

УДК 574.42(470.41)+630.181(470.41)

УСТОЙЧИВОСТЬ ДРЕВОСТОЕВ *FRAXINUS EXCELSIOR* (OLEACEAE) И *QUERCUS ROBUR* (FAGACEAE) В ФРАГМЕНТИРОВАННЫХ ЛЕСАХ ПРЕДВОЛЖЬЯ РЕСПУБЛИКИ ТАТАРСТАН

© 2025 г. Г. А. Шайхутдинова*, Т. В. Никоненкова, Е. Е. Константинова, Т. В. Рогова

Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, Россия

* e-mail: gshaykhu@gmail.com

Поступила в редакцию: 08.12.2024

После доработки: 26.01.2025

Принята к публикации: 05.02.2025

Обсуждается устойчивость древостоев *Quercus robur* L. и *Fraxinus excelsior* L. в северо-восточной краевой части ареала на примере островного массива среднерусско-приволжских липово-дубовых с ясенем лесов Предволжья Республики Татарстан. Проанализирована динамика таксационных характеристик древостоев за шесть дат проведения государственного учета лесного фонда (1926, 1947, 1958, 1980, 2011, 2020 гг.). Показано, что в течение столетия виды изменяли свои фитоценологические стратегии. С помощью обобщенной линейной модели определены факторы, значимо связанные с этими изменениями. Общее для всех видов, произрастающих в краевой части ареалов, снижение устойчивости к неблагоприятным проявлениям климата в малолесном регионе усугубляется эффектами лесной фрагментации. В условиях островной изоляции лесных массивов *Quercus robur* теряет способность конкурировать и проявлять стратегию устойчивого эдификатора первого яруса при нарушении среды обитания из-за эксплуатации. Это обеспечивает второстепенным видам, в том числе *Fraxinus excelsior*, возможность перехода из ассектаторов в эдификаторы древостоя. *Fraxinus excelsior* проявляет избирательность к условиям рельефа и положению относительно границ лесного массива, что позволяет ему компенсировать лимитирующее влияние неблагоприятных проявлений климата. Но такую возможность могут предоставить только относительно крупные массивы леса, занимающие плоские водораздельные пространства, которых в условиях сильно освоенного, давно ставшего малолесным Предволжья практически нет.

Ключевые слова: *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur*, многолетняя динамика, характеристики древостоев, фитоценологические стратегии, периферия ареала, лесная фрагментация, Предволжье

DOI: 10.31857/S0033994625020064, EDN: FYZXWH

Предволжье – орографически обусловленный естественноисторический природный регион, расположенный на северо-востоке Приволжской возвышенности в пределах бывшей Казанской губернии [1, 2], в настоящее время большей частью входит в границы Республики Татарстан (РТ). Лесные ресурсы региона представлены широколиственными и производными от них лесами, которые в соответствии с системой ботанико-географического районирования [3] относят к группе формаций липово-дубовых и дубовых лесов (*Quercus robur* L.), представленных в двух географических вариантах – северные и южные среднерусско-приволжские леса. Для обоих вариантов характерно участие в древостое ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.).

Дуб черешчатый (*Q. robur*) и ясень обыкновенный (*F. excelsior*) – важные в хозяйственном отношении виды, их твердая и прочная древесина в настоящее время востребована в мебельной промышленности и строительстве [4]. В прошлом древесина этих видов использовалась значительно шире, одним из основных потребителей было кораблестроение [5]. Ареалы видов относятся к европейскому типу и совпадают в большинстве регионов, за исключением их северо-восточных частей: дуб черешчатый (*Q. robur*) достигает Урала [6, 7], а ясень обыкновенный (*F. excelsior*) распространяется только до Волги, не пересекая ее [8, 9], в Предволжье проходит северо-восточная граница ареала.

В естественных сообществах региона ясень обыкновенный (*F. excelsior*) в настоящее время

встречается единично и редко, поэтому с 2006 г. включен в Приложение к Красной книге Республики Татарстан [10, 11] как уязвимый вид, нуждающийся в постоянном контроле и наблюдении. Согласно распространенному мнению, оба изучаемых вида сильно пострадали от климатических аномалий второй половины XX века в Поволжье, в особенности от морозной зимы 1978–1979 гг. [12, 13], а длительная эксплуатация лесных ресурсов и разнообразные эксперименты по лесоразведению сильно подорвали их генофонд [14, 15]. Проблемы деградации насаждений с участием изучаемых видов характерны для всей территории их ареалов [16–21].

Предволжье Республики Татарстан относится к сильно освоенным регионам с лесистостью менее 12%. Данные первых планомерных лесных учетов, выполненных после учреждения Татарской АССР в 1920 г., показывают, что лесистость региона уже в начале XX века была такой же низкой [22]. Основные потери лесных площадей пришлись на XIX в., когда облесенность сократилась почти в три раза [23] в связи с расчисткой земель под пашни и из-за заготовки древесины. Таким образом, более 100 лет леса в регионе являются островными. Средний размер отдельного лесного массива не превышает 500–1000 га. В регионе есть только два относительно крупных лесных участка: в Кайбицком лесничестве Республики Татарстан размером 11 000 га и в Тетюшском лесничестве Республики Татарстан – 17 000 га.

Фрагментация лесов является признанным фактором снижения биоразнообразия [24, 25], который приводит к вымиранию лесных видов при достижении порогового уровня совокупной площади их местообитаний [26, 27]. В таких условиях ключевым свойством эксплуатируемых лесных экосистем является способность поддерживать устойчивость характерных для них видов, и сохранение этого свойства должно быть встроено в системы управления [28].

Понимание механизмов устойчивости древостоев лесообразующих видов наилучшим образом обеспечивается анализом многолетних наблюдений, к которым можно отнести и данные государственной инвентаризации лесного фонда [29]. По требованиям лесного законодательства лесоустроительные работы с определением типового набора таксационных показателей планомерно выполнялись в течение всего советского периода и продолжают в настоящее время с частотой

примерно раз в 10 лет. При сохранении материалов в фондах региональных архивов можно подобрать последовательные ряды учетных данных за несколько дат лесоустройства.

Целью нашей работы стала оценка устойчивости древостоев ясеня обыкновенного (*F. excelsior*) и дуба черешчатого (*Q. robur*) в островном массиве среднерусско-приволжских липово-дубовых с ясенем лесов Предволжья в условиях интенсивной эксплуатации. Для проведения оценки использована созданная база таксационных данных за столетний период. В выполненном исследовании принята концепция устойчивости, как возникающего явления, выражающегося в способности видов восстанавливать свое присутствие и численность после нарушений под действием стрессоров, действующих в определенных пространственно-временных масштабах [30].

Оценка устойчивости проводится сравнением наблюдаемых системных переменных с их эталонным значением и связана с выявлением предикторов устойчивости, подходящих для управления. В качестве эталона состояния древостоев рассматриваются их зонально обусловленный состав и основные, характерные для зональных условий, фитоценологические стратегии лесообразующих видов [6, 8].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве модельного участка выбраны 16 кварталов Кайбицкого лесничества Республики Татарстан суммарной площадью 2000 га (рис. 1). Модельные кварталы являются частью островного лесного массива, общая площадь которого составляет 11 000 га. Выбор кварталов обусловлен совместным произрастанием в них ясеня обыкновенного (*F. excelsior*) и дуба черешчатого (*Q. robur*), как в естественных сообществах, так и в виде культур.

Лесной массив занимает возвышенное (высота над ур. м. до 220 м) пространство водораздела нескольких малых рек бассейна р. Свияги и его коренные склоны их долин различной экспозиции. Почвенный покров сформирован глинистыми темно-серыми лесными почвами с содержанием гумуса 4–6% [31]. По данным метеостанции Большие Кайбицы, суммарная солнечная радиация за год близка к 5700 МДж/м². Средняя годовая температура воздуха составляет 3.9 °С, средняя температура января составляет –10.7 °С, средняя температура июля – +19.2 °С. Количество осадков

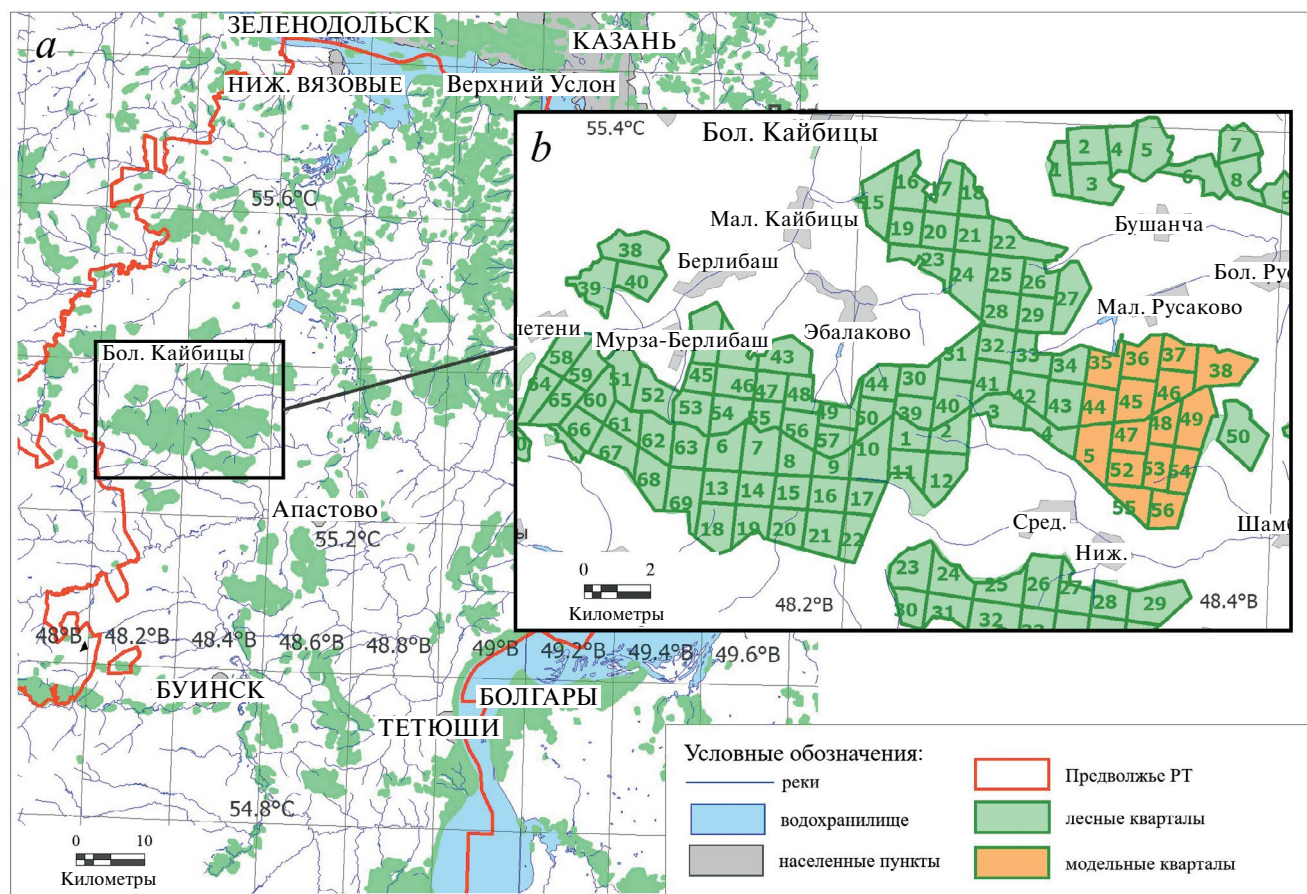


Рис. 1. Географическое положение исследуемых объектов:

a – расположение изучаемого лесного массива в границах Предволжья РТ; *b* – расположение модельных кварталов в лесном массиве Кайбицкого лесничества РТ.

Fig. 1. Geographical location of the studied objects:

a – location of the studied forest in the west of the Republic of Tatarstan; *b* – location of model compartments in the Kaibitsky forestry of Tatarstan.

в среднем 484.5 мм в год, при этом 69% годового количества осадков выпадает в теплый период, который длится с апреля по октябрь, и 31% – в холодный. Преобладают южные, юго-западные и западные ветры (повторяемость 57%), причем модельные кварталы, расположенные в восточной части лесного массива, преимущественно защищены от их влияния.

Выборочные геоботанические обследования, выполненные в 2019 и 2022 гг. по стандартной методике [32], показали преобладание в лесном массиве кленово-липово-дубовых лесов (*Acer platanoides* L., *Tilia cordata* Mill., *Quercus robur*) со средней формулой древостоя 5Д4Лп1Кл и, местами, липняков с дубом и ясенем (6Лп2Д1Кл1Я) снытевого и волосистоосоково-снытевого типа. В последних, при разреженном верхнем ярусе, ясень обыкновенный (*F. excelsior*) образует густой

второй ярус (8Я1Кл1Лп). Редкие ясенники с дубом снытевые (8Я2Д; 6Я2Д1Лп1Кл) в основном искусственного происхождения.

В ходе обследований кварталов лесного массива впервые был обнаружен новый для республики вид – лунник оживающий (*Lunaria rediviva* L.), формирующий в некоторых выделах многочисленные ценопопуляции, абсолютно доминирующие в травяном ярусе. Подобные плотные заросли, согласно исследованиям теневых дубрав Козельских засек [33], обычно формируются на участках зрелого, с распадающимся древостоем дубового леса, при прекращении уборки валежа и сбора хвороста.

В Предволжье Республики Татарстан массовое произрастание вида отмечено на участках средневозрастных, слабо захламленных липово-дубово-вязовых лесов (*Ulmus laevis* Pall.). Являясь

реликтом третичной теплолюбивой флоры, лунник оживающий предпочитает хорошо увлажненные, богатые элементами минерального питания почвы [34]. Изучаемый лесной массив – одно из самых восточных местообитаний лунника и крайний северо-восточный анклав массового произрастания ясеня обыкновенного (*F. excelsior*).

В фондах Государственного архива Республики Татарстан найдены полные комплекты материалов лесоустройства Кайбицкого лесничества в 1926, 1947, 1958, 1980 гг.; материалы лесоустройства 2011 и 2020 гг. получены в Министерстве лесного хозяйства. По учету, выполненному в 2002 г., в фондах архива удалось найти только лесоустроительный план, без сопутствующих таксационных описаний. По материалам шести основных дат проведения таксационных учетов сформирована сводная база данных, содержащая следующие показатели: площадь, формула древостоя верхнего яруса леса, средний возраст каждого древесного вида, запас древесины в каждом выделе модельных кварталов. На протяжении всего столетнего периода характер разметки, геодезическая привязка и площадь модельных кварталов не изменялись, но общее количество выделов в кварталах по датам учета возрастает, что свидетельствует об усилении фрагментации насаждений. Для обобщения и сравнительного анализа данных выполнялся расчет средневзвешенных (на площадь квартала) значений таксационных показателей.

Поквартальные выборки данных о площади лесных выделов, где произрастают исследуемые виды, и среднем возрасте деревьев, формирующих древостой, использованы для построения моделей оценки значимости факторов, оказывающих влияние на устойчивость древостоев. При этом устойчивость рассматривалась как способность сохранять суммарную площадь произрастания и увеличивать средний возраст древостоев пропорционально времени, которое прошло между датами учета. Предварительно, с учетом нормативной частоты проведения лесоустройства, значения среднего возраста древостоев были сгруппированы в классы (1–10 лет, 11–20 лет и т. д.). При отсутствии реальных таксационных данных, для некоторых дат (1936, 1969, 1990 и 2001 гг.) методом кусочно-линейной интерполяции [35] были смоделированы величины возраста древостоев и доли площади выделов, древостой на которых перешел в следующий возрастной класс.

Для оценки значимости совокупного действия факторов, определяющих успех перехода древостоев каждого квартала в последующие возрастные классы (зависимая переменная), применена квазибиномиальная регрессионная модель [36, 37]. Выбор данной модели обусловлен значениями зависимой переменной, изменяющимися в интервале от 0 до 1. В качестве предикторов, определяющих варьирование переменной (факторов, влияющих на устойчивость древостоев видов), рассматриваются время, положение в пространстве и текущее возрастное состояние.

Так, снижение доли площади древостоев, переходящих в следующий возрастной класс, зависимое от времени (маркером является дата проведения инвентаризации), может интерпретироваться как ответная реакция на неблагоприятные климатические события, наступившие между датами учета. Значимая связь с показателем возрастного состояния (классом возраста) может быть объяснена достижением нормативного возраста назначения древостоя в рубку или индивидуальной реакцией деревьев определенного вида и стадии онтогенеза на неблагоприятные климатические условия. Значимость расположения в пространстве (условным маркером является номер квартала) можно увязать со свойствами местообитаний, различных по положению в рельефе и относительно границ лесного массива, с характерным режимом освещенности и защищенности от ветра, степенью дренированности, назначением участка леса, свойствами внутренней мозаики выделов и т. п.

Статистическая обработка данных и моделирование проводились с использованием статистического программного обеспечения R (версия 4.4.0; R Core Team 2024). Для подгонки регрессионных моделей использовалась функция *glm* (generalized linear models).

При обсуждении результатов моделирования было принято во внимание, что в течение всего столетнего периода модельные кварталы выполняли и продолжают выполнять функцию лесов эксплуатационного значения. Приказом Гослесхоза СССР для Поволжского экономического округа [38] и приказом Рослесхоза для Кайбицкого района Республики Татарстан [39] возраст назначения рубок главного пользования в эксплуатационных лесах, образованных семенным дубом и ясенем, установлен на уровне 101–120 лет. Поэтому прямое лесопользование рассматривалось в качестве причины снижения возраста и площади древостоев

изучаемых видов в последовательном ряду учетов только для 11-го класса возраста и старше (101–110 лет и более).

Снижение возраста и площади древостоев в младших классах связывалось с проведением рубок ухода и санитарных рубок в поврежденных и усыхающих насаждениях. Основные причины повреждений – температурные аномалии и засухи, а также сопровождающие их вспышки численности насекомых-фитофагов и эпифитотии. Ветровальные явления и пожары не типичны для региона и исключены из рассмотрения.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Несмотря на то, что лесной покров Предволжья к началу XX века был сильно нарушен, а изучаемый лесной массив уже оформился в современных границах, состав его древостоя в первой четверти века наиболее полно соответствовал составу среднерусско-приволжских липово-дубовых с ясенем лесов [3], что показано на примере одного из модельных кварталов на рис. 2а. В это время на единице пло-

щади квартала был накоплен максимальный для всего рассматриваемого периода запас древесины (рис. 2b), сформированный зрелым древостоем (рис. 2c) преимущественно естественного происхождения.

Дуб черешчатый (*Quercus robur*) в среднем достигал возраста 150–200 лет, ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*) – 100–120 лет. Последующие даты учетов демонстрируют результаты интенсивной эксплуатации леса и усилий по его восстановлению. К началу 1960-х гг. общий запас древесины в насаждениях резко снизился (в 3,5 раза), а к началу 1980-х гг. – почти в 4.5 раза. В последующие годы запас начал расти и в настоящее время составляет около 50 % от значения, характерного для 1926 г. (рис. 2b).

Потери зрелого леса сопровождались постепенным снижением участия в древостое дуба черешчатого, причем после 1980 г. это происходило в пользу ясеня обыкновенного, участие которого заметно увеличилось, как за счет естественного возобновления, так и за счет создания культур.

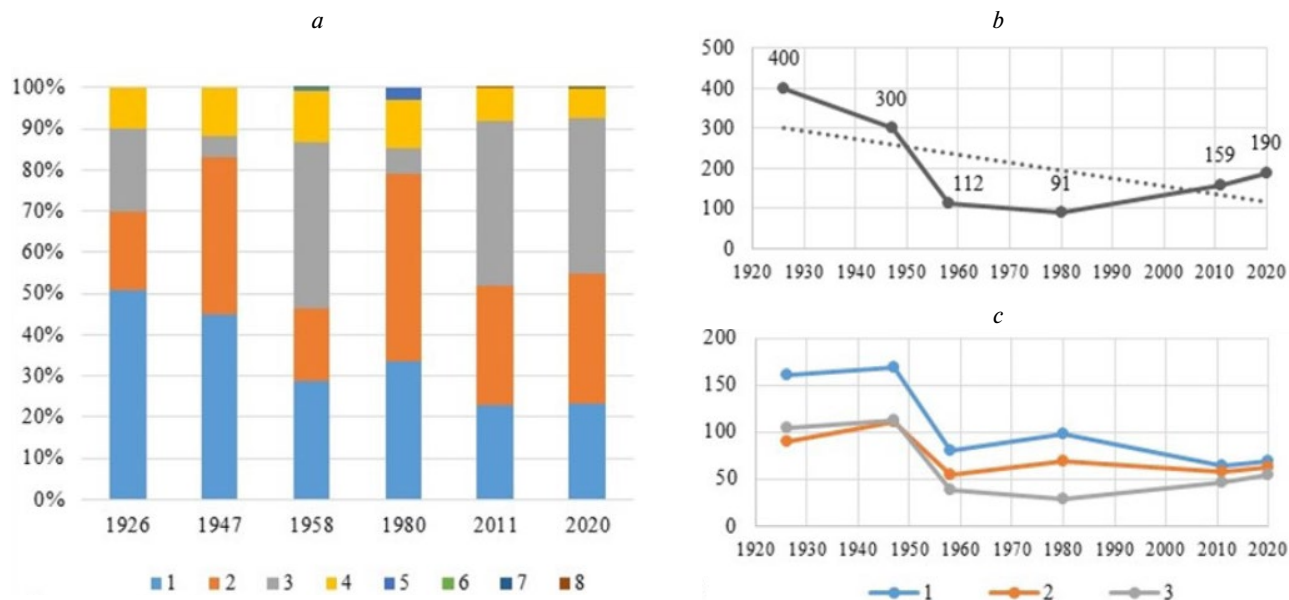


Рис. 2. Динамика таксационных показателей древостоев основных видов в пределах модельного квартала № 47 Русаковского участка Кайбицкого лесничества РТ:

а – усредненная формула состава древесного яруса; б – средний запас древесины, м³/га; в – средний возраст основных видов, лет.

По горизонтали – даты проведения учетов, годы; по вертикали – значения таксационных показателей древостоя; 1 – *Quercus robur*, 2 – *Tilia cordata*, 3 – *Fraxinus excelsior*, 4 – *Ulmus laevis*, *Acer platanoides*, 5 – *Salix* sp., 6 – *Populus tremula*, 7 – *Pinus sylvestris*, 8 – *Betula pendula*.

Fig. 2. Dynamics of the forest stand taxation indicators of the major species within the limits of the model compartment 47 of Rusakovskiy section of the Kaibitskiy forestry of Tatarstan:

а – average tree layer composition; б – average timber stock, m³/ha; в – average age of the major species, years.

X-axis – inventory dates, years; y-axis – values of forest stand taxation indicators; 1 – *Quercus robur*, 2 – *Tilia cordata*, 3 – *Fraxinus excelsior*, 4 – *Ulmus laevis*, *Acer platanoides*, 5 – *Salix* sp., 6 – *Populus tremula*, 7 – *Pinus sylvestris*, 8 – *Betula pendula*.

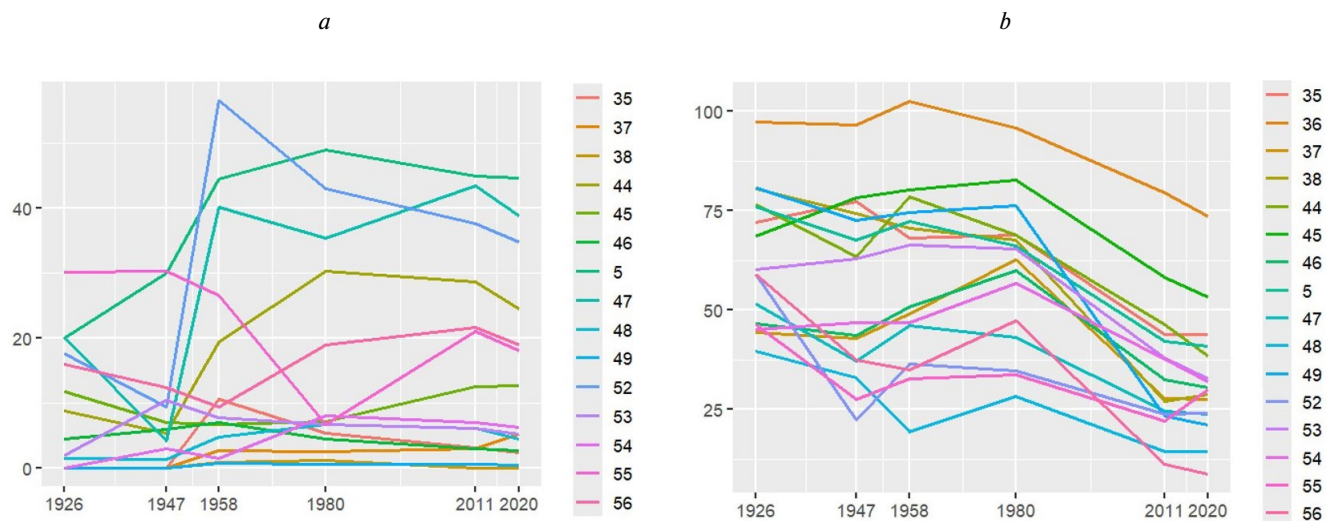


Рис. 3. Динамика суммарной площади выделов с древостоями *Fraxinus excelsior* (a) и *Quercus robur* (b) в разных модельных кварталах.

По горизонтали – даты проведения учета, годы; по вертикали – суммарная площадь лесных выделов с участием вида, га.

Fig. 3. Dynamics of the total area of forest allotments with *Fraxinus excelsior* (a) and *Quercus robur* (b) stands in different model compartments.

X-axis – inventory dates, years; y-axis – the total area of forest allotments with presence of the species, ha.

В настоящее время общий запас древесины в древостоях формируют преимущественно средневозрастные (54–68 лет) деревья основных видов, а расхождение средних значений возраста по видам минимальное за весь период (рис. 2с).

Особенности динамики таксационных характеристик древостоя квартала № 47 в целом справедливы и для большинства других модельных кварталов, особенно в отношении дуба черешчатого, который входит в состав древостоя всех модельных кварталов (рис. 3b). До 1980 г. этот вид имел широкий возрастной спектр: от молодых до спелых и перестойных 200–250-летних особей (рис. 4b). После 1980 г. общая площадь насаждений с участием дуба сильно сокращается, а в учетах остаются только древостои с 3 по 11 класс возраста (не старше 110 лет).

Fraxinus excelsior на протяжении всего периода в нескольких кварталах отсутствует, либо представлен незначительно (рис. 3a). Наиболее широкий возрастной спектр этого вида и равномерное распределение возрастных классов по площадям показывает учет 1947 г. (рис. 4a). Для 1958 г. характерно максимальное доминирование молодняков, которые обеспечивают значительный прирост площади леса с участием ясеня. В учетах 2011 г. и 2020 г. общая площадь ясеневых древостоев со-

храняется, но их возраст ограничен 2–9 классами (не старше 90 лет).

Анализ динамики площади выделов, в которых древостой успешно переходит в последующие возрастные классы, сохраняя площадь, позволяет судить об устойчивости вида в насаждении. Увеличение возраста ясеня обыкновенного становится стабильно эффективным, начиная с 1980 г. (рис. 5a). Доля площади выделов, с успешно повышающимся возрастом дубом черешчатым, в первой половине столетия выше, чем у ясеня, за исключением периода 1947–1958 гг., когда происходит спад эффективности перехода в следующий возрастной класс из-за интенсивного проведения рубок главного пользования, хотя в более поздние даты начинает проявляться слабый положительный тренд (рис. 5b).

Наибольший успех перехода из одного возрастного класса в другой показывают молодняки и средневозрастные ясеневые древостои, в особенности с 3-го по 6-й класс (21–60 лет) (рис. 6a). Начиная с 7-го класса, доля успешных переходов резко снижается. Дубовые древостои сравнительно успешны с 1-го по 9-й возрастной класс (до 90 лет), но затем эффективность переходов падает (рис. 6b). Очевидно, что это связано с достижением разрешенного возраста рубки главного пользования. Но вместе с тем возраст, когда

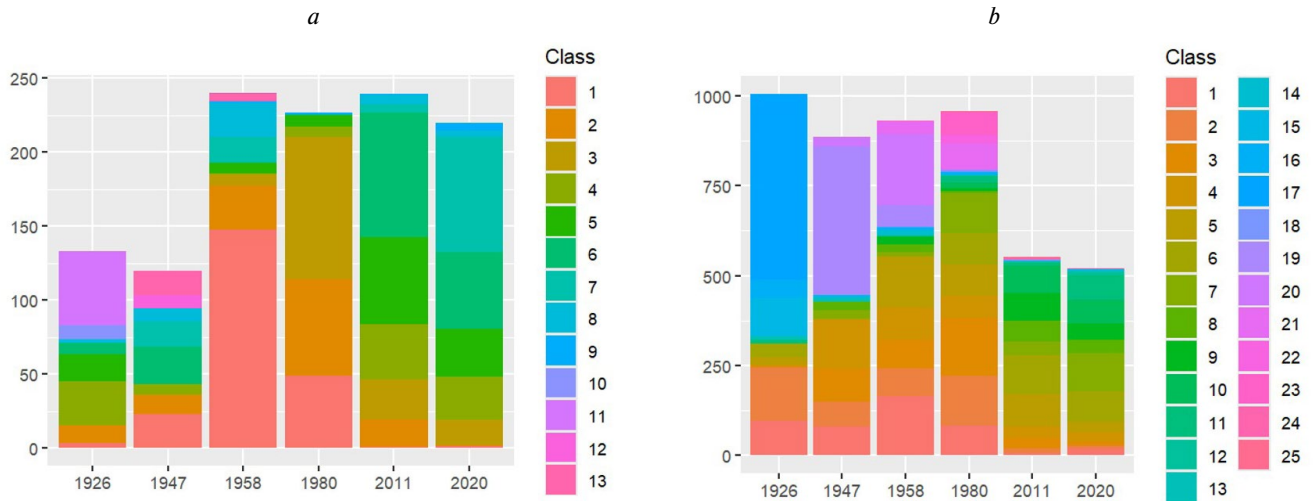


Рис. 4. Динамика суммарной площади выделов с древостоями *Fraxinus excelsior* (a) и *Quercus robur* (b) определенного возрастного класса.

По горизонтали – даты проведения учета, годы; по вертикали – распределение суммарной площади древостоев по возрастным классам, га; легенда – возрастные классы.

Fig. 4. Dynamics of the total area of forest allotments with *Fraxinus excelsior* (a) and *Quercus robur* (b) stands of specific age classes. X-axis – inventory dates, years; y-axis – distribution of the total area of forest stands by age classes, ha; legend – age classes.

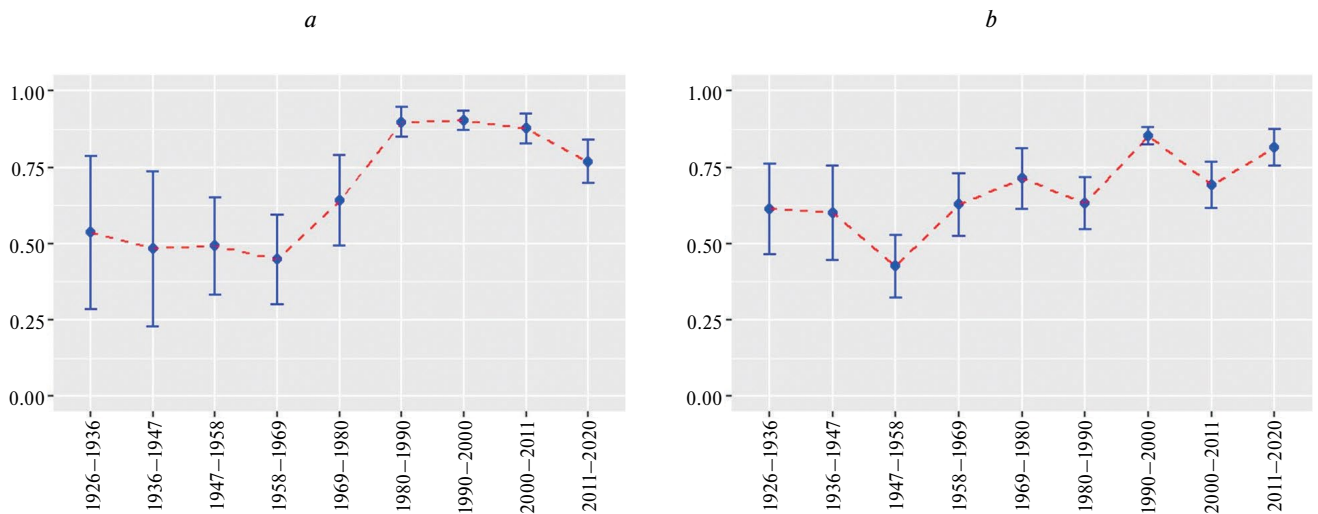


Рис. 5. Динамика площади выделов, в которых древостой *Fraxinus excelsior* (a) и *Quercus robur* (b) успешно переходят из одного возрастного класса в следующий.

По горизонтали – периоды между датами проведения учетов (включая интерполированные), годы; по вертикали – доля площади выделов, в которых древостой успешно перешел из одного возрастного класса в следующий.

Fig. 5. Dynamics of the forest allotments area in which *Fraxinus excelsior* (a) and *Quercus robur* (b) stands successfully pass from one age class to the successive one.

X-axis – periods between inventory dates (including interpolated), years; y-axis – the share of allotments area in which the forest stand has successfully passed from one age class to the successive one.

начинается падение эффективности переходов, опережает норматив вырубki семенного ясеня на 30 лет, дуба на 10 лет. Если учесть, что на протяжении рассматриваемого периода общее количество возрастных классов ясеневых древостоев

составляет 13, а дубовых – 25, то можно исключить фактор низкой естественной выживаемости местных древостоев приспевающего возраста. Скорее имеет место систематическое отклонение от нормативного возраста назначения рубок главного

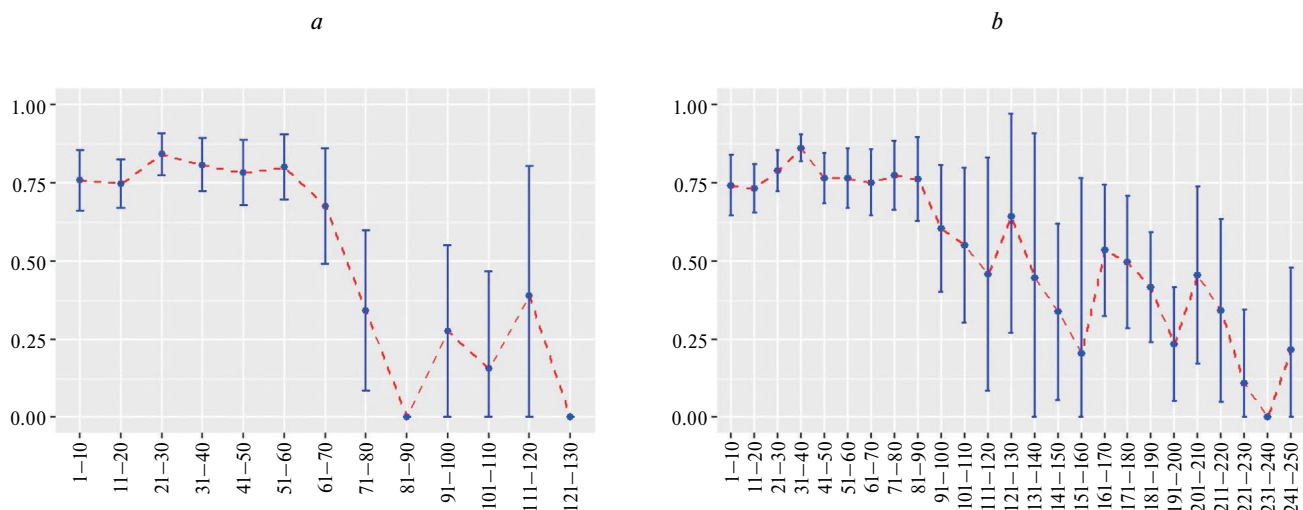


Рис. 6. Эффективность перехода древостоев *Fraxinus excelsior* (a) и *Quercus robur* (b) по последовательным возрастным классам.

По горизонтали – возрастные классы, лет; по вертикали – доля площади выделов, в которых древостой успешно перешел из одного возрастного класса в следующий.

Fig. 6. Efficiency of the transition of *Fraxinus excelsior* (a) and *Quercus robur* (b) forest stands to the successive age classes.

X-axis – age classes, years; y-axis – the share of forest allotments area in which the forest stand has successfully passed from one age class to the successive one.

пользования, что в условиях малолесного региона вполне ожидаемо.

Применение квазибиномиальной регрессионной модели для оценки влияния факторов (время, положение в пространстве и текущее возрастное состояние) на успех перехода ясеневых и дубовых древостоев в последующие возрастные классы показало, что все предикторы значимы. При построении модели на основе выборок, которые не учитывают разрешенные к рубке старшие возрастные классы, предиктор «текущее возрастное состояние» теряет значимость, но отклик на две другие переменные остается значимым.

Значимость фактора, связанного с датой проведения учета, легко объясняется общей чувствительностью видов, произрастающих в краевой части ареала, к динамике климатических условий во времени. На северо-востоке ареала лимитирующими факторами являются дефицит тепла (особенно в зимний период) и недостаток влаги, что отмечается для ясенников и дубрав Республики Татарстан [12, 15]. При этом потеря значимости предиктора «текущее возрастное состояние» в случае, когда не учитываются разрешенные к вырубке старшие классы, позволяет отбросить предположение об особой уязвимости молодых и средневозрастных особей видов в краевой части ареала.

Значимость предиктора «положение в пространстве» у ясеня обыкновенного можно связать с его избирательностью к условиям экотопа. Картографический анализ приуроченности вида к определенным местоположениям во все даты проведения учетов показывает, что ясень стремится расти и способен эффективно возобновляться на хорошо дренированных поверхностях водоразделов, приводораздельных пространствах и пологих склонах, в наиболее защищенных от действия ветра кварталах (рис. 7). Культуры, заложенные в других экотопологических условиях, как правило, плохо выживают и не достигают успеха.

Quercus robur на протяжении столетия присутствует во всех модельных кварталах, а в начальную дату рассматриваемого периода (1926 г.) абсолютно в них доминирует. Следовательно, значимость предиктора «положение в пространстве» не может быть объяснена его избирательностью в отношении местообитаний. По-видимому, это следствие комплекса реализованных в кварталах хозяйственных мероприятий.

Общеизвестна практика сохранения древостоев старшего возраста в выделах «фасадных» лесных кулис по опушкам массива, в составе насаждений припасечных зон, на склонах овражно-балочной сети. В совокупности с мозаикой участков, где реализуются рубки главного пользования,

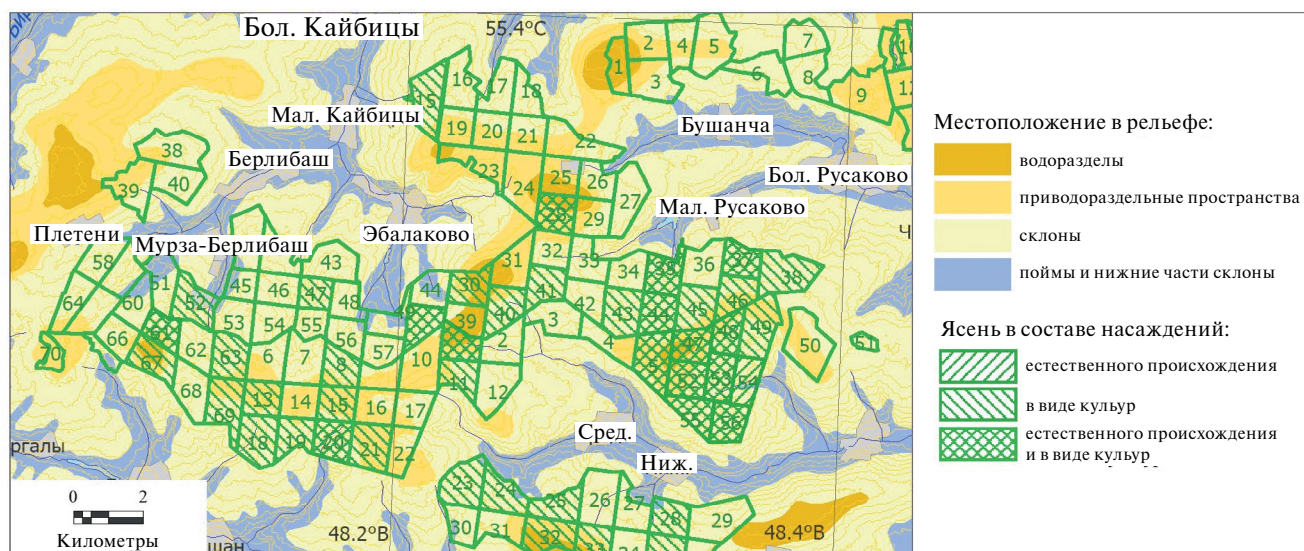


Рис. 7. Распределение *Fraxinus excelsior* по кварталам лесного массива (данные учета 2011 г.) и элементам ландшафта.
Fig. 7. Distribution of *Fraxinus excelsior* by forest compartments (2011 inventory data) and landscape elements.

санитарные мероприятия и планы по искусственному лесовосстановлению, в кварталах формируется сложная антропогенная дифференциация местообитаний и происходит непрерывная ротация условий произрастания. Фрагментация в кварталах интенсивно растет в первой половине проанализированного периода с заметным увеличением дисперсии количества выделов (рис. 8). С начала 2000-х гг. рост фрагментации замедляется (но не прекращается), а дисперсия значений снижается, что свидетельствует об одинаково высоком уровне раздробленности кварталов.

Устойчивость вида связана с его фитоцено-типом, т. е. способностью реализовывать определенную жизненную стратегию [40], которая может варьировать в зависимости от типа биотопа, части ареала, условий эксплуатации и т. п. Обобщая полученные результаты, можно отметить, что ясень обыкновенный в течение столетнего периода меняет стратегию: характерный для варианта зональных лесов фитоценотип устойчивого ассектатора древостоя сменяется стратегией регрессивного эдификатора, которая возможна при произрастании вида на карбонатных почвах [8]. Такой переход происходит уже в 1950-е гг., но более заметно проявляется с 1980 г. по настоящее время.

Обладая эффективными механизмами расселения и естественного возобновления, вид становится сильным конкурентом, когда подрост главных лесообразователей отсутствует или не-

продуктивен [9]. Благоприятным фактором для ясеня является снижение конкуренции при нарушениях насаждений, в той или иной степени обусловленных ведением лесного хозяйства [41], вид проявляет себя в качестве промежуточного звена демулационных сукцессий. Вместе с тем в местных условиях *Fraxinus excelsior* избирателен по отношению к условиям местообитания и реализует стратегию эдификатора только в наиболее благоприятных экотопах. По-видимому, рассматриваемый лесной массив, будучи относительно крупным в сравнении с прочими лесами региона, обеспечивает наличие подходящих для расселения местообитаний.

Несмотря на то, что дуб черешчатый в местных биотопах способен в полной мере проявлять свою основную стратегию устойчивого эдификатора первого яруса [6], он реализует ее только в начале рассматриваемого периода. Уже в 1940-е гг. рубки и искусственное лесовосстановление переводят верхний ярус насаждений под контроль человека, что становится серьезным препятствием для реализации эдификаторной стратегии этого вида. Регулярная вырубка деревьев, едва достигших спелости, растущая фрагментация местообитаний не обеспечивают стабильного притока семян и не дают возможности сохранять естественное соотношение видов в верхнем ярусе. Поэтому даже в полностью благоприятных условиях *Quercus robur* переходит в категорию ассектаторов — стратегию, характерную в условиях крайней периферии

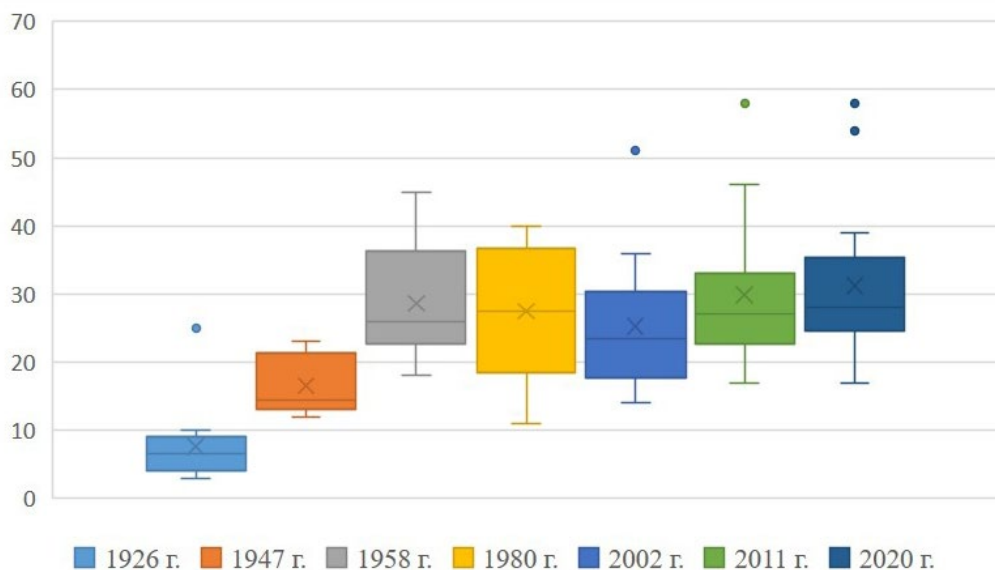


Рис. 8. Динамика количества выделов в модельных кварталах по датам учета.

По горизонтали – даты проведения учетов, годы; по вертикали – количество выделов в кварталах, шт.

Fig. 8. Dynamics of the number of allotments in model compartments by the dates of inventory.

X-axis – inventory dates, years; y-axis – the number of allotments in compartments, pcs.

ареала. Согласно существующему мнению [42], в настоящее время единственным гарантированным способом формирования полноценного дубового насаждения является создание культур с применением к ним интенсивного ухода на протяжении не менее 15 лет после посадки. Направленное развитие сукцессий, обеспечивающих восстановление и устойчивое самостоятельное воспроизводство дубрав, в условиях современного уровня фрагментации местообитаний не представляется возможным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предволжье на протяжении трех веков является регионом, важным в отношении снабжения экономики страны ценными лесными ресурсами. В течение последнего столетия уже не происходит общего снижения лесистости, но состав, возраст и продуктивность древостоев заметно отличаются от тех, что были в начале XX века.

Анализ таксационных характеристик древостоев островного массива среднерусско-приволжских липово-дубовых с ясенем лесов модельной территории площадью 2000 га в Кайбицком лесничестве Республики Татарстан за 100 лет позволил выявить основные закономерности динамики структуры насаждений и характер изменения фитоцено-типов основных видов. В начале рассматривае-

мого периода виды реализуют свои устойчивые фитоцено-тические стратегии: дуб черешчатый (*Quercus robur*) – эдификатора первого яруса, ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*) – ассектатора. Со временем происходит изменение стратегии дуба, что влечет за собой изменение стратегий второстепенных видов. Ясень получает способность проявить свойства эдификатора, но в условиях периферии ареала реализует их только в определенных экотопах.

Для видов, произрастающих в краевой части ареала, чувствительность к проявлениям климата – наиболее общая причина снижения устойчивости, но в условиях Предволжья далеко не единственная из значимых. Статистическая оценка факторов, определяющих успех перехода древостоев в последующие возрастные классы, показала значимость фактора местоположения древостоя в пространстве. По-видимому, ясень обыкновенный в местных биотопах, оптимальных по показателям почвенного плодородия, компенсирует лимитирующее влияние климата избирательностью к условиям рельефа и положению относительно границ лесного массива. Такую возможность могут предоставить только относительно крупные по площади леса, произрастающие в условиях водораздельных пространств и пологих склонов «теплой» экспозиции. Но кроме двух островных массивов Кайбицкого и Тетюшского лесничеств в границах Предволжья

Республики Татарстан таких лесов нет, они вырублены более 150 лет назад. Поэтому даже при способности проявлять прогрессивную стратегию вид не может найти в регионе новых подходящих мест обитания. Кроме того, обширные безлесные пространства сельскохозяйственных угодий являются препятствием для анемохорного расселения вида, поскольку максимальная дальность разлета семян ясеня не превышает 180–200 м [43].

Для дуба черешчатого значимость фактора местоположения древостоя в пространстве объясняется антропогенными причинами. Непрерывная эксплуатация лесного массива на протяжении столетия приводит к значительной внутренней фрагментации и переводит насаждения под полный контроль человека. Это приводит к потере способности вида конкурировать и проявлять устойчивую стратегию эдификатора первого яруса. Изоляция в условиях островного леса и в границах местообитаний отдельных выделов, не позволяет обеспечить существование полночленных ценопопуляций, что повышает зависимость от притока семян из внешних источников. Согласно основному положению теории вымираний [44], если скорость притока семян ниже, чем смертность в локальной популяции, то вид обречен. Для дуба черешчатого

единственным внешним источником сохранения и пополнения ценопопуляций в настоящее время является искусственное лесовозобновление (выращивание культур).

Таким образом, размер и положение в рельефе изолированного лесного массива, степень его внутренней антропогенной фрагментации влияют на устойчивость древостоев зональных лесообразователей и способность противостоять лимитирующему действию неблагоприятных климатических факторов в краевой части ареала. При планировании мероприятий по управлению лесами это необходимо учитывать.

Для островных эксплуатационных лесов малолесных регионов целесообразно пересмотреть возрастные нормы назначения рубок главного пользования в сторону увеличения, в особенности в отношении дуба черешчатого. Для обеспечения устойчивого воспроизводства ясеня обыкновенного как уязвимого вида, нуждающегося в Республике Татарстан в постоянном контроле и наблюдении, рекомендуется обеспечить перевод наиболее предпочитаемых видом экотопов в категорию особо защищаемых участков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Сементовский В. Н. 1963. Закономерности морфологии платформенного рельефа. Казань. 170 с.
2. Бутаков Г. П. 1993. Рельеф как одно из условий ведения хозяйства. — В кн.: Зеленая книга Республики Татарстан. Казань. С. 36–45.
3. Растительность Европейской части СССР. 1980. Л. 429 с.
4. EURFORGEN. European forest genetic resources programme. <https://www.euforgen.org/> (доступ 14.12.2024).
5. Врангель В. В. 1841. История лесного законодательства Российской империи: с присоединением очерка истории корабельных лесов России. Санкт-Петербург. 156 с. <https://www.prlib.ru/item/416814>
6. Соколов С. Я., Связева О. А., Кубли В. А. 1977. *Quercus robur* L. — Дуб черешчатый. — В кн.: Ареалы деревьев и кустарников СССР. Т. 1. Тиссовые—Кираказоновые. Л. С. 122–125.
7. Eaton E., Caudullo G., Oliveira S., de Rigo D. 2016. *Quercus robur* and *Quercus petraea* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. — In: European atlas of forest tree species. Luxembourg. P. 160–163. https://ies-ows.jrc.ec.europa.eu/efdac/download/Atlas/pdf/Quercus_robur_petraea.pdf
8. Соколов С. Я., Связева О. А., Кубли В. А. 1986. *Fraxinus excelsior* L. — Ясень обыкновенный. — В кн.: Ареалы деревьев и кустарников СССР. Т. 3. Бобовые—Жимолостные. Л. С. 121–122.
9. Beck P., Caudullo G., Tinner W., de Rigo D. 2016. *Fraxinus excelsior* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. — In: European atlas of forest tree species. Luxembourg. P. 98–99. https://ies-ows.jrc.ec.europa.eu/efdac/download/Atlas/pdf/Fraxinus_excelsior.pdf
10. Красная книга Республики Татарстан (животные, растения, грибы). — Изд. 2-е. 2006. Казань. 832 с. <https://www.plantarium.ru/page/redbook/id/1.html> (доступ 14.12.2024).
11. Красная книга Республики Татарстан (животные, растения, грибы) — Изд. 3-е. 2016. Казань. 759 с. <https://www.plantarium.ru/page/redbook/id/266.html> (доступ 14.12.2024).

12. Кузнецов Н. А. 2015. Ясень обыкновенный в Республике Татарстан. — Вестник Казанского государственного аграрного университета. 3(37): 115–117.
<https://www.elibrary.ru/vjtlof>
13. Истомина Я. Г., Каплина Н. Ф. 2018. 60-летняя динамика нагорных дубрав южной лесостепи в связи с рубками ухода и массовым усыханием дуба. — Вестник Поволжского государственного технологического университета: Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2(38): 41–51.
<https://doi.org/10.15350/2306-2827.2018.2.41>
14. Царалунга В. В. 2005. Трагедия российских дубрав. — Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 6: 23–30.
https://lesnoizhurnal.ru/issuesarchive/?ELEMENT_ID=1896
15. Пуряев А. С., Заринов И. Н., Петров В. А. 2019. Дубравы Среднего Поволжья: состояние, воспроизводство и сохранение. — Лесохоз. информ.: электрон. сетевой журн. 3: 190–198.
<https://doi.org/10.24419/LHI.2304-3083.2019.3.16>
16. Lõhmus A., Runnel K. 2014. Ash dieback can rapidly eradicate isolated epiphyte populations in production forests: A case study. — Biol. Conserv. 169: 185–188.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.11.031>
17. Mitchell R. J., Beaton J. K., Bellamy P. E., Broome A., Chetcuti J., Eaton S., Ellis C. J., Gimona A., Harmer R., Hester A. J., Hewison R. L., Hodgetts N. G., Iason G. R., Kerr G., Littlewood N. A., Newey S., Potts J. M., Pozsgai G., Ray D., Sim D. A., Stockan J. A., Taylor A. F. S., Woodward S. 2014. Ash dieback in the UK: A review of the ecological and conservation implications and potential management options. — Biol. Conserv. 175: 95–109.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.04.019>
18. Brown N., Vanguelova E., Parnell S., Broadmeadow S., Denman S. 2018. Predisposition of forests to biotic disturbance: Predicting the distribution of acute oak decline using environmental factors. — For. Ecol. Manag. 407: 145–154.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.10.054>
19. Mitchell R. J., Bellamy P. E., Ellis C. J., Hewison R. L., Hodgetts N. G., Iason G. R., Littlewood N. A., Newey S., Stockan J. A., Taylor A. F. S. 2019. Collapsing foundations: The ecology of the British oak, implications of its decline and mitigation options. — Biol. Conserv. 233: 316–327.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.03.040>
20. Denman S., Brown N., Vanguelova E., Crampton B. 2022. Chapter 14 – Temperate oak declines: Biotic and abiotic predisposition drivers. — In: Forest Microbiology. Vol. 2: Forest Tree Health. Academic Press. P. 239–263.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-323-85042-1.00020-3>
21. Marçais B., Kosawang C., Laubray S., Kjær E., Kirisits T. 2022. Chapter 13 – Ash dieback. — In: Forest Microbiology. Vol. 2: Forest Tree Health. Academic Press. P. 215–237.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-323-85042-1.00022-7>
22. Карта лесов Чувашской и Марийской автономных областей, и Татарской Республики по обследованию, произведенному XI лесоустроительным округом в 1921–1922 гг. М: 4 вер. в дюйме. 9 л. Гос. архив РТ. Ф. Р2016. Оп. 10. Д. 1.
http://www.etomesto.ru/map-kazan_lesa-tatarii-1922/ (доступ 14.12.2024).
23. Бойко Ф. Ф. 1976. Изменение лесистости Татарской АССР в результате воздействия человека. — В сб.: Проблемы отраслевой и комплексной географии. Казань. С. 179–184.
24. Murcia C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. — Trends Ecol. Evol. 10(2): 58–62.
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)88977-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)88977-6)
25. Peh K. S. H., Lin Y., Luke S. H., Foster W. A., Turner E. C. 2014. Forest fragmentation and ecosystem function. — In: Global forest fragmentation. Wallingford. P. 96–115.
<https://doi.org/10.1079/9781780642031.0096>
26. Fahrig L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: The habitat amount hypothesis. — J. Biogeogr. 40(9): 1649–1663.
<https://doi.org/10.1111/jbi.12130>
27. Hanski I. 2015. Habitat fragmentation and species richness. — J. Biogeogr. 42(5): 989–993.
<https://doi.org/10.1111/jbi.12478>
28. Frelich L. E., Jõgiste K., Stanturf J. A., Parro K., Baders E. 2018. Natural disturbances and forest management: Interacting patterns on the landscape. — In: Ecosystem services from forest landscapes. Springer, Cham. P. 221–248.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-74515-2_8

29. Bādērs E., Krišāns O., Donis J., Elferts D., Jaunslaviete I., Jansons Ā. 2020. Norway spruce survival rate in two forested landscapes, 1975–2016. — *Forests*. 11(7): 745.
<https://doi.org/10.3390/f11070745>
30. Lloret F., Hurtado P., Espelta J. M., Jaime L., Nikinmaa L., Lindner M., Martínez-Vilalta J. 2024. ORF, an operational framework to measure resilience in social-ecological systems: the forest case study. — *Sustain. Sci.* 19(5): 1579–1593.
<https://doi.org/10.1007/s11625-024-01518-1>
31. Ермолаев О. П., Игонин М. Е., Бубнов А. Ю., Павлова С. В. 2007. Ландшафты Республики Татарстан. Региональный ландшафтно-экологический анализ. Казань. 411 с.
32. Воронов А. Г. 1973. Геоботаника. М. 382 с.
33. Бобровский М. В. 2002. Козельские засеки (эколого-исторический очерк). Калуга. 92 с.
34. Кручонок А. В., Аношенко Б. Ю., Бедуленко М. А., Титок В. В. 2018. Экологический анализ местообитаний искусственных ценопопуляций редких и исчезающих видов растений. — *Вес. Нац. акад. Навук Беларусі. Сер. біял. навук.* 63(1): С. 20–26.
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-1-20-26>
35. Калиткин Н. Н. 2011. Численные методы: учеб. пособие. СПб. 592 с.
36. McCullagh P., Nelder J. A. 1989. *Generalized linear models*. London, New York. 526 p.
<https://doi.org/10.1201/9780203753736>
37. Papke L. E., Wooldridge J. M. 1996. Econometric methods for fractional response variables with an application to 401(k) plan participation rates. — *J. Appl. Economet.* 11(6): 619–632.
[https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-1255\(199611\)11:6<619::AID-JAE418>3.0.CO;2-1](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-1255(199611)11:6<619::AID-JAE418>3.0.CO;2-1)
38. Об утверждении оптимальных возрастов рубок леса для различных районов страны по основным лесобразующим породам: приказ Гослесхоза СССР от 17.08.1978 № 114.
39. Об установлении возраста рубок: приказ Рослесхоза от 09.04.2015 № 105 (ред. от 02.07.2015).
<https://rulaws.ru/acts/Prikaz-Rosleshoza-ot-09.04.2015-N-105/> (доступ 14.12.2024).
40. Работнов Т. А. 1992. Фитоценология: учеб. пособие. 3 изд., перераб. и доп. М. 352 с.
41. Dobrowolska D., Hein S., Oosterbaan A., Wagner S., Clark J., Skovsgaard J. P. 2011. A review of European ash (*Fraxinus excelsior* L.): implications for silviculture. — *Forestry: Int. J. For. Res.* 84(2): 133–148.
<https://doi.org/10.1093/forestry/cpr001>
42. Чеботарев П. А., Чеботарева В. В., Стороженко В. Г. 2016. Структура и состояние древостоев в дубравах Теллермановского опытного лесничества. — *Лесоведение*. 5: 375–382.
<https://elibrary.ru/wmukdh>
43. Евстигнеев О. И., Мурашев И. А., Коротков В. Н. 2017. Анемохория и дальность рассеивания семян деревьев восточноевропейских лесов. — *Лесоведение*. 1: 45–52.
<https://elibrary.ru/xryurt>
44. Kuussaari M., Bommarco R., Heikkinen R. K., Helm A., Krauss J., Lindborg R., Öckinger E., Pärtel M., Pino J., Rodà F., Stefanescu C., Teder T., Zobel M., Steffan-Dewenter I. 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. — *Trends Ecol. Evol.* 24(10): 564–571.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.04.011>

Resilience of *Fraxinus excelsior* (Oleaceae) and *Quercus robur* (Fagaceae) Stands in Fragmented Forests of Western Tatarstan

© 2025. G. A. Shaykhutdinova*, T. V. Nikonenkova, E. E. Konstantinova, T. V. Rogova

Kazan (Volga Region) Federal University, Kazan, Russia

* e-mail: gshaykhu@gmail.com

The article discusses the resilience of *Quercus robur* L. and *Fraxinus excelsior* L. stands located in the northeastern part of their geographic range. The as a model, a forest outlier of the Central Russian – Volga linden-oak forests with admixture of European ash growing in Tatarstan to the west of the Volga River is used. The total forest cover of the western Tatarstan is 12 %, although in the 18-th century it was almost three times as much as today. The forests surrounded by arable lands have functioned as forest outliers for almost two centuries.

The average size of most forest areas does not exceed 500–1000 ha. The model forest is one of two relatively large ones measuring 11,000 ha in size. The dynamics of the taxation characteristics of forest stands for six dates of the state forest inventory (1926, 1947, 1958, 1980, 2011 and 2020) was analyzed. The resilience of forest stands is considered as the ability to restore its presence and numbers after disturbances (clearcutting) and under stress factors (climatic and anthropogenic). The zonally determined forest composition and the main phytocenotic strategies of species are taken as standards. It is shown that at the beginning of the studied period, species were characterized by sustainable phytocenotic strategies: *Quercus robur* as an upper-storey primary foundation species (edificator), *Fraxinus excelsior* as a forest stand secondary foundation species (assectator), but these strategies have changed over time. By constructing generalized linear models (GLM), factors significantly associated with these changes are determined. The effects of forest fragmentation in a sparsely forested region aggravate the decrease in resistance to unfavorable climatic conditions, what is common to all species growing at the distribution range margins. In the forest outliers, *Quercus robur* loses its ability to compete and act as a stable edificator, when the internal integrity of habitats is disturbed due to the economic activities. This provides assectators, including *Fraxinus excelsior*, with ability to pass from assectators to edificators. *Fraxinus excelsior* exhibit selectivity in relation to the relief and position relative to the forest boundaries, which allows it to offset the limiting effect of unfavorable climatic conditions. However, only relatively large forests occupying watershed spaces can provide such an opportunity, which are almost nonexistent in a heavily developed region. Therefore, even with the ability to show a progressive strategy, the species cannot find new suitable habitats.

Keywords: *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur*, periphery of the species' range, long-term data series, generalized linear model (GLM), phytocenotic strategies, forest fragmentation, Volga region

REFERENCES

1. *Sementovsky V. N.* 1963. [Patterns of the platform relief morphology]. Kazan. 170 p. (In Russian)
2. *Butakov G. P.* 1993. [Relief as one of the farm management factors]. — In: [The green book of the Republic of Tatarstan]. Kazan. P. 36–45. (In Russian)
3. [Vegetation of the European part of the USSR]. 1980. Leningrad. 429 p. (In Russian)
4. *EURFORGEN*. European forest genetic resources programme. <https://www.euforgen.org/> (Accessed 14.12.2024).
5. *Vrangel V. V.* 1841. [The history of the forest legislation of the Russian Empire: With the addition of an essay on the history of Russian shipbuilding forests]. St. Petersburg. 156 p. <https://www.prlib.ru/item/416814> (In Russian)
6. *Sokolov S. Ya., Svyazeva O. A., Kubli V. A.* 1977. *Quercus robur* L. 1977. — In: Areographia arborum fruticumque URSS. Vol. 1. Taxaceae–Aristolochiaceae. Leningrad. P. 122–125. (In Russian)
7. *Eaton E., Caudullo G., Oliveira S., de Rigo D.* 2016. *Quercus robur* and *Quercus petraea* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. — In: European atlas of forest tree species. Luxembourg. P. 160–163. https://ies-ows.jrc.ec.europa.eu/efdac/download/Atlas/pdf/Quercus_robur_petraea.pdf
8. *Sokolov S. Ya., Svyazeva O. A., Kubli V. A.* 1986. *Fraxinus excelsior* n. 1986. — In: Areographia arborum fruticumque URSS. Vol. 3. Leguminosae–Caprifoliaceae. Leningrad. P. 121–122. (In Russian)
9. *Beck P., Caudullo G., Tinner W., de Rigo D.* 2016. *Fraxinus excelsior* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. — In: European atlas of forest tree species. Luxembourg. P. 98–99. https://ies-ows.jrc.ec.europa.eu/efdac/download/Atlas/pdf/Fraxinus_excelsior.pdf
10. [The Red book of the Republic of Tatarstan (animals, plants, fungi)]. 2006. Kazan. 832 p. <https://www.plantarium.ru/page/redbook/id/1.html> (Accessed 14.12.2024) (In Russian)
11. [The Red Book of the Republic of Tatarstan (animals, plants, fungi)]. 2016. Kazan. 759 p. <https://www.plantarium.ru/page/redbook/id/266.html> (Accessed 14.12.2024) (In Russian)
12. *Kuznetsov N. A.* 2015. European ash (*Fraxinus excelsior*) in the Republic of Tatarstan. — Vestnik of Kazan State Agrarian University. 3(37): 115–117. <https://www.elibrary.ru/vjtlof> (In Russian)
13. *Istomina Ya. G., Kaplina N. F.* 2018. 60-year dynamics of the upland stands of *Quercus robur* in the southern forest-steppe in connection with thinning and mass decline. — Vestnik of Volga State University of Technology: Ser.: Forest. Ecology. Nature Management. 2(38): 41–51. <https://doi.org/10.15350/2306-2827.2018.2.41> (In Russian)
14. *Tsaralunga V. V.* 2005. Tragedy of Russian oak forests. — Lesnoy Zhurnal (Russian Forestry Journal). 6: 23–30. https://lesnoizhurnal.ru/issuesarchive/?ELEMENT_ID=1896 (In Russian)

15. *Purjaev A. S., Zariпов I. N., Petrov V. A.* 2019. Mid-Volga oak woods: condition, regeneration and conservation. — Forestry Information. 3: 190–198.
<https://doi.org/10.24419/LHI.2304-3083.2019.3.16> (In Russian)
16. *Lõhmus A., Runnel K.* 2014. Ash dieback can rapidly eradicate isolated epiphyte populations in production forests: A case study. — Biol. Conserv. 169: 185–188.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.11.031>
17. *Mitchell R. J., Beaton J. K., Bellamy P. E., Broome A., Chetcuti J., Eaton S., Ellis C. J., Gimona A., Harmer R., Hester A. J., Hewison R. L., Hodgetts N. G., Iason G. R., Kerr G., Littlewood N. A., Newey S., Potts J. M., Pozsgai G., Ray D., Sim D. A., Stockan J. A., Taylor A. F. S., Woodward S.* 2014. Ash dieback in the UK: A review of the ecological and conservation implications and potential management options. — Biol. Conserv. 175: 95–109.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.04.019>
18. *Brown N., Vanguelova E., Parnell S., Broadmeadow S., Denman S.* 2018. Predisposition of forests to biotic disturbance: Predicting the distribution of acute oak decline using environmental factors. — For. Ecol. Manag. 407: 145–154.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.10.054>
19. *Mitchell R. J., Bellamy P. E., Ellis C. J., Hewison R. L., Hodgetts N. G., Iason G. R., Littlewood N. A., Newey S., Stockan J. A., Taylor A. F. S.* 2019. Collapsing foundations: The ecology of the British oak, implications of its decline and mitigation options. — Biol. Conserv. 233: 316–327.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.03.040>
20. *Denman S., Brown N., Vanguelova E., Crampton B.* 2022. Chapter 14 – Temperate oak declines: Biotic and abiotic predisposition drivers. — In: Forest Microbiology. Vol. 2: Forest Tree Health. Academic Press. P. 239–263.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-323-85042-1.00020-3>
21. *Marçais B., Kosawang C., Laubray S., Kjør E., Kirisits T.* 2022. Chapter 13 – Ash dieback. — In: Forest Microbiology. Vol. 2: Forest Tree Health. Academic Press. P. 215–237.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-323-85042-1.00022-7>
22. [Map of forests of the Chuvash and Mari Autonomous Regions and the Tatar Republic according to the survey carried out by the XI forest management district in 1921–1922. Ca.: 1 inch: 4 versts. On 9 sheets]. State Archive of the Republic of Tatarstan. Fund P2016. Ser. 10. File 1.
http://www.etomesto.ru/map-kazan_lesa-tatarii-1922/ (Accessed 14.12.2024) (In Russian)
23. *Boyko F. F.* 1976. [Changes in the forest cover of the Tatar ASSR as a result of human impact]. — In: [Problems of sectoral and complex geography]. Kazan. P. 179–184. (In Russian)
24. *Murcia C.* 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. — Trends Ecol. Evol. 10(2): 58–62.
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)88977-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)88977-6)
25. *Peh K. S. H., Lin Y., Luke S. H., Foster W. A., Turner E. C.* 2014. Forest fragmentation and ecosystem function. — In: Global Forest Fragmentation. Wallingford. P. 96–115.
<https://doi.org/10.1079/9781780642031.0096>
26. *Fahrig L.* 2013. Rethinking patch size and isolation effects: The habitat amount hypothesis. — J. Biogeogr. 40(9): 1649–1663.
<https://doi.org/10.1111/jbi.12130>
27. *Hanski I.* 2015. Habitat fragmentation and species richness. — J. Biogeogr. 42(5): 989–993.
<https://doi.org/10.1111/jbi.12478>
28. *Frelich L. E., Jõgiste K., Stanturf J. A., Parro K., Baders E.* 2018. Natural disturbances and forest management: Interacting patterns on the landscape. — In: Ecosystem Services from Forest Landscapes. Springer, Cham. P. 221–248.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-74515-2_8
29. *Bādērs E., Krišāns O., Donis J., Elferts D., Jaunslaviete I., Jansons Ā.* 2020. Norway spruce survival rate in two forested landscapes, 1975–2016. — Forests. 11(7): 745.
<https://doi.org/10.3390/f11070745>
30. *Lloret F., Hurtado P., Espelta J. M., Jaime L., Nikinmaa L., Lindner M., Martínez-Vilalta J.* 2024. ORF, an operational framework to measure resilience in social-ecological systems: the forest case study. — Sustain. Sci. 19(5): 1579–1593.
<https://doi.org/10.1007/s11625-024-01518-1>
31. *Ermolaev O. P., Igonin M. E., Bubnov A. U., Pavlova S. V.* 2007. [Landscapes of the Republic of Tatarstan. Regional landscape and environmental analysis]. Kazan. 411 p. (In Russian)
32. *Voronov A. G.* 1973. [Geobotany]. Moscow. 382 p. (In Russian)

33. *Bobrovsky M. V.* 2002. [Kozelsk abatis forests (ecological and historical essay)]. Kaluga. 92 p. (In Russian)
34. *Kruchonok A. V., Anoshenko B. Yu., Bedulenko M. A., Titok V. V.* 2018. Environmental analysis of habitats of artificial cenopopulations of rare and endangered plants. — Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series. 63(1): 20–26.
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2018-63-1-20-26> (In Russian)
35. *Kalitkin N. N.* 2011. [Numerical methods. Course book]. St. Petersburg. 592 p. (In Russian)
36. *McCullagh P., Nelder J. A.* 1989. Generalized linear models. London, New York. 526 p.
<https://doi.org/10.1201/9780203753736>
37. *Papke L. E., Wooldridge J. M.* 1996. Econometric methods for fractional response variables with an application to 401(k) plan participation rates. — J. Appl. Economet. 11(6): 619–632.
[https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-1255\(199611\)11:6<619::AID-JAE418>3.0.CO;2-1](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-1255(199611)11:6<619::AID-JAE418>3.0.CO;2-1)
38. [Order of the State Forestry Committee of the USSR of 17.08.1978 № 114 “On approval of optimal logging ages for the major forest-forming species in different regions of the country”]. (In Russian)
39. [Order of the Federal Forestry Agency of 09.04.2015 № 105 (revised on 02.07.2015) “On establishing the age of logging”].
<https://rulaws.ru/acts/Prikaz-Rosleshoza-ot-09.04.2015-N-105> (Accessed 14.12.2024) (In Russian)
40. *Rabotnov T. A.* 1992. [Phytocenology: A textbook]. Moscow. 352 p. (In Russian)
41. *Dobrowolska D., Hein S., Oosterbaan A., Wagner S., Clark J., Skovsgaard J. P.* 2011. A review of European ash (*Fraxinus excelsior* L.): implications for silviculture. — Forestry: Int. J. For. Res. 84(2): 133–148.
<https://doi.org/10.1093/forestry/cpr001>
42. *Chebotarev P. A., Chebotareva V. V., Storozhenko V. G.* 2016. Structure and health of oak forests in Tellerman experimental forest entity. — Russ. J. For. Sci. (Lesovedenie). 5: 375–382.
<https://elibrary.ru/wmukdh> (In Russian)
43. *Evstigneev O. I., Murashev I. A., Korotkov V. N.* 2017. Wind dispersal and range spread of tree seeds in East-European forests. — Russ. J. For. Sci. (Lesovedenie). 1: 45–52.
<https://elibrary.ru/xryyrt> (In Russian)
44. *Kuussaari M., Bommarco R., Heikkinen R. K., Helm A., Krauss J., Lindborg R., Öckinger E., Pärtel M., Pino J., Rodà F., Stefanescu C., Teder T., Zobel M., Steffan-Dewenter I.* 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. — Trends Ecol. Evol. 24(10): 564–571.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.04.011>