

Оригинальная статья

УДК 630.187.22

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-471-486>

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В СПЕЛЫХ СОСНОВЫХ НАСАЖДЕНИЯХ МОСКВЫ

Д. В. Лежнев ^{1✉}, А. В. Лебедев ²

¹ Институт лесоведения РАН

Россия, 143030, Московская область, с. Успенское, ул. Советская, д. 21

² Российский государственный аграрный университет –
МСХА имени К. А. Тимирязева

Россия, 127434, г. Москва, ул. Тимирязевская, д. 49

Поступила в редакцию 17.11.2023 г., после доработки 04.03.2024 г., принята 04.03.2024 г., опубликована 17.12.2024 г.

Аннотация. Представлены результаты изучения онтогенетической структуры ценопопуляций древесных растений на 16 постоянных пробных площадях в спелых сосновых древостоях, расположенных в г. Москве. Впервые в условиях Московского региона применен ценопопуляционный подход для оценки возобновительной способности древесных пород в сосновых дендроценозах. В ходе исследования были рассмотрены участки спелых сосновых насаждений, которые являются репрезентативными для Московского региона. Рассмотрены онтогенетические спектры ценопопуляций: *Pinus sylvestris* L., *Acer platanoides* L., *Tilia cordata* Mill., *Ulmus laevis* Pall. и *Corulus avellana* L. Проведен анализ численности древесно-кустарниковой растительности нижних ярусов насаждений (подрост и подлесок) и их встречаемости на пробных площадях. Ценопопуляция *P. sylvestris* имеет возрастной спектр правосторонний с преобладанием особей генеративного состояния и в данных условиях является регрессивной, так как полностью отсутствуют предгенеративные особи. Ценопопуляции *A. platanoides*, *U. laevis* и *C. avellana* характеризуются как эффективно самоподдерживающиеся, а *T. cordata* – умеренно самоподдерживающаяся. По результатам исследования выявлено, что онтогенетические спектры большинства популяций изученных видов являются неполными из-за отсутствия у растений некоторых онтогенетических состояний. Значительная часть ценопопуляций видов имеет бимодальный онтогенетический спектр. Онтогенетическое состояние и формирование циклов генерации широколиственных пород объясняется наличием достаточного количества открытых участков – «окон». Отмечено, что подрост имеет достаточно высокий процент отпада до достижения им генеративного онтогенетического состояния под воздействием внешних и внутривидовых факторов. Анализ породного состава подроста и подлеска показал, что набор древесно-кустарниковой растительности насчитывает 12 видов.

Ключевые слова: онтогенетическая структура, ценопопуляция, сосновые насаждения, урбанизированная среда, Лесная опытная дача, Москва

✉ Для корреспонденции. Лаборатория лесоводства и биологической продуктивности Института лесоведения РАН.

ORCID и e-mail адреса: Лежнев Даниил Викторович: <https://orcid.org/0000-0003-2706-7320>, lezhev.daniil@yandex.ru;
Лебедев Александр Вячеславович: <https://orcid.org/0000-0002-8939-942X>, alebedev@rgau-msha.ru.

Соблюдение этических норм. В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Лежнев Д. В., Лебедев А. В. Онтогенетическая структура ценопопуляций древесных растений в спелых сосновых насаждениях Москвы // Поволжский экологический журнал. 2024. № 4. С. 471 – 486. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-471-486>

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время в Московском регионе наблюдается повышение среднегодовой температуры воздуха, увеличивается продолжительность вегетационного периода, теплого периода года, количество выпадающих осадков, которые приобретают ливневый характер, увеличивается число экстремальных метеорологических явлений (Lezhnev, Lebedev, 2023). Под влиянием климатических трансформаций урбоэкосистемы подвергаются воздействию негативных факторов: засухи в течение вегетационного периода, распространение вредителей и болезней леса, – что в будущем может привести к негативным последствиям для лесного хозяйства (Sannikov, Petrova, 2012; Korotkov, 2023; Lebedev, 2023). Комплексные последствия изменения климата катализируют быстрые изменения урбоэкосистем, оказывая влияние на режимы естественных процессов во всем мире (Dubenok et al., 2021; Hagmann et al., 2021; Williams et al., 2022; Korotkov et al., 2023; Meigs et al., 2023).

Изучение структуры ценопопуляции имеет важное значение для понимания различных эколого-биологических аспектов их формирования (Río M. del et al., 2016; Lezhnev, Dubei, 2023). Для оценки состояния отдельных видов в растительных сообществах применяется популяционно-онтогенетический подход (Zhivotovsky, 2001; Morozova, 2018; Kupriyanov et al., 2021), который получил в экологии широкое применение. Данный метод учитывает разные показатели, которые характеризуют развитие растений в условиях конкретного фитоценоза. В частности, важная особенность каждой ценопопуляции – ее онтогенетический спектр (распределение особей по онтогенетическим состояниям). Онтогенетический спектр является демографической характеристикой ценопопуляции. При изучении онтогенетической структуры популяций в большинстве случаев проростки не учитывают в связи с их лабильностью; также обычно не учитывают отмершие растения ввиду сложности их учета (Osmanova, Zhivotovsky, 2020).

Принимая во внимание выполнение лесами Московского региона разнообразных защитных и средообразующих функций, в настоящий момент становится актуальным изучение онтогенетической структуры ценопопуляций древесных растений в условиях изменения климата, высокого уровня техногенного воздействия и увеличивающейся рекреационной нагрузки. Изучение популяционной структуры основных лесообразующих пород относится к важным задачам по выявлению особенностей и закономерностей естественного возобновления (Uranov, Serebryakova, 1976; Evstigneev, Korotkov, 2016; Skliar et al., 2020).

Цель исследования – определить особенности эколого-демографической структуры ценопопуляций для основных видов в спелых сосновых насаждениях, расположенных в урбанизированной среде.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование онтогенетической структуры ценопопуляций сосны обыкновенной, клена остролистного, вяза гладкого, липы мелколистной и лещины обыкновенной в спелых сосновых древостоях проводили в 2022 г. в Лесной опытной даче Тимирязевской академии на основании комплекса количественных и качественных признаков (Zhukova et al., 2013; Evstigneev, Korotkov, 2016). В исследовании использованы данные сплошного перечета в древостоях, полученные на 16 постоянных пробных площадях (ППП), расположенных на территории четвертого квартала Лесной опытной дачи (рис. 1). При учете всходов, подроста и подлеска выполнялась закладка учетных площадок размером 25 м², в количестве 5 штук с размещением методом конверта (Stonozhenko et al., 2018; Lezhnev, 2022). Названия видов сосудистых растений и их таксономическая принадлежность приведены по сводке П. Ф. Маевского (Maevskiy, 2014).

На этапе камеральной обработки перечетов для древостоя определялись следующие показатели: 1) запас по таблицам объемов стволов, 2) относительная полнота по стандартным таблицам, 3) средний диаметр, 4) средняя высота графическим методом, 5) формула состава насаждения по соотношению запасов древесных пород, 6) класс бонитета по соотношению средней высоты и возраста.

В исследовании выделялось 5 основных онтогенетических состояний, которые отмечаются в индивидуальном развитии деревьев: ювенильные, имматурные, виргинильные, генеративные и сенильные особи. Так как проростки являются наиболее динамичной и нестабильной онтогенетической группой, в возрастных спектрах ценопопуляции не учитывались (Chibakova et al., 2022). Онтогенетические состояния исследуемых видов определяли по существующей периодизации онтогенеза растений и основным методическим подходам (Rabotnov, 1950; Urtsov, 1967; Zaugolnova et al., 1993; Zlobin, 2009). Возрастные спектры в виде графиков выражали в процентах от общего числа особей. При анализе данных выполнялся расчет основных описательных статистик (средняя, минимум, максимум, коэффициент вариации).

Популяционные исследования помимо визуальных оценок основываются на количественной оценке различных ценопопуляций. Особенности онтогенетической структуры ценопопуляций основных древесно-кустарниковых пород выявлялись путем расчета индексов (Zhukova, 1987; Nukhimovsky, 1997; Glotov, 1998; Zhivotovsky, Osanova, 2019): восстановления, замещения, молодости, зрелости, старения, возрастности, эффективности ценопопуляции и эффективной экологической плотности ценопопуляций (табл. 1).



Рис. 1. Расположение Лесной опытной дачи и постоянных пробных площадей

Fig. 1. Location of the Forest Experimental Station and permanent sample plots

Таблица 1. Индексы возрастных характеристик ценопопуляций
Table 1. Indices of age characteristics of the cenopopulations

Количественный показатель / Quantitative indicator	Расчетная формула / Calculation formula
Индекс восстановления / Recovery index (I_B)	$I_B = \frac{j + im + v}{g_1 + g_2 + g_3}$
Индекс замещения / Substitution index (I_3)	$I_3 = \frac{j + im + v}{g_1 + g_2 + g_3 + ss + s + sc}$
Индекс молодости / Youth index (I_V)	$I_V = \frac{j + im + v}{g_1 + g_2 + g_3 + ss + s + sc}$
Индекс зрелости / Maturity index (I_g)	$I_g = \frac{g_1 + g_2 + g_3}{j + im + v + g_1 + g_2 + g_3 + ss + s + sc}$
Индекс старения / Aging index (I_s)	$I_s = \frac{ss + s + sc}{j + im + v + g_1 + g_2 + g_3 + ss + s + sc}$
Индекс возрастности популяции / Population age index (Δ)	$\Delta = \frac{\sum_i m_i n_i}{N}$
Индекс эффективности ценопопуляции / Cenopopulation efficiency index (ω)	$\omega = \frac{\sum_i e_i n_i}{N}$
Эффективная экологическая плотность ценопопуляции / Effective ecological density of the cenopopulation (M_e)	$M_e = \omega M$

Примечание. j – количество ювенильных особей, im – количество имматурных особей, v – количество виргинильных особей, g – количество генеративных особей, s – количество сенильных особей, m_i – возрастность особей i -го онтогенетического состояния, n_i – число особей i -го состояния в ценопопуляции, N – общее число особей в ценопопуляции, e_i – относительная эффективность потребления энергии растениями i -го онтогенетического состояния, ω – индекс эффективности ценопопуляции, M – численность (плотность) ценопопуляции.

Note. j – number of juvenile individuals, im – number of immature individuals, v – number of virginal individuals, g – number of generative individuals, s – number of senile individuals, m_i – age of individuals of the i^{th} ontogenetic state, n_i – number of individuals of the i^{th} state in the cenopopulation, N – total number of individuals in the cenopopulation, e_i – relative efficiency of energy consumption by plants of the i^{th} ontogenetic state, ω – efficiency index of the cenopopulation, M – abundance (density) of the cenopopulation.

Статистическая обработка данных проводилась с использованием методов описательной статистики. Выполнялся расчет средней арифметической (*mean*), минимальных (*min*) и максимальных (*max*) значений, коэффициента вариации (*CV*). На основании рассчитанных значений описательных статистик делались выводы о количественных характеристиках оценок онтогенетического состояния популяций и их изменчивости внутри отдельных выборок. Сравнение средних между ценопопуляциями пробных площадей выполнялось с использованием однофакторного дисперсионного анализа ANOVA ($p \leq 0.05$). Статистическая обработка выполнена в пакетах программ Microsoft Office Excel 2016 (Microsoft Corp., USA) и Statistica 6.1 (StatSoft Inc., OK, USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследуемые участки спелых сосновых насаждений являются репрезентативными для Московского региона: тип лесорастительных условий – C_2 , тип леса – сосняк сложный, класс возраста насаждений – VII, класс бонитета – I (табл. 2).

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Средняя высота первого яруса насаждений составляет от 28.9 до 32.5 м, средний диаметр – от 32.0 до 38.4 см, запас – от 439 до 753 м³/га. Второй ярус характеризуется средними высотами от 14.3 до 21.2 м, средними диаметрами от 14.0 до 23.5 см, запасами от 11 до 84 м³/га.

Таблица 2. Таксационная характеристика насаждений на постоянных пробных площадях
Table 2. Stands indicators on the permanent sample plots

№ / No.	Ярус / Tier	Состав / Composition	Возраст / Age	Средняя / Average		Полнота / Canopy density	Запас, м ³ /га / Stock, m ³ /ha
				высота, м / height, m	диаметр, см / diameter, cm		
4/А	I	9С1Б+Лп+Д	132	31.1	32.8	1.01	656
	II	10Кло	–	21.2	18.7	0.19	61
4/Б	I	9С1Лп	132	31.8	34.5	1.02	680
	II	4Лп6Кло	–	15.6	17.5	0.19	40
4/В	I	8С1Лп1Кло	132	30.9	32.0	0.93	609
	II	10Кло	–	21.4	19.3	0.26	84
4/Е	I	9С1Лп	132	32.5	36.5	1.11	741
	II	9Кло1С	–	17.7	18.6	0.36	72
4/Ж	I	9С1Лп	133	28.9	34.0	0.69	506
	II	10Кло	–	18.6	17.4	0.08	24
4/Д	I	10С+Б+Лп	132	32.3	32.5	0.92	623
	II	6Кло3С1Лп+Б	–	17.2	17.1	0.29	70
4/К	I	7С3Лп	132	31.0	33.5	0.81	524
	II	6Лп2В2Кло	–	16.8	18.9	0.07	30
4/Л	I	8С2Лп	133	29.9	34.1	0.72	439
	II	4Лп4В2Кло	–	15.6	14.4	0.08	18
4/М	I	9С1Лп	133	31.4	34.8	0.94	622
	II	6Лп3В1Кло	–	16.8	23.5	0.09	21
4/Н	I	10С	133	31.9	36.5	0.69	459
	II	7Е3В	–	16.8	16.8	0.04	11
4/О	I	10С+Е	133	32.5	37.8	1.13	753
	II	6Б4В	–	15.4	19.3	0.05	17
4/Р	I	7С2Лп1Е+Д	132	29.8	33.9	0.90	563
	II	5Лп3Кло1Е1В	–	14.3	14.2	0.09	18
4/С	I	10С+Лп+Е	134	30.4	35.6	0.93	589
	II	8Е2В	–	17.1	15.7	0.11	30
4/Т	I	6С2Е2Лп	134	31.3	36.3	1.00	645
	II	6Е4В	–	17.0	14.0	0.06	21
4/У	I	7С2Лп1Е	134	30.4	38.4	0.97	607
	II	8Е2В	–	14.5	17.3	0.07	26
4/Ф	I	9С1Е	133	30.2	35.3	0.72	456
	II	6Е4В	–	18.1	18.1	0.06	20

Примечание. С – сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* Linnaeus, 1753), Б – береза повислая (*Betula pendula* Roth, 1788), Лп – липа мелколистная (*Tilia cordata* Miller, 1768), Е – ель европейская (*Picea abies* Karsten, 1881), Д – дуб черешчатый (*Quercus robur* Linnaeus, 1753), Кло – клен остролистный (*Acer platanoides* Linnaeus, 1753), В – вяз гладкий (*Ulmus laevis* Pallas, 1784).

Note. С – Scots pine (*Pinus sylvestris* Linnaeus, 1753), Б – Birch (*Betula pendula* Roth, 1788), Лп – Linden (*Tilia cordata* Miller, 1768), Е – European spruce (*Picea abies* Karsten, 1881), Д – Oak (*Quercus robur* Linnaeus, 1753), Кло – Norway maple (*Acer platanoides* Linnaeus, 1753), В – Elm (*Ulmus laevis* Pallas, 1784).

Проведя анализ количественного и качественного состояния нижних ярусов древесно-кустарниковой растительности в сосновых древостоях, стоит отметить, что значительную часть в подросте на исследуемых объектах занимает клен остролистный, за исключением таких ППП, как 4/Т (31%) и 4/Р (36%). В переводе на крупный подрост количество клена остролистного на исследуемых пробных площадях составляет в среднем – 4645 шт./га; клена ложноплатанового (*Acer pseudo-platanus* Linnaeus, 1753) – 805 шт./га; дуба черешчатого – 770 шт./га; вяза гладкого – 762 шт./га, а остальные древесные породы имеют численность менее 100 шт./га. Всего в подросте исследуемых сосновых древостоев насчитывается 7 лесообразующих пород (рис. 2).

При анализе распределения подроста по категориям крупности в Лесной опытной даче необходимо отметить, что на ППП преобладает мелкий (76.6%) подрост. Доля среднего и крупного подроста в среднем составляет 12.2 и 11.2% соответственно, что свидетельствует о достаточно значительном проценте отпада подроста под воздействием внешних и внутриценотических факторов. Общая встречаемость подроста на исследуемых участках следующая: *A. platanoides* – 100%; *Q. robur* и *U. laevis* – 75.0%; *A. pseudoplatanus* и *T. cordata* – 62.5%; *Aesculus hippocastanum* Linnaeus, 1753 – 25.0% и *Acer saccharinum* Linnaeus, 1753 – 18.8%.

Подлесок исследуемых участков представлен 5 основными видами (рис. 3): рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* Linnaeus, 1753), лещина обыкновенная (*Corylus avellana* Karsten, 1881), черемуха обыкновенная (*Prunus padus* Linnaeus, 1753), крушина ломкая (*Frangula alnus* Miller, 1768) и жимолость обыкновенная (*Lonicera xylosteum* Linnaeus, 1753).

В подлеске преобладает *S. aucuparia* и составляет в среднем 39.4% от общего количества, также значительно представлены *C. avellana* – 23.3 и *P. padus* – 21.6%. *F. alnus* и *L. xylosteum* представлены незначительно – 8.7 и 7.0% соответственно. Общая встречаемость подлесочных пород на пробных площадях следующая: *S. aucuparia* – 87.5%, *C. avellana* – 81.3%, *P. padus* – 50.0%, *F. alnus* – 37.5% и реже всего встречается *L. xylosteum* – 18.8%.

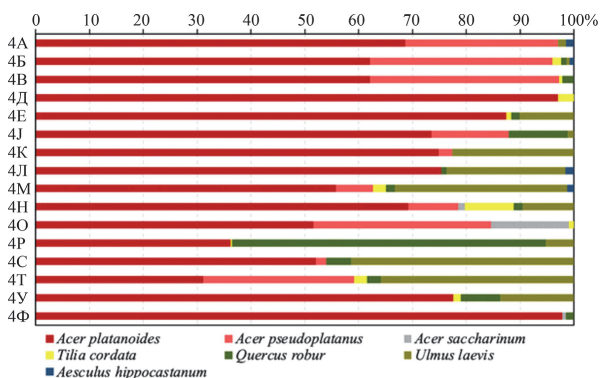


Рис. 2. Породный состав подроста на постоянных пробных площадях

Fig. 2. Species undergrowth composition on the permanent sample plots

Онтогенетический спектр является лабильной характеристикой популяционного состава экосистемы: разные ценопопуляции могут иметь разные онтогенетические спектры, тип спектра в одной и той же ценопопуляции изменяется со временем, обусловлен естественной средой и антропогенным воздействием. Однако спектры онтогенетических состояний нормальных ценопопуляций различных

древесно-кустарниковых видов в определенном диапазоне условий могут иметь сходный характер (Zaugolnova, 1994; Osmanova, Zhivotovsky, 2020). Вместе с тем Л. Б. Заугольнова (Zaugolnova, 1994) выделила четыре теоретических типа онтогенетических спектров: левосторонний, центрированный, бимодальный и правосторонний. Они характеризуют определенный вид, типа онтогенеза или жизненную форму. Определяются онтогенетические спектры по соотношению частот встречаемости онтогенетических групп и положением их максимумов по фактическим данным о различных ценопопуляциях.

В ходе исследования рассмотрены онтогенетические спектры для преобладающих древесно-кустарниковых пород на постоянных пробных площадях (рис. 4).

Доля возрастных особей сосны обыкновенной: $g - 95.2$, $s - 4.8\%$. Возрастной спектр правосторонний с преобладанием особей генеративного возрастного состояния. Данный спектр характерен для нормальных старых ценопопуляций с унимодальностью (один максимум). Полное отсутствие прегенеративных растений обусловлено затруднением семенного возобновления под пологом насаждения, так как данная порода является светолюбивой.

Для ценопопуляции клена остролистного выявлен следующий онтогенетический спектр: $j - 20.3$, $im - 70.1$, $v - 8.6$, $g - 0.9$, $s - 0.1\%$. Доля прегенеративных растений от общего числа особей составляет 99.0%. Возрастной спектр левосторонний. Значительная численность ювенильных растений свидетельствует о высоких показателях естественного возобновления. В онтогенетическом спектре данных ценопопуляций большинство особей имматурного возрастного состояния.

Онтогенетический спектр ценопопуляции вяза гладкого: $j - 9.0$, $im - 72.7$, $v - 9.0$, $g - 6.3$, $s - 3.0\%$. Доля прегенеративных растений от общего числа особей составляет 90.7%. Преобладают особи имматурной стадии, онтогенетический спектр определен как левосторонний.

Возрастной спектр липы мелколистной выглядит следующим образом: $j - 3.4$, $im - 38.9$, $g - 55.3$, $s - 2.4\%$. Преобладают особи имматурной и генеративной стадий, онтогенетический спектр определен как бимодальный правосторонний. Полностью отсутствует виргинильная стадия, что обусловлено межвидовой конкуренцией. Данный вид не может сформировать устойчивое молодое поколение, даже при наличии естественного возобновления, так как молодые особи не выдерживают конкуренции. Ценопопуляция липы мелколистной является стареющей.

Для ценопопуляций лещины обыкновенной опреде-

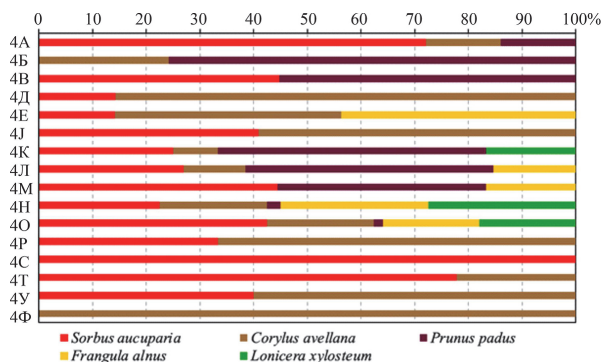


Рис. 3. Породный состав подлеска на постоянных пробных площадях

Fig. 3. Species understory composition on the permanent sample plots

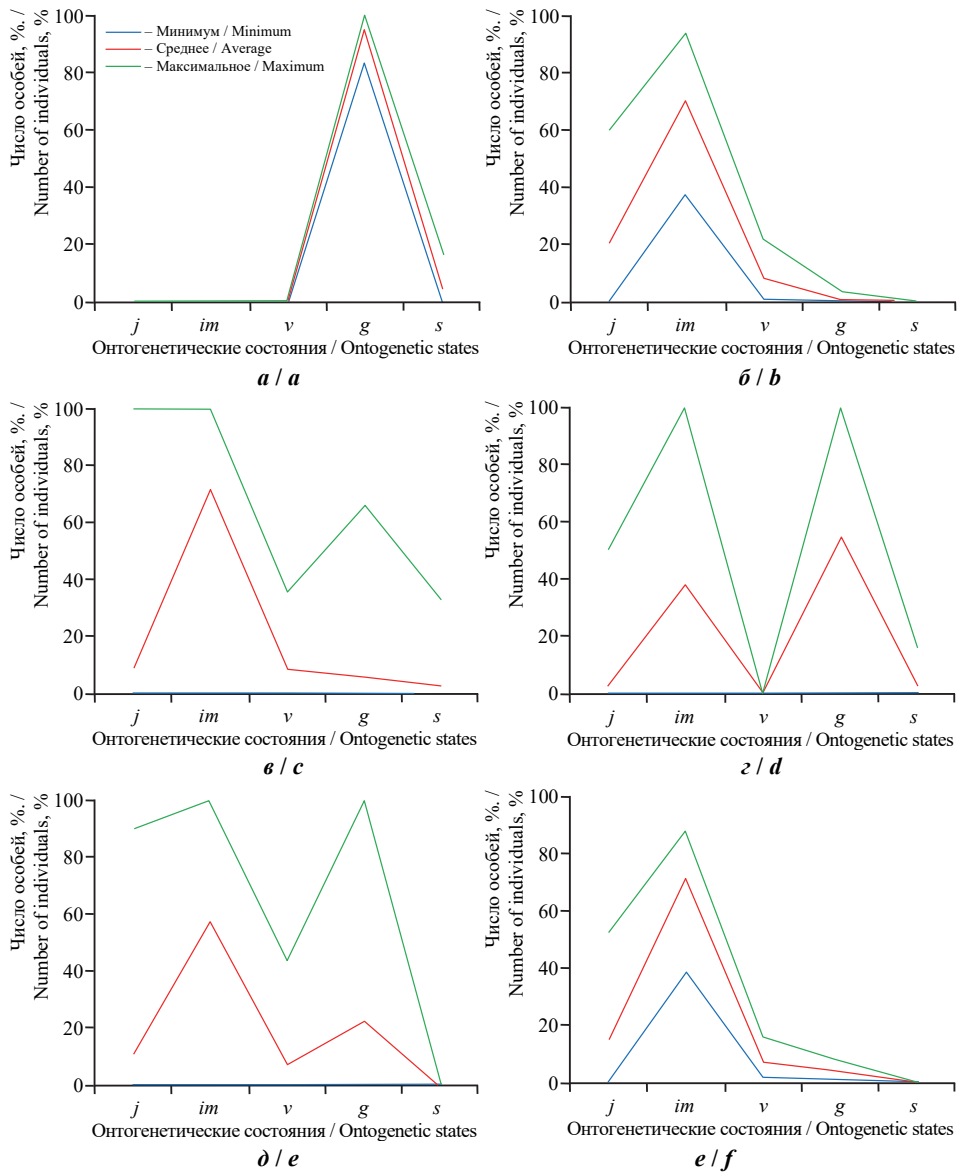


Рис. 4. Онтогенетические спектры для преобладающих пород на постоянных пробных площадях: *а* – сосна, *б* – клен остролистный, *в* – вяз, *г* – липа, *д* – лещина, *е* – итог по всем древесным породам

Fig. 4. Ontogenetic spectra for the predominant species on the permanent sample plots: *a* – Pine, *b* – Norway maple, *c* – Elm, *d* – Linden, *e* – Hazel, *f* – total for all tree species

лен следующий онтогенетический спектр: $j - 11.1$, $im - 58.1$, $v - 7.7$, $g - 23.1\%$. Доля прегенеративных растений от общего числа особей составляет 66.9%. В онтогенетическом спектре данной ценопопуляции преобладают особи имматурного и генеративного возрастного состояния. Онтогенетический спектр определен как бимодальный левосторонний. Отсутствие синильного возрастного состояния свидетельствует о молодости данных ценопопуляций.

В среднем по изученным ценопопуляциям распределение онтогенетического спектра следующее: $j - 15.5$, $im - 72.1$, $v - 7.3$, $g - 4.6$, $s - 0.3\%$. Доля прегенеративных растений от общего числа особей составляет 95.1%. Однако доленое участие виргинильных особей снижается в сравнении с более ранними стадиями, варьирует от 2.4 до 16.3%. Уменьшение количества особей в виргинильном состоянии указывает на большую смертность имматурных и ювенильных особей, что обусловлено низкой конкурентоспособностью особей и неблагоприятными городскими условиями.

Анализ возможности самоподдержания ценопопуляций (табл. 3) в сосновых насаждениях показал, что индекс восстановления (I_v) для клена остролистного составил 83.59, вяза гладкого – 35.97, лещины обыкновенной – 4.71, что характеризует данные ценопопуляции как эффективно самоподдерживающиеся, так как их индекс восстановления > 1 (Osmanova, Zhivotovsky, 2020). Ценопопуляция липы мелколистной имеет индекс – 1.85, что характеризует её как умеренно самоподдерживающуюся. Вместе с тем, стоит отметить, что в данных условиях ценопопуляция сосны обыкновенной является регрессивной и имеет индекс – 0, что свидетельствует о слабой возможности к самоподдержанию за счет полного отсутствия естественного возобновления. Средние индексы восстановления ценопопуляций рассматриваемых древесных видов имеют статистически достоверные различия ($F = 5.92$, $p = 3.39 \times 10^{-4}$).

Индекс замещения (I_z), характеризующий число потомков, которое приходится на одну особь генеративного или постгенеративного периода, в ценопопуляциях составил: для клена остролистного – 107.16, вяза гладкого – 27.11, лещины обыкновенной – 4.71, липы мелколистной – 1.68, что свидетельствует о положительном замещении. Ценопопуляция сосны обыкновенной имеет индекс – 0, что свидетельствует о низкой возобновительной способности. Средние индексы замещения ценопопуляций рассматриваемых древесных видов имеют статистически достоверные различия ($F = 10.15$, $p = 1.27 \times 10^{-6}$).

По результатам анализа индексов возрастных периодов (соотношение молодых, зрелых и старых особей) получены демографические показатели, характеризующие возрастные состояния видов: клен остролистный, вяз гладкий и лещина обыкновенная имеют преобладание молодых особей от их общего количества и составляют 99.0, 91.0, 77.0% соответственно. Липа мелколистная имеет более сбалансированное распределение между возрастными состояниями: молодые – 42.0, зрелые – 55.0 и старые – 2.0%. Необходимо отметить, что популяции липы и вяза включают особей всех возрастных состояний, что может свидетельствовать об их полночленности и дальнейшей смене сосновых насаждений на широколиственные, учитывая тот факт, что отмечается полное отсутствие особей сосны в молодой возрастной категории 0.00 и 95.0% – зрелой.

Таблица 3. Количественные оценки состояния ценопопуляций для основных древесных пород
Table 3. Quantitative estimates of the status of the cenopopulations for the main tree species

Показатель / Index	I_b	I_s	I_v	I_g	I_a	Δ	ω	M_e
Сосна обыкновенная / Scots pine								
Средняя арифметическая / Arithmetic mean	0	0	0	0.95	0.05	0.52	0.96	342
Минимум / Minimum	0	0	0	0.83	0.00	0.50	0.86	205
Максимум / Maximum	0	0	0	1.00	0.17	0.58	1.00	486
Коэффициент вариации / Coefficient of variation, %	—	—	—	4.85	95.42	4.00	3.93	25.8
Клен остролистный / Norway maple								
Средняя арифметическая / Arithmetic mean	83.59	107.16	0.99	0.01	0	0.05	0.19	1451
Минимум / Minimum	24.57	23.60	0.96	0	0	0.04	0.13	674
Максимум / Maximum	191.78	205.66	1.00	0.04	0	0.07	0.23	2599
Коэффициент вариации / Coefficient of variation, %	72.73	69.34	1.25	—	—	15.36	14.85	36.8
Вяз гладкий / European white elm								
Средняя арифметическая / Arithmetic mean	35.97	27.11	0.91	0.06	0.03	0.11	0.24	283
Минимум / Minimum	0	0	0	0	0	0.02	0.07	6
Максимум / Maximum	79.78	46.96	1.00	0.67	0.33	0.65	0.73	785
Коэффициент вариации / Coefficient of variation, %	77.45	65.54	30.13	—	—	—	63.91	93.2
Липа мелколистная / Small-leaved linden								
Средняя арифметическая / Arithmetic mean	1.85	1.68	0.42	0.55	0.02	0.32	0.63	96
Минимум / Minimum	0	0	0	0	0	0.05	0.18	14
Максимум / Maximum	11.36	9.75	1.00	1.00	0.16	0.57	1.00	145
Коэффициент вариации / Coefficient of variation, %	171.49	—	—	74.29	—	63.64	53.57	42.6
Лещина обыкновенная / Common hazel								
Средняя арифметическая / Arithmetic mean	4.71	4.71	0.77	0.23	0	0.15	0.38	170
Минимум / Minimum	0	0	0	0	0	0.05	0.16	29
Максимум / Maximum	15.00	15.00	1.00	1.00	0	0.50	1.00	431
Коэффициент вариации / Coefficient of variation, %	—	—	48.36	—	—	—	80.36	61.4
Итого по всем древесным породам / Total for all tree species								
Средняя арифметическая / Arithmetic mean	22.25	21.01	0.95	0.05	0	0.07	0.22	3078
Минимум / Minimum	10.80	10.61	0.91	0.02	0	0.05	0.17	2031
Максимум / Maximum	45.63	44.93	0.98	0.08	0.01	0.09	0.27	5938
Коэффициент вариации / Coefficient of variation, %	36.15	37.97	1.54	29.49	—	15.63	13.26	29.9

Примечание. I_b – индекс восстановления, I_s – индекс замещения, I_v – индекс молодости, I_g – индекс зрелости, I_a – индекс старения, Δ – индекс возрастности, ω – индекс эффективности ценопопуляции, M_e – эффективная экологическая плотность ценопопуляции.

Note. I_b – recovery index, I_s – replacement index, I_v – youth index, I_g – maturity index, I_a – aging index, Δ – age index, ω – efficiency index of the cenopopulation, M_e – effective ecological density of the cenopopulation.

Индекс эффективности (ω) характеризует относительную величину нагрузки ценопопуляций на энергетические ресурсы среды. Наибольшую среднюю энергетическую нагрузку на среду оказывают ценопопуляции сосны и липы за счет наличия генеративных и постгенеративных поколений – 0.96 и 0.63 соответственно, а наименьшую – клен остролистный и вяз гладкий с индексом эффективности 0.19 и 0.24 соответственно, так как у данных видов преобладает имматурное поколение. Средние индексы эффективности ценопопуляций рассматриваемых древесных видов имеют статистически достоверные различия ($F = 33.12$, $p = 6.67 \times 10^{-6}$).

Согласно классификации «дельта – омега», основанной на совместном использовании индексов возрастности Δ (Uranov, 1975) и средней эффективности ω (Zhivotovsky, 2001) и учитывающей особи всех онтогенетических состояний (рис. 5), выделяются ценопопуляции «переходного» типа, а из «молодых» ценопопуляций удалось выделить «зреющие», т.е. ценопопуляции с высокой долей генеративных особей.

Стоит отметить, что ценопопуляция сосны обыкновенной к возрасту 130 лет характеризуются как зрелые.

Молодыми являются ценопопуляции таких древесных видов, как клен остролистный, вяз гладкий и в подавляющем большинстве случаев липы мелколистной.

Наличие неполных онтогенетических спектров в популяциях сосны, где отсутствуют особи ювенильных, имматурных и виргинальных групп, свидетельствует о значительном нарушении процесса смены поколений у данной породы в урбанизированных условиях, что обусловлено её эколого-биологическими особенностями и длительным антропогенным воздействием. Отмечается старение сосновой популяции, отсутствие естественного возобновления и протекающая сукцессионная смена в сторону широколиственных пород, что впоследствии может привести к формированию в Лесной опытной даче насаждений породного состава и структуры, кардинальным образом отличающихся от существующих в настоящее время.

В популяциях широколиственных пород (клен, липа и вяз) присутствуют генеративные группы растений, что свидетельствует об успешном внедрении данных пород под полог соснового насаждения. По мнению многих авторов, успешность онтогенетического развития особей молодого поколения древесных растений обусловлена достижением генеративной стадии их развития (Polyakova, 1979; Kovyazin, Makhantseva, 2011).

Онтогенетическое состояние и формирование циклов генерации широколиственных пород объясняются наличием достаточного количества открытых мест – «окон», образующихся после естественного отпада сенильных деревьев сосны или даже старых групп деревьев в урбоэкосистемах г. Москвы. Формированию полноценных по своей онтогенетической структуре популяций может способствовать наличие пробелов в пологе соснового дендроценоза. Действительно, их образова-

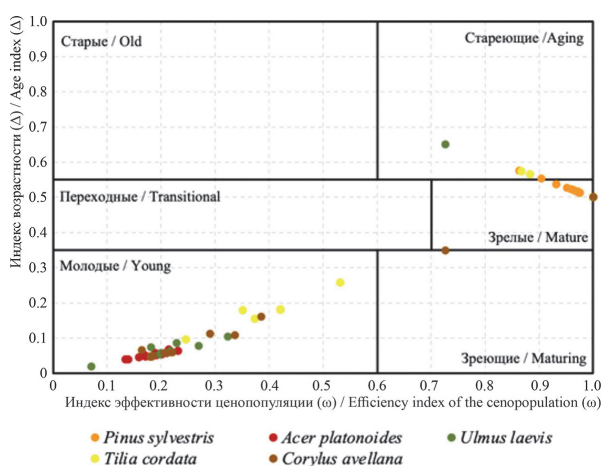


Рис. 5. Ординация пробных площадей в осях индексов возрастности (Δ) и эффективности ценопопуляций (ω)

Fig. 5. Ordination of the observation plots in the axes of age indices (Δ) and efficiency of coenopopulations (ω)

ние происходит особенно в спелых и перестойных лесах, однако размеры таких просветов обычно не превышают 50 м² (Skliar et al., 2020).

В текущей ситуации без хозяйственного воздействия невозможно выполнить существующие рекомендации по обеспечению доли хвойных пород в условиях городской среды. В связи с вышеизложенным в качестве мер, направленных на поддержание сосновых насаждений в условиях городской среды, можно выделить: создание лесных культур; содействие естественному возобновлению (при наличии); лесотехнические уходы за сосновыми древостоями с целью регулирования доли широколиственных пород.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые в условиях Московского региона применен ценопопуляционный подход для оценки возобновительной способности древесных пород в спелых сосновых дендроценозах. Установлено, что сосна не имеет возобновительной способности в условиях г. Москвы, популяции данной породы затухающие. Установлено, что ценопопуляция сосны обыкновенной к возрасту 130 лет являются зрелыми. Место сосны займут широколиственные породы.

Установленное количество древесных пород на исследуемых пробных площадях в среднем составляет, шт. / га: клена остролистного – 4645; клена ложноплатанового – 805; дуба черешчатого – 770; вяза гладкого – 762, остальные древесные породы имеют численность менее 100 шт./га. Отмечено преобладание мелкого подроста. Доля среднего и крупного подроста значительно ниже. Преобладающая порода в подросте исследуемых сосняков Лесной опытной дачи *A. platanoides*. Среди подлесочных пород на постоянных пробных площадях установлено преобладание *S. aucuparia*, *C. avellana* и *P. padus*. Также на исследуемых объектах встречаются *F. alnus* и *L. xylosteum*. Анализ состава подроста и подлеска показал, что набор древесно-кустарниковых пород достаточно разнообразен и насчитывает 12 видов.

Доля возрастных состояний ценопопуляции сосны обыкновенной: $g - 95.2$, $s - 4.8\%$, возрастной спектр правосторонний с преобладанием особей генеративного возрастного состояния. Для ценопопуляции клена остролистного определен следующий онтогенетический спектр: $j - 20.3$, $im - 70.1$, $v - 8.6$, $g - 0.9$, $s - 0.1\%$, прегенеративные растения от общего числа особей составляют 99.0%, а возрастной спектр левосторонний. Онтогенетический спектр ценопопуляции вяза гладкого: $j - 9.0$, $im - 72.7$, $v - 9.0$, $g - 6.3$, $s - 3.0\%$, преобладают особи имматурной стадии, онтогенетический спектр определен как левосторонний. Доля возрастных состояний ценопопуляции липы мелколистной: $j - 3.4$, $im - 38.9$, $g - 55.3$, $s - 2.4\%$, преобладают особи имматурной и генеративной стадий, онтогенетический спектр бимодальный правосторонний. Ценопопуляция лещины обыкновенной имеет онтогенетический бимодальный левосторонний спектр: $j - 11.1$, $im - 58.1$, $v - 7.7$, $g - 23.1\%$, отсутствие синильного возрастного состояния свидетельствует о молодости данной популяции.

В среднем по изученным ценопопуляциям распределение онтогенетического спектра следующее: $j - 15.5$, $im - 72.1$, $v - 7.3$, $g - 4.6$, $s - 0.3\%$. Доля прегенератив-

ных растений от общего числа особей составляет 95.1%. Снижение количества особей в виргинильном состоянии указывает на большую смертность иматурных и ювенильных особей, что обусловлено низкой конкурентоспособностью особей и неблагоприятными городскими условиями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Chibakova L. A., Afanas'eva O. V., Neverova T. V., Riabova E. V. Study of the cenopopulation of the Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Yaransk. In: *Ecology of the Native Land: Problems and Ways to Solve Them: Materials of the XVII All-Russian Scientific and Practical Conference with International Participation*. Kirov, Vyatka State University Publ., 2022, vol. 2, pp. 202–204 (in Russian).

Dubenok N. N., Lebedev A. V., Gemonov A. V. Climate change and dynamics of the forest area at the Forest Experimental Station of the Timiryazev Agricultural Academy Since 1862. *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*, 2021, vol. 852, article no. 012025. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/852/1/012025>

Evstigneev O. I., Korotkov V. N. Ontogenetic stages of trees: An overview. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2016, vol. 1, no. 2, pp. 1–31. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-1>

Glotov N. V. On the assessment of age structure parameters of plant populations. In: Zhukova L. A., ed. *The Life of Populations in a Heterogeneous Environment: Materials of the II All-Russian Population Seminar*. Yoshkar-Ola, Periodika Marii El, 1998, pp. 146–149 (in Russian).

Hagmann R. K., Hessburg P. F., Prichard S. J., Povak N. A., Brown P. M., Fulé P. Z., Keane R. E., Knapp E. E., Lydersen J. M., Metlen K. L., Reilly M. J., Sánchez Meador A. J., Stephens S. L., Stevens J. T., Taylor A. H., Yocom L. L., Battaglia M. A., Churchill D. J., Daniels L. D., Falk D. A., Henson P., Johnston J. D., Krawchuk M. A., Levine C. R., Meigs G. W., Merschel A. G., North M. P., Safford H. D., Swetnam T. W., Waltz A. E. M. Evidence for widespread changes in the structure, composition, and fire regimes of western North American forests. *Ecological Applications*, 2021, vol. 31, iss. 8, article no. e02431. <https://doi.org/10.1002/eap.2431>

Korotkov S., Stonozenko L., Lezhnev D., Ereghina S. Pine plants formation in the North-Eastern Moscow region. *AIP Conference Proceedings*, 2023, vol. 3011, iss. 1, article no. 020031. <https://doi.org/10.1063/5.0161107>

Korotkov S. A. *The Change in the Composition of Stands and the Stability of Protective Forests in the Central Part of the Russian Plain*. Moscow, Doblest' ehpokh, 2023. 168 p. (in Russian).

Kovyazin V. F., Makhantseva V. A. Assessment of recreational loads in pine plantations of the forest park “Zelenaya roshcha” of the city of Cherepovets, Vologda region. *Actual Problems of the Forest Complex*, 2011, no. 30, pp. 123–125 (in Russian).

Kupriyanov O., Kupriyanov A., Turalin B. Degree of naturalization of non-native plants on dumps. *BIO Web of Conferences*, 2021, vol. 31, article no. 00014. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213100014>

Lebedev A. V. Changes in the growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands in an urban environment in European Russia since 1862. *Journal of Forestry Research*, 2023, vol. 34, no. 5, pp. 1279–1287. <https://doi.org/10.1007/s11676-022-01569-z>

Lezhnev D. V. Methods of research of natural renewal of forest ecosystems. In: *Digital Technologies in the Forest Industry: Materials of the All-Russian Scientific and Practical Conference*. Voronezh, Voronezh State University of Forestry and Technologies Named after G. F. Morozov Publ., 2022, pp. 130–138 (in Russian). https://doi.org/10.34220/DTF12022_130-138

Lezhnev D. V., Dubei D. Formation of pine formations in the floodplain terraces of the Moscow River. In: *Actual Problems of Ecology and Nature Management: Collection of Scientific Pa-*

pers of the XXIV International Scientific and Practical Conference. Moscow, RUDN University Publ., 2023, vol. 1, pp. 101–105 (in Russian).

Lezhnev D. V., Lebedev A. V. Structural transformation of pine formations in urbanized ecosystems of Moscow. *Vestnik of Orenburg State Pedagogical University*, 2023, no. 2 (46), pp. 74–88 (in Russian). <https://doi.org/10.32516/2303-9922.2023.46.5>

Maevskiy P. F. *Flora of the Middle Zone of the European Part of Russia*. 11th ed. Moscow, KMK Scientific Press, 2014. 635 p. (in Russian).

Meigs G. W., Case M. J., Churchill D. J., Hersey C. M., Jeronimo S. M., Smith L. A. C. Drought, wildfire and forest transformation: Characterizing trailing edge forests in the eastern Cascade Range, Washington, USA. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 2023, vol. 96, iss. 3, pp. 340–354. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpac046>

Morozova G. Yu. Variability of *Oenothera depressa* (Onagraceae) under different conditions in Khabarovsk. *Botanicheskii zhurnal*, 2018, vol. 103, no. 5, pp. 630–644 (in Russian). <https://doi.org/10.1134/S0006813618050058>

Nukhimovsky E. L. *Biomorphology Fundamentals of Seed Plants*. Moscow, Nedra, 1997. 629 p. (in Russian).

Osmanova G. O., Zhivotovsky L. A. The ontogenetic spectrum as an indicator of the status of plant populations. *Biology Bulletin*, 2020, vol. 47, no. 2, pp. 141–148. <https://doi.org/10.1134/S1062359020020053>

Polyakova G. A. Recreation and degradation of forest biogeocenoses. *Lesovedenie*, 1979, no. 3, pp. 70–80 (in Russian).

Rabotnov T. A. Vital cycle of perennial grasses in meadow coenosis. *Acta Instituti Botanici nomine V. L. Komarovii Academiae Scientiarum URSS, Ser. Geobotanica*, 1950, vol. 3, no. 6, pp. 179–196 (in Russian).

Río M. del, Pretzsch H., Alberdi I., Bielak K., Bravo F., Brunner A., Condés S., Ducey M. J., Fonseca T., Lüpke N. von, Pach M., Peric S., Perot T., Souidi Z., Spathelf P., Sterba H., Tijardovic M., Tomé M., Vallet P., Bravo-Oviedo A. Characterization of the structure, dynamics, and productivity of mixed-species stands: Review and perspectives. *European Journal of Forest Research*, 2016, vol. 135, pp. 23–49. <https://doi.org/10.1007/s10342-015-0927-6>

Sannikov S. N., Petrova I. V. Phylogenogeography and genotaxonomy of *Pinus sylvestris* L. populations. *Russian Journal of Ecology*, 2012, vol. 43, no. 4, pp. 273–280. <https://doi.org/10.1134/S1067413612040145>

Skliar V., Kyrilchuk K., Tykhonova O., Bondarieva L., Zhatova H., Klymenko A., Bashtovyi M., Zubtsova I. Ontogenetic structure of populations of forest-forming species of the Left-Bank Polissia of Ukraine. *Baltic Forestry*, 2020, vol. 26, no. 1, article no. 441. <https://doi.org/10.46490/BF441>

Stonozhenko L., Korotkov S., Grishenkov V. Subcanopy forest regeneration in the National Park “Ugra”. *Forestry Information*. 2018, no. 2, pp. 35–45 (in Russian). <https://doi.org/10.24419/LHI.2304-3083.2018.2.04>

Uranov A. A. Ontogeny and age composition of the population. In: *Ontogeny and Age Composition of Populations of Flowering Plants*. Moscow, Nauka, 1967, pp. 3–8 (in Russian).

Uranov A. A. Age composition of phytocenopopulations as a function of time and energy wave processes. *Biologicheskie nauki*, 1975, no. 2, pp. 17–29 (in Russian).

Uranov A. A., Serebryakova T. I., eds. *Cenopopulation of Plants (Basic Concepts and Structure)*. Moscow, Nauka, 1976. 216 p. (in Russian).

Williams A. P., Cook B. I., Smerdon J. E. Rapid intensification of the emerging southwestern North American megadrought in 2020 – 2021. *Nature Climate Change*, 2022, vol. 12, iss. 3, pp. 232 – 234. <https://doi.org/10.1038/s41558-022-01290-z>

Zaugolnova L. B. *Structure of Populations of Seed Plants and Problems of Their Monitoring*. Thesis Diss. Dr. Sci. (Biol.). Saint Petersburg, 1994. 70 p. (in Russian).

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Zaugolnova L. B., Denisova L. V., Nikitina S. V. Approaches to estimating state of plants coenopopulations. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*, 1993, vol. 98, iss. 5, pp. 100–108 (in Russian).

Zhivotovsky L. A. Ontogenetic state, effective density and classification of populations. *Ekologiya*, 2001, no. 1, pp. 3–7 (in Russian).

Zhivotovsky L. A., Osmanova G. O. *Population Biogeography of Plants*. Yoshkar-Ola, Vertola, 2019. 128 p. (in Russian).

Zhukova L. A. *Dynamics of Coenopopulations of Meadow Plants*. Thesis Diss. Dr. Sci. (Biol.). Novosibirsk, 1987. 32 p. (in Russian).

Zhukova L. A., Notov A. A., Turmuhametova N. V., Teterin J. S. Ontogenesis of *Pinus sylvestris* L. In: Zhukova L. A., ed. *Ontogenetic Atlas of Plants*. Yoshkar Ola, Mari State University Publ., 2013, vol. 7, pp. 26–65 (in Russian).

Zlobin Yu. A. *Population Ecology of Plants: Current State, Points of Growth*. Sumy, Universitetskaia kniga, 2009. 263 p. (in Russian).

Ontogenetic structure of woody plant cenopopulations in ripe pine stands of Moscow city

D. V. Lezhnev ^{1✉}, A. V. Lebedev ²

¹ Institute of Forest Science of the Russian Academy of Sciences
21 Sovetskaya St., Uspenskoe, Moscow region 143030, Russia

² Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy
49 Timiryazevskaya St., Moscow 127434, Russia

Received: November 17, 2023 / revised: March 4, 2024 / accepted: March 4, 2024 / published: December 17, 2024

Abstract. The results of our study of the ontogenetic structure of cenopopulations of woody plants on 16 permanent sample plots in mature pine forests located in Moscow are presented. For the first time, a cenopopulation approach was used to assess the regenerative capacity of tree species in mature pine dendrocenoses in the conditions of the Moscow region. The study examined areas of mature pine stands which are representative of the Moscow region. The ontogenetic spectra of cenopopulations are considered, namely: *Pinus sylvestris* L., *Acer platanoides* L., *Tilia cordata* Mill., *Ulmus laevis* Pall., *Corulus avellana* L. Analysis of the number of trees and shrubs in the lower tiers of stands (undergrowth and understory) and their occurrence in sample plots was carried out. The cenopopulation of *P. sylvestris* has a right-sided age spectrum with predominance of individuals of the generative age state and is regressive under these conditions, since pregenerative individuals are completely absent. The cenopopulations of *A. platanoides*, *U. laevis* and *C. avellana* are characterized as effectively self-sustaining, while *T. cordata* is moderately self-sustaining. Based on the results of our study, the ontogenetic spectra of most populations of the studied species were established to be incomplete due to the absence of certain ontogenetic states in plants. A significant part of the cenopopulations of the species have a bimodal ontogenetic spectrum. The ontogenetic state and the formation of generation cycles of broad-leaved species are explained by the presence of a sufficient number of open areas – “gaps”. It is noted that young trees have a fairly significant mortality rate before they reach a generative ontogenetic state under the influence of external and intracoenotic factors. Analysis of the species composition of the undergrowth and understory showed that the set of tree and shrub vegetation included 12 species.

Keywords: ontogenetic structure, cenopopulation, pine stands, urbanized environment, Forest Experimental Station, Moscow

Ethics approval and consent to participate: This work does not contain any studies involving human and animal subjects.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Lezhnev D. V., Lebedev A. V. Ontogenetic structure of woody plant cenopopulations in ripe pine stands of Moscow city. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 4, pp. 471–486 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-4-471-486>

✉ *Corresponding author.* Laboratory of Forestry and Biological Productivity Institute of Forest Science of the Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Daniil V. Lezhnev: <https://orcid.org/0000-0003-2706-7320>, lezhnev.daniil@yandex.ru; Aleksandr V. Lebedev: <https://orcid.org/0000-0002-8939-942X>, alebedev@rgau-msha.ru.