

М. Н. Стаменов

СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *QUERCUS ROBUR* L. (FAGACEAE) В ЮЖНОМ ПОДМОСКОВЬЕ

Исследована демографическая, виталитетная и пространственная структура ценопопуляций *Quercus robur* L. в Южном Подмоскowie. Исследования проводили в широколиственных лесах, сосняках, березняках и на зарастающем лугу. Модельные сообщества подобраны с учетом различий в вертикальной и горизонтальной структуре и истории формирования. Все исследованные ценопопуляции онтогенетически неполноценные. В широколиственных лесах ценопопуляции не способны к поддержанию потока поколений даже при наличии оконной мозаики. Устойчивое существование ценопопуляций *Q. robur* возможно в сосняках с низкой плотностью широколиственных видов, просветами в пологе древостоя и ветровальными окнами; в разнотравных березняках и на зарастающем лугу. Библиогр. 36 назв. Ил. 1. Табл. 3.

Ключевые слова: *Quercus robur* L., ценопопуляция, онтогенетическое состояние, демографическая структура, виталитетная структура, пространственная структура, поток поколений.

M. N. Stamenov

STRUCTURE OF COENOPOPULATIONS OF *QUERCUS ROBUR* L. (FAGACEAE) IN SOUTHERN MOSCOW REGION

Institute of physicochemical and biological problems in soil sciences, 2, Institutskaya ul., Pushchino, Moscow region, 142290, Russian Federation; mslv-eiksb@inbox.ru

The demographic, vitality and spatial structure of the coenopopulations of *Quercus robur* L. (Fagaceae) in Southern Moscow region has been investigated. The research has been conducted in broadleaved forests, pine and birch stands and on the overgrowing meadow. The representative communities have differences in their vertical and horizontal structure and history. All investigated coenopopulations are not ontogenetically complete. The coenopopulations in the broadleaved stands aren't able to establish the generation flow even if elements of the gap mosaic are presented. Sustainable coenopopulations of *Q. robur* are shown to be situated in the pine stands with sparse broadleaved individuals, disperse canopy and gap sites; in the motley grass birch stands and on the overgrowing meadow. Refs 36. Figs 1. Tables 3.

Keywords: *Quercus robur* L., coenopopulation, ontogenetic state, demographic structure, vitality structure, spatial structure, generation flow.

Введение

Согласно современным представлениям лесной экологии, важнейшую роль в динамике сообществ играет популяционная жизнь видов-средообразователей, или эдификаторов [1–3]. Одним из основных видов деревьев-эдификаторов широколиственной и лесостепной зон Восточной Европы является дуб черешчатый — *Q. robur* L. [1].

Последние столетия площадь дубрав сокращается из-за сочетания комплекса неблагоприятных климатических факторов и усиления антропогенного пресса [4, 5]. Из-за высокого светолюбия подроста [6, 7] для *Q. robur* характерно неудовлетворительное возобновление под пологом широколиственных лесов, на что обращали внимание разные исследователи [8–13]. По мере становления циклично-мозаичской концепции развития экосистем было высказано предположение, что отсут-

М. Н. Стаменов (mslv-eiksb@inbox.ru): Институт физико-химических и биологических проблем РАН, Российская Федерация, 142290, Московская обл., Пушкино, Институтская ул., 2.

© Санкт-Петербургский государственный университет, 2016

ствие устойчивого возобновления *Q. robur* связано с отсутствием в современных широколиственных лесах окон большого размера [1, 4, 14–16].

Дальнейшие исследования в рамках данной концепции привели к формированию новой гипотезы, согласно которой в доагрикультурный период устойчивое существование популяций *Q. robur* было связано со средообразующей деятельностью ключевых видов животных, прежде всего крупных стадных копытных, создававших и поддерживавших ландшафты полуоткрытого и открытого облика [5, 17, 18]. Способность *Q. robur* успешно заселять луговые сообщества определяется его биологией [1]. Поэтому необходимо исследование состояния популяций *Q. robur* в различных производных сообществах, включая светлые мелколиственные и хвойно-мелколиственные леса и зарастающие луга. В Центральной России исследования состояния популяций *Q. robur* в таких сообществах относительно немногочисленны [19–21].

Цель нашей работы состояла в анализе способности к поддержанию потока поколений у популяций *Q. robur* в различных вариантах сохранившихся участков широколиственных лесов и в производных лесных и луговых сообществах Южного Подмосковья. Для этого нами были поставлены задачи исследовать демографическую, виталитетную и пространственную структуры популяций *Q. robur* в указанных типах сообществ.

Материал и методика

Исследования проводили в Московской области по обоим берегам р. Ока: во внутригородской черте и в окрестностях городов Пущино и Протвино, в Серпуховском районе (опытное лесное хозяйство «Русский лес»). Ока выступает естественной границей между подзоной хвойно-широколиственных лесов на левом берегу и зоной широколиственных лесов на правом берегу [22]. Левобережье р. Ока расположено в пределах южной части Москворецко-Окской моренно-эрозионной равнины; почвенный покров на участках с объектами исследования представлен дерново-подзолистыми почвами на плоских водоразделах и склонах и дерново-подзолистыми слабogleеватыми и глееватыми по понижениям и подножиям склонов [20]. Правобережье в исследуемом районе относится к северным отрогам Среднерусской возвышенности и представляет собой холмисто-эрозионное плато, проработанное многочисленными оврагами и балками; объекты исследования произрастали на дерновых слабо- и среднеподзолистых, серых лесных почвах на водоразделах и склонах, смытых серых лесных почвах у подножий склонов [22, 23].

Для анализа были выбраны участки разной площади в широколиственных лесах, сосняках, березняках и на зарастающем лугу. Все сосняки и один фрагмент широколиственного леса расположены на левобережье Оки, остальные сообщества — на ее правобережье. Исследованные участки широколиственных лесов представлены дубравами (табл. 1, сообщества 1.1, 1.2), а также липо-осинником осоковым (табл. 1, 1.3) — характерным примером выделяемой некоторыми исследователями мелколиственно-широколиственной формации [22]. Сосняки расположены на землях со сложной историей природопользования, в настоящее время заселяются неморальными и луговыми видами. Относятся к зеленомошно-разнотравным (табл. 1, 2.1–2.3), кустарничково-разнотравным и разнотравным (табл. 1, 2.4–2.9). Березняки

неморальные (табл. 1, 3.1, 3.2) образовались путем восстановительной сукцессии на заброшенных пашнях при соседстве с участками широколиственных лесов. Березняки разнотравные (табл. 1, 3.3–3.6) сформировались в результате зарастания лугов и луговых склонов, соседствующих с различными типами леса. Зарастающий луг (табл. 1, 4.1) соответствует переходному состоянию между лугом под одиночным дубом и колком, согласно схеме, предложенной О. И. Евстигнеевым [24].

В качестве минимальной популяционной единицы мы выбрали ценопопуляцию (ЦП), поскольку растительный покров в районе исследований сильно фрагментированный, мелкоконтурный, лесные сообщества не образуют непрерывных серий [15]. В табл. 1 приведены характеристики строения и пространственной неоднородности фитоценозов с исследованными ЦП, а также число пробных площадей (ПП) в ЦП.

Таблица 1. Объекты исследования по типам сообществ

№ ЦП	Особенности строения фитоценоза, состав, высота и сомкнутость древостоя (А1 и А2), подрост и подлеска (В)	Число ПП
1.1	Дубрава снытево-разнотравная А1 — 10Д, 19–20 м, 0,6–0,9; А2 не выражен; подлесок и подрост практически отсутствуют	1
1.2	Дубрава медуницева А1 — 10Д, 23–27 м, 0,6–0,8; А2 не выражен; В — <i>Corylus avellana</i> (L.) H. Karst., <i>Sorbus aucuparia</i> L., <i>Prunus padus</i> L., <i>Frangula alnus</i> Mill., 3–7 м, 0,6–0,8	4
1.3	Липо-осинник осоковый с ветровальными окнами А1 — 5Л5Ос+Б,Д, 25 м, 0,8–0,9; А2 не выражен; В — <i>S. aucuparia</i> , подрост — <i>Acer platanoides</i> L., <i>Tilia cordata</i> Mill., 2–7 м, 0,1–0,2 под пологом древостоя и 0,4–0,7 — в окнах	4
2.1	Сосняк зеленомошно-разнотравный с дюнным микрорельефом и парцеллами с различной плотностью зеленых мхов и высших растений А1 — 10С, 23–25 м, 0,7–0,9; А2 не выражен; В — преимущественно <i>S. aucuparia</i> , подрост — <i>Q. robur</i> , 2–7 м, 0,1–0,2	26
2.2	Сосняк зеленомошно-разнотравный с единичными вывалами сосны А1 — 10С, 25 м, 0,4–0,8; А2 — <i>Betula pendula</i> Roth., <i>A. platanoides</i> , 15–17 м, 0,1–0,2; В — <i>S. aucuparia</i> , <i>F. alnus</i> , подрост — <i>Q. robur</i> , <i>A. platanoides</i> , 1–8 м, 0,3–0,8	4
2.3	Сосняк зеленомошно-разнотравный с единичными вывалами сосны и парцеллами с разреженным древостоем А1 — 10С, 25 м, 0,3–0,7; А2 — <i>B. pendula</i> , <i>Pinus sylvestris</i> L., <i>Q. robur</i> , 15 м, 0,1; В — <i>S. aucuparia</i> , подрост — <i>Q. robur</i> , 2–8 м, 0,2–0,4	3
2.4	Сосняк кустарничково-разнотравный с ветровальными окнами и парцеллами с разреженным древостоем А1 — 10С, 22–24 м, 0,3–0,8; А2 — <i>T. cordata</i> , <i>Q. robur</i> , 15–10 м, 0,2–0,6; В — <i>S. aucuparia</i> , <i>C. avelana</i> , <i>Rubus idaeus</i> L., <i>Lonicera xylosteum</i> L., подрост — <i>Q. robur</i> , <i>T. cordata</i> , 1–7 м, 0,3–1	5
2.5	Сосняк кустарничково-разнотравный А1 — 10С, 23–24 м, 0,7; А2 — <i>T. cordata</i> , <i>Ulmus laevis</i> Pall., 15–18 м, 0,1–0,4; В — <i>L. xylosteum</i> , <i>Euonymus verrucosus</i> Scop., <i>F. alnus</i> , <i>Malus sylvestris</i> (L.) Mill., <i>R. idaeus</i> , подрост — <i>Q. robur</i> , <i>S. aucuparia</i> , <i>T. cordata</i> , 2–10 м, 0,2–0,8	7
2.6	Сосняк разнотравный с сильным вытаптыванием А1 — 10С, 14–16 м, 0,5–0,9; А2 — <i>T. cordata</i> , 8–10 м, 0,1; В — <i>L. xylosteum</i> , <i>E. verrucosus</i> , подрост — <i>Q. robur</i> , <i>Salix caprea</i> L., 2–4 м, 0,1–0,8	2

№ ЦП	Особенности строения фитоценоза, состав, высота и сомкнутость древостоя (A1 и A2), подрост и подлеска (B)	Число ПП
2.7	Сосняк кустарничково-разнотравный A1 — 10С, 23–25 м, 0,7–0,8; A2 — <i>Q. robur</i> , <i>Picea abies</i> , <i>B. pendula</i> , 15–17 м, 0,4–0,8; B — <i>S. aucuparia</i> , <i>E. verrucosus</i> , <i>Juniperus communis</i> L., <i>C. avellana</i> , <i>R. idaeus</i> , подрост — <i>B. pendula</i> , <i>Q. robur</i> , <i>T. cordata</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> L., 3–10 м, 0,1–0,6	7
2.8	Сосняк кустарничково-разнотравный с ветровальными окнами и парцеллами с разреженным древостоем A1 — 10С, 24 м, 0,5–0,7 м; A2 — <i>T. cordata</i> , <i>Q. robur</i> , 14–17 м, 0,4–0,8; B — <i>S. aucuparia</i> , <i>E. verrucosus</i> , <i>L. xylosteum</i> , <i>F. alnus</i> , <i>R. idaeus</i> , подрост — <i>Q. robur</i> , <i>T. cordata</i> , <i>A. platanoides</i> , <i>B. pendula</i> , <i>P. sylvestris</i> , 3–10 м, 0,4–0,9	7
2.9	Сосняк кустарничково-разнотравный со следами низовых пожаров A1 — 10С, 20–24 м, 0,6; A2 не выражен; B — <i>S. aucuparia</i> , <i>R. idaeus</i> , подрост — <i>P. sylvestris</i> , <i>T. cordata</i> , <i>U. laevis</i> , <i>Q. robur</i> , 2–7 м, 0,1–0,8	2
3.1	Березняк неморальный A1 — 10Б+Ос, 23–25 м, 0,3–0,8; A2 не выражен; B — <i>S. aucuparia</i> , <i>C. avellana</i> , подрост — <i>T. cordata</i> , <i>Q. robur</i> , <i>A. platanoides</i> , 2–7 м, 0,1–0,9	3
3.2	Березняк неморальный A1 — 9Б1Ос, 23–25 м, 0,7; A2 — <i>Q. robur</i> , <i>T. cordata</i> , 12–17 м, 0,1; B — <i>S. aucuparia</i> , <i>L. xylosteum</i> , <i>F. alnus</i> , <i>C. avellana</i> , подрост — <i>T. cordata</i> , <i>Q. robur</i> , <i>A. platanoides</i> , <i>U. laevis</i> , <i>F. excelsior</i> , 2–10 м, 0,6–0,9	3
3.3	Березняк разнотравный A1 — 10Б, 23–24 м, 0,6–0,7; A2 не выражен; B — <i>C. avellana</i> , подрост — <i>Q. robur</i> , <i>T. cordata</i> , 2–4 м, 0,1	1
3.4	Березняк разнотравный A1 — 10Б+С,Ос, 21–22 м, 0,6–0,8; A2 — <i>Q. robur</i> , <i>S. caprea</i> , 0,1–0,2; B — <i>S. aucuparia</i> , <i>L. xylosteum</i> , <i>C. avellana</i> , подрост — <i>Q. robur</i> , <i>S. caprea</i> , 2–8 м, 0,1–0,7	4
3.5	Березняк разнотравный опушечный с отдельными полянами A1 — 10Б+С,Д, 20–24 м, 0,4–0,8; A2 — <i>P. sylvestris</i> , <i>Q. robur</i> , 14–15 м, 0,1–0,3; B — <i>C. avellana</i> , подрост — <i>Q. robur</i> , 1–3 м, 0,1–0,3	10
3.6	Березняк разнотравный паркового типа A1 — 9Б1С, 21–23 м, 0,2–0,8; A2 не выражен; B — <i>C. avellana</i> , <i>L. xylosteum</i> , <i>S. aucuparia</i> , подрост — <i>Q. robur</i> , 1,5–4 м, 0,1–0,4	5
4.1	Зарастающий мезофитный луг Подрост <i>Q. robur</i> , <i>A. platanoides</i> , <i>F. excelsior</i> , <i>B. pendula</i> , 1–4 м, 0,1	3

Учеты проводили на временных пробных площадях 10×10 м. Число пробных площадей в сообществе подбирали исходя из степени его горизонтальной неоднородности и необходимости учета особей всех онтогенетических групп, представленных в сообществе. Онтогенетическое состояние и жизненность определяли по методике, разработанной для древесных растений [25]. Проростки не учитывались. Особи имматурного и виргинильного состояний не подразделялись на подгруппы. Выделяли три категории жизненности: нормальная, пониженная и низкая. Тип онтогенетического спектра определяли по схемам, разработанным Т. А. Работновым [26] с изменениями [17, 27]; А. А. Урановым и О. В. Смирновой [28]; Л. А. Животовским [29]. Пространственную структуру оценивали визуально, выделяя случайное и контагиозное размещение особей [30]. Минимальная площадь выявления всех онтогенетических групп ЦП оценивалась как на местности, так и картографически. Данные обработаны с помощью программы SigmaPlot 11.0.

Результаты и обсуждение

Онтогенетическая и виталитетная структура ценопопуляций. В табл. 2 представлены онтогенетические и виталитетные спектры исследованных ЦП. Ни в одной из ЦП не были обнаружены особи постгенеративного периода. Жизненность приведена без разделения по онтогенетическим состояниям.

Таблица 2. Онтогенетическая и виталитетная структура ценопопуляций *Quercus robur*

№ ЦП	Доля особей по онтогенетическим состояниям, %						Δ	Ω	Доля особей по категориям жизненности, %		
	j	im	v	g1	g2	g3			Нормальная	Пониженная	Низкая
Широколиственные леса											
1.1	–	9	–	–	73	18	0,5	0,9	64	36	–
1.2	–	–	–	6	81	13	0,5	1	56	25	19
1.3	–	84	16	–	–	–	–	–	28	65	7
Сосняки											
2.1	0,5	92	7	0,5	–	–	0,05	0,2	32	52	16
2.2	4	46	42	7	1	–	0,1	0,3	56	38	7
2.3	2	63	20	13	2	–	0,1	0,3	43	40	17
2.4	3	55	39	3	–	–	0,08	0,3	47	34	19
2.5	–	62	38	–	–	–	–	–	48	50	2
2.6	5	95	–	–	–	–	–	–	34	66	–
2.7	–	18	73	9	–	–	0,1	0,4	71	27	2
2.8	–	65	33	2	–	–	0,08	0,3	41	52	7
2.9	–	83	17	–	–	–	–	–	58	42	–
Березняки											
3.1	–	95	5	–	–	–	–	–	32	61	6
3.2	–	37	58	–	5	–	0,1	0,4	59	24	18
3.3	9,5	90,5	–	–	–	–	–	–	24	57	19
3.4	5	85	8	2	–	–	0,06	0,2	73	27	–
3.5	8	85	5,5	0,5	1	–	0,05	0,2	68	32	–
3.6	–	91	7	2	–	–	0,06	0,2	93	7	–
Зарастающий луг											
4.1	–	94	6	–	–	–	–	–	77	23	–

Примечание. Δ — индекс возрастности, Ω — индекс эффективности [29].

Все ЦП онтогенетически неполночленные. Полночленность же является одним из критериев дефинитивного состояния ЦП [15]. Наиболее близки к полночленным две ЦП в сосняках зеленомошно-разнотравных (2.2 и 2.3) и одна ЦП в березняках разнотравных (3.5): в них отмечены все прегенеративные и генеративные онтогенетические состояния, кроме старшего генеративного. Только в ЦП, относящимся к участкам широколиственных лесов с преобладанием *Q. robur*, отмечены особи старшего генеративного состояния.

Согласно классификации Т. А. Работнова [26] с последующими уточнениями [17, 27], исследованные ЦП относятся к инвазионным и регрессивным. Следуя этой классификации, к инвазионным можно отнести не только ЦП без генеративных особей, но и все ЦП с младшими и средневозрастными генеративными особями, поскольку суммарная доля последних во всех ЦП незначительна. К регрессивным, согласно этой классификации, относятся ЦП в широколиственных лесах (1.1 и 1.2).

В соответствии с классификацией А. А. Уранова и О. В. Смирновой [28], все ЦП с генеративными особями являются нормальными молодыми. Все нормальные ЦП характеризуются левосторонним максимумом, что характерно для древесных видов [15, 17, 31].

По классификации Л. А. Животовского [29], все ЦП с генеративными особями в производных сообществах являются молодыми. ЦП дубравы снытево-разнотравной (1.1) — зрелая, а ЦП дубравы медуницевой — старая (1.2).

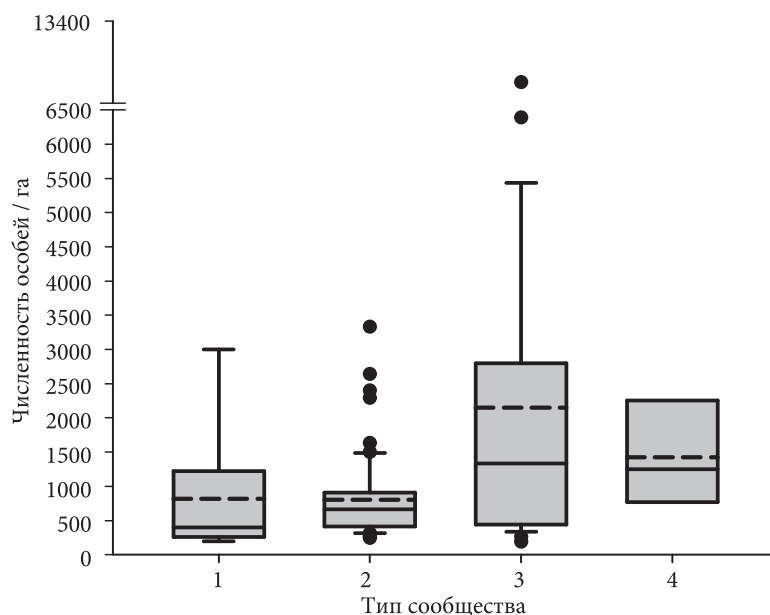
На основе совмещения трех классификаций мы считаем, что ЦП во вторичных сообществах, в которых представлены младшие генеративные особи, можно отнести к переходным между инвазионными и нормальными неполночленными. ЦП, в которых представлены прегенеративные, младшие и средневозрастные генеративные особи, мы относим к нормальным неполночленным. ЦП, в которых представлены только прегенеративные особи, мы относим к инвазионным. ЦП в участках широколиственных лесов без оконной мозаики (1.1 и 1.2) мы считаем регрессивными.

В широколиственных и вторичных лесах выявлены ЦП с преобладанием особей как нормальной, так и пониженной жизненности. При этом абсолютного преобладания особей пониженной жизненности нет ни в одной ЦП. Особи низкой жизненности также не играют заметной роли ни в одной ЦП. В широколиственных лесах доля особей нормальной жизненности снижается по мере ухудшения световой обстановки. В сосняках представлены близкие соотношения особей нормальной и пониженной жизненности, за исключением ЦП 2.1 — из-за большого числа парцелл с неблагоприятными почвенно-гидрологическими условиями и ЦП 2.6 — из-за высокого уровня рекреационной нагрузки. В березняках и на зарастающем лугу жизненность определяется в первую очередь условиями освещения.

Общая численность особей. На рисунке представлено распределение численности ЦП по типам сообществ. Проанализированы данные по всем ПП каждой ЦП.

ЦП в широколиственных лесах и сосняках характеризуются меньшими значениями численности особей, чем в березняках и на зарастающем лугу. При этом многочисленные выбросы в сосняках и выброс с большим отрывом от основного массива данных в березняках свидетельствуют о большой пространственной неоднородности ЦП в подобных сообществах.

Особенности пространственной структуры ЦП. Все онтогенетические группы инвазионных и регрессивных ЦП выявляются на сравнительно небольшой площади (до 500 м²). Это связано как с упрощенной структурой сообщества (ЦП 1.1, 1.2 в широколиственных лесах; 2.9 в сосняке кустарничково-разнотравном; 3.3 в березняке разнотравном; 4.1 на зарастающем лугу), так и с формированием скоплений прегенеративных особей в отдельных парцеллах (ЦП 1.3 в липосиннике осоковом; 2.6 в сосняке разнотравном; 3.1 в березняке неморальном). Полный набор онтогенетических групп, отмеченных у молодых нормальных ЦП



Численность особей *Quercus robur* в исследованных ценопопуляциях по типам сообществ:

Тип сообщества: 1 — широколиственные леса, 2 — сосняки, 3 — березняки, 4 — зарастающий луг. «Ящик» ограничен первым и третьим квартилями. Непрерывная линия внутри «ящика» — медиана, прерывистая линия — среднее. Концы «усов» — края статистически значимой выборки. Отдельные точки — выбросы

с младшими и средневозрастными генеративными особями, может быть обнаружен на достаточно большой площади из-за низкой плотности генеративных особей (2000–8000 м²; 30000 м² в ЦП 2.1 сосняке зеленомошно-разнотравном с выраженным дюнным микрорельефом). Как и в малонарушенных сообществах, наиболее полночленные ЦП выявлены только на достаточно большой площади [32].

Случайной пространственной структурой характеризуются ЦП 1.1, 1.2 в широколиственных лесах; 2.2, 2.3 в сосняках зеленомошно-разнотравных; 2.5, 2.7, 2.9 в сосняках кустарничково-разнотравных; 3.2 в березняке неморальном; 3.3, 3.4 в березняках разнотравных; 4.1 на зарастающем лугу. ЦП с контагиозным распределением особей приведены в табл. 3.

Описано три типа пространственной неоднородности ЦП: скопления имматурных особей в парцеллах или микрогруппировках фитоценоза; скопления имматурных особей, связанные с диссеминацией ближайшей генеративной особи независимо от мозаичности ценоза; отдельные особи в парцеллах или микрогруппировках фитоценоза. Привязанность особей к элементам внутриценотической мозаики, связанной с локальными более благоприятными световыми и гидрологическими условиями, отмечена в липо-осиннике и в сосняках. В березняках не наблюдается связи с внутриценотическим варьированием экологических условий; скопления особей формируются прежде всего за счет плодоношения наиболее близко расположенных генеративных особей. В парцеллах с преобладанием зеленых мхов и низ-

Таблица 3. Особенности пространственной структуры в ЦП *Quercus robur* с контагиозным распределением особей

№ ЦП	Особенности пространственной структуры по онтогенетическим состояниям			
	j	im	v	g1
Широколиственные леса				
1.3	-	++ Периферия окна	+ Центр окна	-
Сосняки				
2.1	-	++ Вблизи взрослых сосен, по краям ям и канав	+ Вблизи взрослых сосен	+ Просвет древостоя
2.4	-	++ Парцелла с редким древостоем	-	-
2.6	-	++ Парцелла с низкой нагрузкой	-	-
2.8	+ Парцелла с редким древостоем	-	-	+ Окна и просветы в древостое
Березняки				
3.1	-	++	-	-
3.5	-	++	-	-
3.6	-	++	-	-

Примечание. + — единичные особи, ++ — скопления особей.

ким проективным покрытием и видовым богатством высших растений в сосняке зеленомошно-разнотравном (ЦП 2.1) обнаружены лишь единичные имматурные особи пониженной жизненности *Q. robur*. В ЦП с контагиозным распределением особей имматурные особи произрастают и вне скоплений.

Перспективы развития ценопопуляций. На основе анализа демографической, виталитетной и пространственной структуры ЦП, а также особенностей гетерогенности и истории развития сообществ, мы дали прогноз развития ЦП *Q. robur* при условии отсутствия антропогенных нарушений.

Геоботаническое и популяционное обследование участков широколиственных лесов в окрестностях г. Пущино [33] в конце 1980-х годов показало отсутствие устойчивого возобновления *Q. robur* в широколиственных лесах: лишь единичные особи достигали имматурного состояния. Наши исследования в участках широколиственных лесов без оконной мозаики (1.1 и 1.2) подтверждают эти данные. Ветровальные окна в липо-осиннике (1.3) примерно соответствуют по площади средним окнам [34], в которых возможно устойчивое поддержание популяций только теневыносливых видов, поэтому следует ожидать достижения виргинильного состояния второй подгруппы или младшего генеративного состояния уже имеющихся в окне виргинильными особями первой подгруппы и длительного пребывания особей в этих состояниях с замедлением онтогенеза. Имматурные особи под сомкнутым пологом липо-осинника обладают пониженной жизненностью, поэтому достижение ими виргинильной стадии маловероятно.

Сосняки считаются одной из наиболее благоприятных формаций для развития *Q. robur* из-за условий освещения [35]. Во всех исследованных нами ЦП в сосняках мы ожидаем переход виргинильных особей в генеративный период онтогенеза. Успешное прохождение онтогенеза ювенильными и имматурными особями *Q. robur* можно прогнозировать в тех сосняках, в которых выражена одна или несколько следующих структурных особенностей: низкая плотность широколиственных видов в ярусе подлеска и втором подъярусе древостоя, наличие парцелл с разреженным древостоем, ветровальные окна. Такими характеристиками отличаются сосняк зеленомошно-разнотравный (2.3) и сосняки кустарничково-разнотравные (2.4, 2.5, 2.8, 2.9). Факторами, лимитирующими развитие ЦП в сосняках, являются также неблагоприятные почвенно-гидрологические условия (2.1) и высокая рекреационная нагрузка (2.6).

Во всех исследованных нами ЦП в березняках с высокой вероятностью произойдет переход виргинильных особей в генеративный период онтогенеза. При этом успешное прохождение онтогенеза ювенильными и имматурными особями *Q. robur* наиболее вероятно только в березняках разнотравных из-за благоприятной световой обстановки, обусловленной низкой сомкнутостью подлеска и небольшим числом особей подроста широколиственных видов. В березняках неморальных наблюдается сильное затенение в ярусе подлеска, в первую очередь из-за разрастания кустов *S. avellana*, что вызывает задержку развития имматурных особей и влияет на их жизненность.

ЦП на зарастающем лугу в отсутствие весенних палов способна восстановить максимальную полночленность за время достижения представленными в ней виргинильными особями средневозрастного генеративного состояния.

Полученные данные позволяют реконструировать устойчивое существование популяций *Q. robur* на ландшафтном уровне при периодических нарушениях древесных сообществ, приводящих к формированию вторичных, по существующим представлениям, вариантов сообществ — зарастающих лугов, светлых лесов. Кажется достаточно вероятным, что в доагрикультурный период такие сообщества могли быть неотъемлемыми элементами ландшафта. Хорошее возобновление *Q. robur* в светлых лесах и на зарастающих лугах согласуется с гипотезой о значительной регулирующей роли стадных копытных-фитофагов. Способность *Q. robur* успешно проходить онтогенез в производных сообществах подтверждается результатами исследований в других регионах центральной части европейской России [24, 36].

Заключение

Наши исследования состояния ценопопуляций *Q. robur* в Южном Подмоскowie показали, что в широколиственных лесах поддержание потока поколений невозможно. Условия, подходящие для успешного прохождения онтогенеза уже имеющимися особями *Q. robur* и приживания новых из поступающих в ЦП диаспор, складываются в сосняках с низкой плотностью других широколиственных видов в ярусе подлеска и втором подъярусе древостоя, наличием мозаики парковых парцелл и ветровальных окон; в разнотравных березняках и на зарастающем лугу. Полученные нами результаты подтверждают данные предыдущих исследований [20, 21], свидетельствующие о том, что вторичные мелколиственные и хвойно-мелко-

лиственные леса, особенно на старопахотных землях, служат резервом для восстановления полночленности популяций *Q. robur*.

Литература

1. Восточноевропейские широколиственные леса / под ред. О. В. Смирновой. М.: Наука, 1994. 364 с.
2. Коротков В. Н. Новая парадигма в лесной экологии // Биолог. науки. 1991. № 8. С. 7–20.
3. Смирнова О. В., Торопова Н. А., Луговая Д. Л., Алейников А. А. Популяционная парадигма в экологии и экосистемные процессы // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2011. Т. 116, вып. 4. С. 41–47.
4. Смирнова О. В., Чистякова А. А. Сохранить естественные дубравы // Природа. 1988. № 3. С. 40–45.
5. Смирнова О. В., Бобровский М. В. Дуб-кочевник // Природа. 2004. № 12. С. 26–30.
6. Цельникер Ю. Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 215 с.
7. Евстигнеев О. И. Отношение лиственных деревьев к свету // Биолог. науки. 1991. № 8. С. 20–29.
8. Морозов Г. Ф. Учение о лесе. М., Л.: ГИЗ, 1930. 440 с.
9. Смирнова Н. И. Возобновление древесных пород в лесостепной дубраве: дис. ... канд. биол. наук. Л., 1954. 195 с.
10. Калинин Н. П. Дубравы России. М.: МПР РФ, ВНИИЦ «Ресурс», 2000. 532 с.
11. Грищенко К. К. Демографическая структура ценопопуляций видов-эдикторов производных липовых и кленовых лесов в Саратовском правобережье: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2008. 20 с.
12. Рябцев И. С., Тиходеева М. Ю., Рябцева И. М. Подпологовое возобновление лесобразующих пород в широколиственных лесах разного возраста с господством дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) // Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер. 3. Биология. 2009. Вып. 2. С. 11–21.
13. Рябцев И. С. Возобновление широколиственных пород под пологом древостоя: дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2014. 180 с.
14. Аргунова М. В. Популяционная организация дубово-грабовых лесов Западной Украины и оптимизация их структуры: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1992. 18 с.
15. Заугольнова Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблема их мониторинга: дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 72 с.
16. Смирнова О. В., Чистякова А. А., Дробышева Т. И. Ценопопуляционный анализ и прогнозы развития дубово-грабовых лесов Украины // Журн. общей биологии. 1987. Т. 48, № 2. С. 200–212.
17. Смирнова О. В., Бобровский М. В., Ханина Л. Г. Оценка и прогноз сукцессионных процессов в лесных ценозах на основе демографических методов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106, вып. 5. С. 25–33.
18. Vera F. W. M. Grazing ecology and forest history. N. Y.: Oxon, 2000. 507 p.
19. Евстигнеев О. И., Воеводин П. В. Формирование лесной растительности на лугах (на примере Неруссо-Десянского Полесья) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2013. Т. 118, вып. 4. С. 64–70.
20. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / под ред. Л. Б. Заугольновой. М.: Научный мир, 2000. 196 с.
21. Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / под ред. О. В. Смирновой, Е. С. Шапошникова. СПб.: РБО, 1999. 549 с.
22. Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А., Прилепский Н. Г. Растительный покров окрестностей Пущино. Пущино: ОНТИ ПНЦ, 1992. 177 с.
23. Почвенная карта Московской области. 1985. Масштаб 1 : 300 000 / под ред. А. И. Саталкина. М.: ГУК СССР, 1989.
24. Евстигнеев О. И. Механизмы поддержания биологического разнообразия лесных ценозов: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Нижний Новгород, 2010. 49 с.
25. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. Методические разработки для студентов биологических специальностей / под ред. О. В. Смирновой. М.: Прометей, 1989. 105 с.
26. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. ВИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
27. Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И. Современная наука о растительности: учебник. М.: Логос, 2001. 264 с.

28. Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 1. С. 119–134.
29. Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
30. Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С., Смирнова О. В. Ценопопуляции растений (черты популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.
31. Заугольнова Л. Б. Численность и возрастные спектры ценопопуляций ясеня обыкновенного в фитоценозах лесной и лесостепной зон Европейской части СССР // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1971. Т. 76, № 6. С. 112–121.
32. Смирнова О. В., Понадюк Р. В., Чистякова А. А. Популяционные методы определения минимальной площади лесного ценоза // Ботан. журн. 1988. Т. 73, № 10. С. 1423–1433.
33. Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А. Характеристика состояния участков широколиственных лесов в окрестностях г. Пущина // Биоценозы окрестностей Пущина. Пущино: Институт почвоведения и фотосинтеза АН СССР, 1990. С. 74–80 (серия «Экология малого города»).
34. Чистякова А. А. Мозаичные сукцессии широколиственных лесов европейской части СССР и их роль в самоподдержании сообществ // Биол. науки. 1991. № 8 (332). С. 30–45.
35. Фардеева М. Б., Исламова Г. Р. Особенности популяционной организации древесных видов хвойно-широколиственных лесов // Вестник ТГГПУ. 2007. № 2–3(9–10). С. 112–121.
36. Евстигнеев О. И., Коротков В. Н. Сукцессии сосновых лесов задровской местности в Неруссо-Деснянском полесье // Бюлл. Брянского отделения РБО. 2013. № 1(1). С. 31–41.

Для цитирования: Стаменов М. Н. Структура ценопопуляций *Quercus robur* L. (Fagaceae) в южном Подмоскowie // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. Биология. 2016. Вып. 2. С. 87–99. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.206

References

1. *Vostochnoevropskie shirokolistvennye lesa [East European broadleaved forests]*. Ed. by O. V. Smirnova. Moscow, Nauka Publ., 1994. 364 p. (In Russian)
2. Korotkov V. N. Novaia paradigma v lesnoi ekologii [New paradigm in forest ecology]. *Biologicheskie nauki [Biological sciences]*, 1991, no. 8, pp. 7–20. (In Russian)
3. Smirnova O. V., Toropova N. A., Lugovaia D. L., Aleinikov A. A. Populiatsionnaia paradigma v ekologii i ekosistemnye protsessy [Population paradigm in ecology and ecosystem processes]. *Biulleten' MOIP. Otd. biol. [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series]*, 2011, vol. 116, no. 4, pp. 41–47. (In Russian)
4. Smirnova O. V., Chistiakova A. A. Sokhranit' estestvennye dubravy [Save the natural oakeries]. *Priroda*, 1988, no. 3, pp. 40–45. (In Russian)
5. Smirnova O. V., Bobrovskii M. V. Dub-kochevnik [Oak A Nomadic]. *Priroda*, 2004, no. 12, pp. 26–30. (In Russian)
6. Tsel'niker Iu. L. *Fiziologicheskie osnovy tenevynoslivosti drevesnykh rastenii [Physiologic bases of shade tolerance in arboreal plants]*. Moscow, Nauka Publ., 1978. 215 p. (In Russian)
7. Evstigneev O. I. Otnoshenie listvennykh dere'vev k svetu [Relation of the foliar trees to light]. *Biologicheskie nauki [Biological sciences]*, 1991, no. 8, pp. 20–29. (In Russian)
8. Morozov G. F. *Uchenie o lese [The doctrine of the forest]*. Moscow, Leningrad, State publishing house, 1930. 440 p. (In Russian)
9. Smirnova N. I. *Vozobnovlenie drevesnykh porod v lesostepnoi dubrave*. Dis. kand. biol. nauk [Renewal of trees in the forest-steppe oakery]. PhD diss. of biological sciences]. Leningrad, 1954. 195 p. (In Russian)
10. Kalinichenko N. P. *Dubravy Rossii [Oakeries of Russia]*. Moscow, Ministry of natural resources of the Russian Federation, Russian scientific research publishing center "Resource", 2000. 532 p. (In Russian)
11. Grishchenko K. K. *Demograficheskaiia struktura tsenopopuliatsii vidov-edifikatorov proizvodnykh lipovykh i klenovykh lesov v Saratovskom pravoberezh'e*. Avtoref. dis. kand. biol. nauk [Demographic structure of coenopopulations of the key-species of secondary lime and maple forests in Saratov right bank]. Thesis of PhD Diss. of biological sciences]. Saratov, 2008. 20 p. (In Russian)
12. Riabtsev I. S., Tikhodeeva M. Iu., Riabtseva I. M. Podpologovoe vozobnovlenie lesoobrazuiushchikh porod v shirokolistvennykh lesakh raznogo vozrasta s gospodstvom duba chereshchatogo (*Quercus robur* L.) [Under shelterwood regeneration of woody plants in oak-dominated (*Quercus robur* L.) broadleaf stands of different age]. *Vestnik of Saint-Petersburg University. Series 3. Biology*, 2009, issue 2, pp. 11–21. (In Russian)

13. Riabtsev I. S. *Vozobnovlenie shirokolistvennykh porod pod pologom drevostoia*. Dis. kand. biol. nauk [Regeneration of broadleaved species under the canopy. PhD Diss. of biological sciences]. St. Petersburg, 2014. 180 p. (In Russian)
14. Argunova M. V. *Populatsionnaia organizatsiia dubovo-grabovykh lesov Zapadnoi Ukrainy i optimizatsiia ikh struktury*. Avtoref. diss. kand. biol. nauk [Population organization of oak-hornbeam forests of Western Ukraine and optimization of their structure. Thesis of PhD Diss. of biological sciences]. Moscow, 1992. 18 p. (In Russian)
15. Zaugol'nova L. B. *Struktura populatsii semennykh rastenii i problema ikh monitoringa*. Diss. d-ra biol. nauk [Structure of populations of seed plants and the problem of their monitoring. Doct. Diss. of biological sciences]. St. Petersburg, 1994. 72 p. (In Russian)
16. Smirnova O. V., Chistiakova A. A., Drobysheva T. I. Tsenopopulatsionnyi analiz i prognozy razvitiia dubovo-grabovykh lesov Ukrainy [Coenopopulation analysis and forecasts of development of oak-hornbeam forests in Ukraine]. *Zhurnal obshchei biologii* [Biology bulletin reviews], 1987, vol. 48, no. 2, pp. 200–212. (In Russian)
17. Smirnova O. V., Bobrovskii M. V., Khanina L. G. Otsenka i prognoz suksessionnykh protsessov v lesnykh tsenozakh na osnove demograficheskikh metodov [Assessment and forecast of successional processes in forest cenoses based on the demographic methods]. *Biulleten' MOIP. Otd. biol.* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series], 2001, vol. 106, issue 5, pp. 25–33. (In Russian)
18. Vera F. W. M. *Grazing ecology and forest history*. N. Y., Oxon, 2000. 507 p.
19. Evstigneev O. I., Voevodin P. V. Formirovanie lesnoi rastitel'nosti na lugakh (na primere Nerussodesnianskogo Poles'ia) [Formation of forest vegetation in fallow arable lands (the example of Nerussa-Desna woodlands, Bryansk region)]. *Biulleten' MOIP. Otd. biol.* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series], 2013, vol. 118, issue 4, pp. 64–70. (In Russian)
20. *Otsenka i sokhranenie bioraznoobraziia lesnogo pokrova v zapovednikakh Evropeiskoi Rossii* [Assessment and conservation of the forest cover biodiversity in reserves of European Russia]. Ed. by L. B. Zaugol'nova. Moscow, Nauchnyy mir Publ., 2000. 196 p. (In Russian)
21. *Suksessionnye protsessy v zapovednikakh Rossii i problemy sokhraneniia biologicheskogo raznoobraziia* [Forest successions in protected areas of Russia and problems of biodiversity conservation]. Eds O. V. Smirnova, E. S. Shaposhnikov. St. Petersburg, Russian botanical society Publ., 1999. 549 p. (In Russian)
22. Alekseev Iu. E., Karpukhina E. A., Prilepskii N. G. *Rastitel'nyi pokrov okrestnostei Pushchina* [Vegetation cover of the vicinities of Pushchino]. Pushchino, Branch of scientific and technical information of Pushchino scientific center Publ., 1992. 177 p. (In Russian)
23. *Pochvennaia karta Moskovskoi oblasti. 1985. Masshtab 1 : 300 000* [Soil map of Moscow region. 1985. Scale 1 : 300 000]. Ed. by A. I. Satalkin. Moscow, Main direction of geodesy and cartography of USSR Publ., 1989. (In Russian)
24. Evstigneev O. I. *Mekhanizmy podderzhaniia biologicheskogo raznoobraziia lesnykh tsenozov*. Avtoref. dokt. dis. [Mechanisms of maintenance of forest coenoses biodiversity. Thesis of doctor of biological sciences]. Nizhniy Novgorod, 2010. 49 p. (In Russian)
25. *Diagnozy i kliuchi vozrastnykh sostoianii lesnykh rastenii. Derev'ia i kustarniki. Metodicheskie razrabotki dlia studentov biologicheskikh spetsial'nostei* [Diagnoses and keys of the age stages of forest plants. Trees and shrubs. Methodical development for students of biological specialties]. Ed. by O. V. Smirnova. Moscow, Prometey Publ., 1989. 105 p. (In Russian)
26. Rabotnov T. A. Zhiznennyi tsikl mnogoletnikh travianistykh rastenii v lugovykh tsenozakh [Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow coenoses]. *Tr. BIN AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika* [Works of the Institute of Botany of the Academy of Sciences of USSR. Series 3. Geobotany], 1950, issue 6, pp. 7–204. (In Russian)
27. Mirkin B. M., Naumova L. G., Solomeshch A. I. *Sovremennaia nauka o rastitel'nosti: uchebnik* [Modern science about vegetation: textbook]. Moscow, Logos Publ., 2001. 264 p. (In Russian)
28. Uranov A. A., Smirnova O. V. Klassifikatsiia i osnovnye cherty razvitiia populatsii mnogoletnikh rastenii [Classification and basic features of the development of perennial plant populations]. *Biulleten' MOIP. Otd. biol.* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series], 1969, vol. 74, issue 1, pp. 119–134. (In Russian)
29. Zhivotovskii L. A. Ontogeneticheskie sostoianiia, effektivnaia plotnost' i klassifikatsiia populatsii rastenii [Ontogenetic states, effective density and classification of plant populations]. *Ekologiia* [Russian Journal of Ecology], 2001, no. 1, pp. 3–7. (In Russian)
30. Zaugol'nova L. B., Zhukova L. A., Komarov A. S., Smirnova O. V. *Tsenopopulatsii rastenii (ocherki populatsionnoi biologii)* [Coenopopulations of plants (essays on population biology)]. Moscow, Nauka Publ., 1998. 184 p. (In Russian)

31. Zaugolnova L. B. Chislennost' i vozrastnye spektry tsenopopuliatsii iasenia obyknovennogo v fitotsenozakh lesnoi i lesostepnoi zon Evropeiskoi chasti SSSR [The abundance and age spectra of european ash coenopopulations in the phytocenoses of forest and forest-steppe zones of the European part of the USSR]. *Biulleten' MOIP. Otd. Biol.* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series], 1971, vol. 76, no. 6, pp. 112–121. (In Russian)

32. Smirnova O. V., Ponadiuk R. V., Chistiakova A. A. Populiatsionnye metody opredeleniia minimal'noi ploshchadi lesnogo tsenoza [Population methods in the determination of the minimal area of a forest coenosis]. *Botanicheskii zhurnal* [Botanical Journal], 1988, vol. 73, no. 10, pp. 1423–1433. (In Russian)

33. Zaugolnova L. B., Zhukova L. A. [Characterization of the state of broadleaved forest patches in the vicinities of Pushchino]. *Biotsenozы okrestnostei Pushchina. Seriya "Ekologiya malogo goroda"* [Biocenoses of the vicinities of Pushchino. Series "Ecology of the small town"]. Pushchino, Institute of soil sciences and photosynthesis of the Academy of Sciences of USSR Publ., 1990, pp. 74–80. (In Russian)

34. Chistiakova A. A. Mozaichnye suksessii shirokolistvennykh lesov evropeiskoi chasti SSSR i ikh rol' v samopodderzhanii soobshchestv [Mosaic successions in broadleaved forests in the European part of the USSR and their role in self-maintenance of communities]. *Biologicheskie nauki* [Biological sciences], 1991, no. 8 (332), pp. 30–45. (In Russian)

35. Fardeeva M. B., Islamova G. R. Osobennosti populiatsionnoi organizatsii drevesnykh vidov khvoino-shirokolistvennykh lesov [The peculiarities of the population of arboretum organization of deciduous-coniferous woods]. *Vestnik TGGPU* [Vestnik of Tatarian state humanitarian pedagogical university], 2007, no. 2–3(9–10), pp. 112–121. (In Russian)

36. Evstigneev O. I., Korotkov V. N. Suksessii sosnovykh lesov zandrovoi mestnosti v Nerusso-Desnianskom poles'e [Successions of pine forests within outwash plains (sandurs) in Nerussa-Desna Polesye]. *Biulleten' Bryanskogo otdeleniia RBO* [Bulletin of Bryansk department of Russian botanical society], 2013, no. 1(1), pp. 31–41. (In Russian)

For citation: Stamenov M. N. Structure of coenopopulations of *Quercus robur* L. (Fagaceae) in Southern Moscow region. *Vestnik of Saint-Petersburg University. Series 3. Biology*, 2016, issue 2, pp. 87–99. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.206

Статья поступила в редакцию 30 декабря 2015 г., принята 4 марта 2016 г.

Сведения об авторе:

Стаменов Мирослав Найчев — инженер

Stamenov Miroslav Naychev — research engineer