценить направленность сукцессионных процессов, а также динамику состояния отдельных деревьев. Особенно целесообразно их проведение на особо охраняемых природных территориях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агроклиматические ресурсы Марийской АССР. Справочник / Гл. упр. гидрометеорол. службы при Совете Министров СССР. Верх.-Волж. упр. гидрометеорол. службы. Горьк. гидрометеорол. обсерв. Л.: Гидрометеозиздат, 1972. 107 с.
- Браславская Т. Ю. Изучение демографической и пространственной структуры популяций древесных видов в пойме реки Большая Кокшага // Науч. тр. гос. природ. заповед. «Большая Кокшага». Вып. 3. Йошкар-Ола: Мари. гос. ун-т, 2008. С. 38–67.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: в 2-х кн. / Отв. ред. О. В. Смирнова. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с.; кн. 2. 575 с.
- Демаков Ю. П. Структура и закономерности развития лесов Республики Марий Эл. Йошкар-Ола: Поволж. гос. технол. ун-т, 2018. 432 с.
- Демаков Ю. П., Агафонов А. Ф., Кудрявцев Е. К., Иванов А. В. Состояние пойменных насаждений Марий Эл и биологическая устойчивость слагающих их пород // Рубки и восстановление леса в Среднем Поволжье: сб. науч. тр. М.: ВНИИЛМ, 1992. С. 58–72.
- Денисов А. К. К генезису пойменных дубняков южной тайги // Докл. АН СССР. 1948. Т. 61. № 2. С. 379–381.
- Денисов А. К. Пойменные дубравы лесной зоны. М; Л.: Гослесбумиздат, 1954. 84 с.
- Денисов А. К. Типология пойменных лесов южной европейской тайги: учеб. пособ. Горький, 1979. 47 с.
- Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. метод. разработ. для студ. биол. спец. / А. А. Чистякова, Л. Б. Заугольнова, И. В. Полтинкина, И. С. Кутьина, Н. Н. Лещинский; под ред. О. В. Смирновой. Ч. 1. М.: Изд-во «Прометей» МГПИ им. В. И. Ленина, 1989. 102 с.

- Золотухин А. И., Овчаренко А. А. Пойменные леса Прихоперья: состояние, эколого-ценотическая структура, биоразнообразие. Балашов: Изд-во «Николаев», 2007. 152 с.
- Исаев А. В. Формирование почвенного и растительного покрова в поймах речных долин Марийского Полесья (на примере территории заповедника «Большая Кокшага»). Йошкар-Ола: Мари. гос. технол. ун-т, 2008. 240 с.
- Исаев А. В., Демаков Ю. П. Развитие фитоценозов в пойме среднего течения реки Большая Кокшага // Науч. тр. гос. природ. заповед. «Большая Кокшага». Вып. 8. Йошкар-Ола: Поволж. гос. технол. ун-т, 2017. С. 311–339.
- Курнаев С. Ф. Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука, 1973. 201 с.
- Максимов А. А. Структура и динамика биоценозов речных долин. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1974. 260 с.
- Мильков Ф. Н. Природные зоны СССР. М.: Мысль, 1964. 325 с.
- Миркин Б. М. Закономерности развития растительности речных пойм. М.: Наука, 1974. 174 с.
- Невидомов А. М. Состояние пойменных дубрав Волжского бассейна // Лесоведение. 1996. № 5. С. 4–15.
- Программа и методика биогеоценологических исследований / Отв. ред. Н. В. Дылис. М.: Наука, 1974. С. 281–318.
- Смирнова О. В., Чистякова А. А., Попадюк Р. В. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий. Пушино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1990. 92 с.
- Физико-географическое районирование СССР: характеристика региональных единиц / Под ред. Н. А. Гвоздецкого. М.: МГУ, 1968. 576 с.
- Шаталов В. Г., Трещевский И. В., Якимов И. В. Пойменные леса. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 160 с.
- Boggs K. Classification of community types, successional sequences, and landscapes of the Copper River Delta, Alaska // Gen. Tech. Rep. USDA. For. Serv. Pacific Northwest Res. St. PNW-469. Portland, Oregon, 2000. 244 p.
- Klausnitzer U., Schmidt P. A. Vegetationskundliche Charakterisierung von Waldbeständen auf Hartholzauenstandorten // Ergebnisse ökologischer Forschung zur nachhaltigen Bewirtschaftung von Auenwäldern an der Mittleren Elbe. 2002. S. 123–154.
- Reichhoff L. Die Bedeutung der Auenwälder Mitteldeutschlands und ihre Sicherung // Berichte des Landesamtes für Umweltschutz Sachsen-Anhalt. 1992. S. 57–59.
- Schaffrath J. Zur Erhaltung und Wiederentwicklung von Auwäldern im brandenburgischen Obertal // Naturschutz und Landschaftspflege in Brandenburg. 1996. S. 22–28.
- Scholz M., Schmidt P. A. und andere Lebensräume der Elbe und ihrer Auen // Konzepte für die nachhaltige Entwicklung einer Flusslandschaft. 2005. S. 194–233.

STRUCTURE AND REGULARITIES OF TREE STAND DEVELOPMENT IN FLOOD-PLAIN FORESTS OF MARI EL REPUBLIC

Yu. P. Demakov^{1,2}, A. V. Isaev^{1,3}

¹ State Nature Reserve «Bolshaya Kokshaga»

Voinov-Internatsionalistov str., 26, Yoshkar-Ola, Mari El Republic, 424038 Russian Federation

² Volga State University of Technology

Ploschad' Lenina, 3, Yoshkar-Ola, Mari El Republic, 424000 Russian Federation

³ Mari State University

Ploschad' Lenina, 1, Yoshkar-Ola, Mari El Republic, 424000 Russian Federation

E-mail: DemakovYP@volgatech.net, avsacha@yandex.ru

Results of long-term studies conducted in flood-plain forests of Mari El Republic are presented. These forests are of vast diversity of species, age, and spatial structure of stands. It is found that there are three phytocenotical layers in the flood-plain forests, English oak *Quercus robur* L. and tillet *Tilia cordata* L. are dominants in the layers. All the tree species, with the exception of Scots pine *Pinus sylvestris* L. and the European white birch *Betula pendula* L., have an ontogenetic structure. The best vitality is typical for tillet, the worst – for the European white elm *Ulmus laevis* L. and English oak. The trees of Scots pine and English oak are the highest ones in the stands. High correlation between the height of trees (all species) and their diameter is revealed. It is demonstrated that there is a quantity of undergrowth in flood-plain forests, where tillet typically dominates as it is well adapted to growing under the canopy. In some temporary inundated areas, self-seeding spruce *Picea abies* (L.) H. Karst. and fir *Abies sibirica* Ledeb. trees spring up and successfully grow under the stand canopy. Young oaks, birches, and aspens *Populus tremula* L. grow well in the canopy openings only or after a complete death of the stand. Currently phytocenotic processes in the flood-plain forests are going with dominating positions of tillet.

Keywords: *Quercus robur* L., *Tilia cordata* L., *Pinus sylvestris* L., *Betula pendula* L., *Ulmus laevis* L., *Picea abies* (L.) H. Karst., *Abies sibirica* Ledeb., *Populus tremula* L., tree stands, forest inventory structure, dynamics, forecast.

How to cite: Demakov Yu. P., Isaev A. V. Structure and regularities of tree stand development in flood-plain forests of Mari El Republic // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2019. N. 6. P. 111–125 (in Russian with English abstract).