

УДК 581.14;581.55

ОЦЕНКА ПЕРСПЕКТИВ РАЗВИТИЯ ПОДРОСТА ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ МОСКОВСКОГО РЕГИОНА НА ОСНОВЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ МОРФОЛОГИИ РАСТЕНИЙ¹

© 2023 г. М. Н. Стаменов^а, *, Е. В. Зубкова^а, П. В. Фролов^а^аИнститут физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
ул. Институтская, д. 2/2, Пушкино, Московская обл., 142290 Россия

*E-mail: mslv-eiksb@inbox.ru

Поступила в редакцию 21.02.2022 г.

После доработки 29.06.2022 г.

Принята к публикации 18.10.2022 г.

Проанализированы перспективы перехода подроста (имматурных и виргинильных особей) дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в подъярусы древостоя А1 и А2. Исследования проведены в различных типах леса Южного Подмосковья. Для оценки фитоценотической роли, на которую может претендовать особь, применяли морфометрические и биоморфологические методы. Измеряли высоту, диаметр ствола, радиусы проекции кроны и календарный возраст, а также длины пяти приростов ствола подряд. Учитывали нарастание, конфигурацию, ветвление ствола и ветвей от ствола. Выделены четыре уровня перспективности особи: 0 – особь не выйдет за пределы уровня низких кустарников; 1 – достигнет уровня высоких кустарников и может приступить к плодоношению; 2 – выйдет в подъярус А2; 3 – выйдет в подъярус А1. От уровня 0 к уровню 3 увеличиваются значения приростов ствола, усиливается роль моноподиев в составе скелетных осей кроны и возрастает интенсивность ветвления.

Ключевые слова: дуб черешчатый, подрост, онтогенетическое состояние, биоморфология.

DOI: 10.31857/S0024114823040101, EDN: XULLAG

Дуб черешчатый является видом-эдификатором с обширным ареалом в природных зонах смешанных, широколиственных лесов и лесостепи (Восточноевропейские леса ..., 2004). На протяжении XX столетия исследователи отмечают массовую деградацию дубрав под действием климатического и антропогенного пресса (Лагеров, 1939; Болдырев, 1992). В то же время естественное возобновление дуба под пологом материнского древостоя, ввиду его высокого светолюбия (Valldares et al., 2002; Evstigneev, 2018), в большинстве случаев не бывает успешным (Тюрин, 1949; Лолицкий, 1963; Рысин, 1970; Смирнова, Чистякова, 1988). Вместе с тем широкая экологическая амплитуда вида по условиям богатства и влажности почвы обуславливает его способность вселяться в производные хвойные, мелколиственные и смешанные сообщества, а также на мезофитные и пойменные луга, находящиеся на разных стадиях восстановительных сукцессий (Фардеева, Исламова, 2007; Евстигнеев, Воеводин, 2013; Браславская, 2014; Стаменов, 2016).

В публикациях, рассматривающих проблему возобновления дуба, существует два подхода. Ес-

ли работы выполнены с лесоводственных позиций, в них констатируют отсутствие благонадежного подроста под пологом материнского древостоя, а возобновление во вторичных сообществах (производных сосняках, березняках и на залежах) не изучено (Humphrey, Swaine, 1997; Harmer et al., 2005; Dobrovolný, 2014). В исследованиях, базирующихся на концепции дискретного описания онтогенеза, напротив, рассматривается потенциальная возможность восстановления полночленных ценопопуляций дуба не только в суб- и квазиклиматских сообществах, но также и в производных фитоценозах. В таких работах оценка перспектив ценопопуляции делается только по численным пропорциям между особями в возрастных группах, при этом априорно предполагается переход особей имматурного подроста в виргинильный, а виргинильных в генеративный период онтогенеза. Однако в ряде других исследований (Смирнова и др., 1984) показано существование и таких вариантов развития, при которых дерево задерживается в прегенеративном периоде, а затем фактически переходит в постгенеративный, минуя стадию плодоношения и формирования жизненной формы одноствольного дерева. Представляется очевидным, что для оценки перспектив

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ 18-14-00362п.

роста и развития подростка дуба необходима оценка комплекса условий, в которых происходит развитие дерева (освещенность, режим влажности и почвенного богатства). Это сложно реализовать экспериментально в силу динамичности метеорологических условий. Наш опыт показывает, что с применением индивидуально-ориентированного имитационного моделирования CAMPUS-S (Frolov et al., 2020 a, b) и системы моделей EFIMOD-SCLISS-Romulhum (Комаров и др., 2007) учет всех этих показателей возможен, что вдвойне актуально в связи с происходящими климатическими изменениями.

Статус одной из системных биологических дисциплин со второй половины XX в. постепенно приобретает биоморфология (Савиных, Черемушкина, 2015). Жизненная форма растения, его габитус выступает в качестве интегрального отражения совокупности влияния зачастую сложно уловимых факторов среды на реализацию наследственно обусловленной программы развития растительного организма. Анализируя строение структурных единиц растения определенного иерархического уровня, можно оценивать степень благоприятности условий экотопа и давать прогноз развития как данной особи, так и растительного сообщества в целом (Антонова, Фатьянова, 2014). Для дуба классическое описание онтоморфогенеза было создано И.Г. Серебряковым (1962). В последние годы одним из авторов настоящей работы проводятся исследования по типизации способов организации кроны дуба в прегенеративном и генеративном периодах онтогенеза в различной фитотической обстановке (Стаменов, 2020).

Опираясь на наработки отечественной популяционно-онтогенетической школы (Evstigneev, Korotkov, 2016) и представления об иерархическом соподчинении побеговых единиц в растении, мы решили разработать методику прогноза выхода дубового подростка в разные высотные ярусы сообщества (подлесок, первый и второй подъярусы древостоя).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследованные сообщества приурочены к Москворецко-Окской и Заокской физико-географическим провинциям (ФГП) (Анненская и др., 1997). В пределах региона исследований первая ФГП охватывает задровую равнину на надпойменных террасах левого берега р. Оки на расстоянии до 6 км от русла реки. Вторая ФГП охватывает северные отроги Среднерусской возвышенности по правому берегу р. Оки на расстоянии также до 6 км от русла реки. Подстилающими породами на Москворецко-Окской ФГП выступают пески с линзами суглинков, на Заокской ФГП — покровные суглинки, редко — пески, на известняках. В пределах Москворецко-Окской ФГП исследованы следующие фитоценозы:

1. Сосняк зеленомошный на дюнах с редким подлеском из дуба и рябины. Тип условий местообитания (ТУМ) — В₂;

2. Сосняк бруснично-ландышевый с редким подлеском из дуба, рябины и ели. ТУМ — В₂₋₃;

3. Липо-осинник с дубом волосистоосоковый с редким, местами средним подлеском из рябины, лещины, липы и клена и единичным дубовым подростом в малых и средних окнах. ТУМ — С₂.

В пределах Заокской ФГП исследованы следующие фитоценозы:

1. Мезофитный луг с подростом дуба и широколиственных видов деревьев. ТУМ — D₃;

2. Березняк разнотравный разреженный с подростом дуба (граничит с локалитетом 1). ТУМ — D₃;

3. Березняк с сосной разнотравный с редким, местами средним подлеском из дуба, рябины и лещины на склонах долины р. Любожихи. ТУМ — С₃;

4. Окно, зарастающее подростом дуба, клена, лещиной и рябиной в березняке с сосной неморальном с плотным подлеском из лещины. ТУМ — С₃;

5. Осинник лабазниковый с редким подлеском из дуба. ТУМ — D₃₋₄.

В каждой ценопопуляции (ЦП) дуба исследовали не менее 10 особей. При достаточной численности особей изучали по 10 особей нормальной жизненности и по 10 особей пониженной либо пониженной и низкой жизненности. Всего исследовано 138 особей. Категории жизненности и онтогенетические состояния выделяли согласно методике, принятой в популяционно-онтогенетических исследованиях (Evstigneev, Korotkov, 2016). Исследовали особи имматурного и виргинильного онтогенетических состояний, а также такие молодые генеративные особи, которые перешли в генеративный период онтогенеза не ранее, чем за 5 лет до момента исследований. У особей измеряли значения следующих параметров:

а) общая высота дерева;

б) диаметры ствола у корневой шейки или на высоте 1.3 м;

в) радиусы кроны по четырем перпендикулярным направлениям (включая вершины листовых пластинок);

г) длина последних пяти приростов ствола либо от его вершины, либо от высотной отметки в 1.3 м в базипетальном направлении;

д) календарный возраст, который подсчитывался по видимым почечным кольцам (для особей не старше 40 лет).

Для оценки перспектив особи по выходу из яруса подлеска использовали также биоморфологические критерии. К ним относятся тип нарастания и конфигурация ствола и скелетных ветвей, интенсивность ветвления ствола и наличие летнего побегообразования.

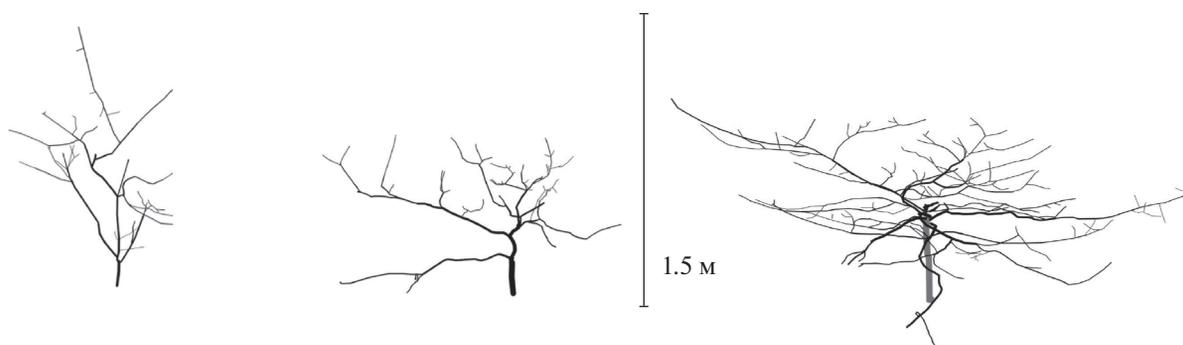


Рис. 1. Имматурный подрост дуба черешчатого степени перспективности 0.

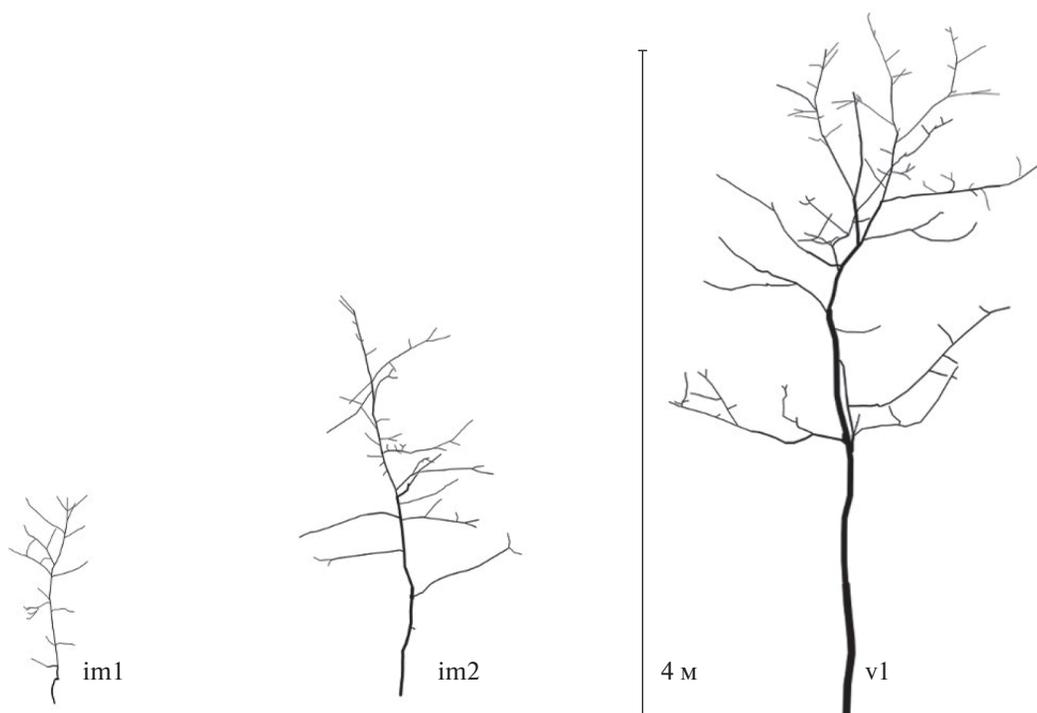


Рис. 2. Подрост дуба черешчатого степени перспективности 1. im1 и im2 – имматурное состояние первой и второй подгрупп соответственно, v1 – виргинильное состояние первой подгруппы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На современном этапе развития системной биологии очевидна необходимость интеграции концепций дискретного описания онтогенеза и модульной организации растений. В частности, при проведении геоботанических исследований необходимо не только устанавливать онтогенетическое состояние особи и измерять значения характеризующих его морфометрических признаков (Фардеева, Исламова, 2007; Браславская, 2014), но и анализировать строение структурных единиц кроны (Антонова, Шаровкина, 2012; Антонова, Гниловская, 2013). Только такой комбинированный подход позволяет надежно оценить фитоценоотические перспективы особи. Основываясь на типологии способов реализации архитектурной единицы у дуба при различных световых ре-

жимах в природных зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов (Стаменов, 2020), мы совместили морфометрические и биоморфологические методы для оценки способности особи последовательно перейти из яруса В в подъярус А2 и достичь подъяруса А1. В связи с этим были введены четыре степени “перспективности” особей:

Степень 0 – особь не способна выйти за те высотные пределы, которые соответствуют показателям имматурного состояния (условный порог – 2 м) и соответствует категории низкой жизненности (Evstigneev, Korotkov, 2016). Отмечена только у имматурных особей (обычно первой, реже второй подгруппы), а также у квазисенильных особей (Смирнова и др., 1984). Столь низкий потенциал особи устанавливается, прежде всего, по устой-



Рис. 3. Подрост дуба черешчатого степеней перспективности 2 и 3. Верхний ряд – иматурные особи второй подгруппы, нижний ряд – виргинильные особи первой (справа) и второй (слева) подгрупп.

чиво симподиальному нарастанию ствола, который перевершинивается через 1–2 годичных побега. В его составе преобладают побеги длиной короче 10 см. Кроме того, ствол может утрачивать ортотропное направление роста, отклоняясь по диагонали, а также исчезать как функционально главная ось особи, замещаясь дочерними осями из одного, либо двух-трех последовательных вильчатых структур (дихазиев или плейохазиев). В составе ствола преобладают неветвящиеся двухлетние побеговые системы (ДПС), а ветвящиеся образуют

1–2 боковых побега. Ветви от ствола быстро распадаются на дочерние оси через образование вильчатых структур.

Степень 1 – особь способна сформировать жизненную форму дерева и достичь уровня высоких кустарников (6–8 м), а также перейти в молодое генеративное состояние. Такие особи соответствуют категории пониженной жизненности (Evstigneev, Korotkov, 2016). Надежно диагностируются у иматурных дубов второй подгруппы и виргинильных особей. В отличие от предыдущей

Таблица 1. Значения морфометрических признаков и календарного возраста у особой дуба черешчатого

ОС	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр 1, см	Диаметр 2, см	РПК, см	Приросты ствола, см
Липо-осинник с дубом осоковый, степень 0						
im1	21 (10–38)	0.88 (0.43–1.16)	1,25 (0.4–1.8)		30.25 (2–85)	
im2	27.3 (19–36)	1.95 (1.3–2.5)		1.3 (0.7–2.2)	69.5 (15–110)	
v1	46	2.5		2.4	40–140	
Липо-осинник с дубом осоковый, степень 1						
v1	32	4.5	3.7		90–110	
v2	37	6		4.7	150–200	
Липо-осинник с дубом осоковый, степень 2						
im2	21	2.2		1.3	35–45	
v1	31.75 (28–37)	4.83 (4.3–5.5)		3.8 (3.4–4.7)	132.5 (90–170)	
v2	41.67 (40–45)	6.33 (5–8)		5.33 (4.7–5.7)	195 (110–290)	
g1	47	8		7.2	140–200	
Окно в березняке с сосной неморальном, степень 0						
im1	13.7 (7–21)	0.7 (0.32–1.12)	1.38 (0.6–2.4)		15.72 (1–50)	
im2	21.67 (17–30)	1.52 (1.26–1.94)	2.45 (1.8–3.4)	0.95 (0.7–1.2)	27.08 (5–50)	
Окно в березняке с сосной неморальном, степень 1						
v1	34	3.5		2.5	35–70	
Окно в березняке с сосной неморальном, степень 2						
v1	25.25 (16–34)	3.68 (3.5–4.2)		2.73 (1.9–3.4)	71.25 (35–130)	
Березняк разнотравный плакорный, степень 0						
im1	10 (5–15)	0.54 (0.4–0.68)	0.85 (0.5–1.2)		6.5 (1–10)	
im2	11	1.02	2.8		17–28	
Березняк разнотравный плакорный, степень 1						
im1	10 (8–12)	0,6 (0.4–1.22)	1,18 (0.4–1.7)		14.17 (3–50)	
Березняк разнотравный плакорный, степень 2						
v2	16	4		3.8	80–170	
Осинник лабазниковый, степень 1						
im2	32 19–45	2.15 (1.9–2.4)		1.5 (1.3–1.7)	78.75 (25–115)	7.95 (3–14)
Осинник лабазниковый, степень 2						
v1	38.4 (33–47)	4.88 (3.5–6.5)		3.76 (2.7–5.5)	129.5 (45–200)	9.8 (3–40)
v2	40 (36–43)	6.38 (5.5–7)		6.38 (5.3–7.5)	173.13 (110–260)	17.86 (9–39)
Сосняк бруснично-ландышевый, степень 0						
im2	25 (23–27)	2.25 (2–2.5)		1.3–1.7	63.25 (38–95)	14.2 (4–32)

Таблица 1. Окончание

ОС	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр 1, см	Диаметр 2, см	РПК, см	Приросты ствола, см
Сосняк бруснично-ландышевый, степень 1						
im2	18 (16–20)	2.23 (2.15–2.3)		1.15 (0.9–1.4)	25–95 (52.5)	12.14 (2–32)
v1	29 (22–33)	3 (2.3–3.5)		2,4 (1.4–3.2)	100 (50–220)	15.47 (4–38)
v2	34.5 (32–37)	4.5 (4–5)		4.3 (3.8–4.8)	123.75 (95–150)	13.9 (5–31)
g1	40	5		12.3	100–300	
Сосняк бруснично-ландышевый, степень 2						
v1	26.25 (23–27)	4 (3–4.5)		3 (2.3–4.2)	120 (55–165)	17,6 (7–41)
v2	27.8 (22–33)	5.7 (5–7)		4.32 (3.3–5.7)	144.5 (85–260)	22.5 (6–41)
Сосняк зеленомошный на дюнах, степень 1						
im2	17.67 (16–20)	1.67 (1.5–1.8)		1.6 (0.8–3.2)	56.8 (40–80)	7.75 (1.5–18)
v1	30.25 (25–37)	2 (1.8–2.5)		1.9 (1.2–2.4)	113 (50–170)	6.83 (1.5–25)
v2	31	4.5		6	160–210	26.67 (15–47)
g1	27	2.5		2,4	115–120	4.25 (2–7)
Сосняк зеленомошный на дюнах, степень 2						
v1	23.28 (20–26)	3.03 (2.2–3.5)		2.5 (2.1–3.2)	105.35 (70–160)	13.83 (5–39)
v2	30	4 (3.5–4.5)		3.2	142.5 (100–190)	11.8 (3–22)
g1	31	6		5,5	100–160	29.6 (20–34)
Березняк с сосной разнотравный склоновый, степень 2						
im2	4	1.7		0.4	60–70	41.25 (20–60)
v1	14.73 (10–18)	3.65 (2.5–5)		2.53 (1.3–4.2)	101 (35–180)	20.95 (4–70)
v2	17.75 (16–21)	5.38 (4.5–6)		4.28 (3.4–5.7)	123.12 (70–180)	25.17 (7–44)

Примечание. ОС – онтогенетическое состояние, диаметр 1 – диаметр на уровне корневой шейки, диаметр 2 – диаметр на высоте груди, РПК – радиус проекции кроны. В каждой ячейке верхняя строка – среднее значение параметра, нижняя – диапазоны его значений. Наличие только одной строки указывает на то, что значения измерены у одной особи.

степени, на стволе сочетаются симподиальные и моноподиальные цепочки годичных побегов. Единичные годичные побеги превышают 20–25 см. И в имматурном, и в виргинильном состоянии ортотропное нарастание ствола может обрываться с образованием замещающей Y- или T-образной структуры. Однако и в составе образующих ее осей формируются побеги до 25 см длиной. Ветвление ствола более частое, чем у особей уровня 0,

в том числе с образованием отдельных скелетных ветвей с преимущественно симподиальным нарастанием.

Степени 2 и 3 – особь с большой долей вероятности выйдет в древостой, как минимум в подъярус А2 (уровень 2) либо достигнет подъяруса А1 (уровень 3). Такие особи обладают нормальной жизненностью (Evstigneev, Korotkov, 2016) и диагностируются у особей, достигших имматурного

состояния второй подгруппы. Они отличаются преобладанием моноподиев в составе ствола и скелетных ветвей, регулярным ветвлением ствола с образованием либо 1–2-побеговых ДПС, либо ложных мутовок (в зависимости от условий освещения) и образованием до 5–7 боковых побегов в составе ДПС. Длина годичных побегов в составе ствола составляет 20–40 см у особей уровня 2, а у особей степени 3 – и 70 см, как правило, за счет образования летних приростов, или Ивановых побегов.

Результаты морфометрического анализа особей представлены в табл. 1.

Исследования показали, что у подростка дуба наиболее быстрый переход в генеративный период онтогенеза может быть реализован в хорошо освещенных березняках разнотравных, а наиболее медленный – в древостоях с преобладанием осины.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполненное исследование количественных и структурных показателей подростка дуба позволило выявить морфологические и биометрические критерии оценки перспектив его плодоношения и выхода в ярус древостоя. Измеряемые показатели легко применимы на практике. В свою очередь, формирование характерных структур в составе скелетных осей, интенсивность ветвления и образование Ивановых побегов также хорошо диагностируется при макроморфологическом анализе особи. Для разработки алгоритмов моделирования роста прегенеративных особей дуба также необходим учет тех показателей, которые в данной методике представлены как качественные. В дальнейшем методика может быть применена к оценке перспектив развития подростка других видов деревьев в умеренно-континентальном климате.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анненская Г.Н., Жучкова В.К., Калинина В.Р., Мамай И.И., Низовцев В.А., Хрусталева М.А., Цесельчук Ю.Н. Ландшафты Московской области и их современное состояние. Смоленск, 1997. 296 с.
- Антонова И.С., Шаровкина М.М. Некоторые особенности строения побеговых систем и развития кроны генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* (Tiliaceae) трех возрастных состояний в условиях умеренно-континентального климата // Ботанический журн. 2012. Т. 97. № 9. С. 1192–1205.
- Антонова И.С., Гниловская А.А. Побеговые системы кроны *Acer negundo* L. (Aceraceae) в разных возрастных состояниях // Ботанический журн. 2013. Т. 98. № 1. С. 53–68.
- Антонова И.С., Фатьянова Е.В. Необходимость использования знаний о строении и развитии кроны деревьев в различных фундаментальных и прикладных разделах геоботаники // Ботанический журн. 2014. Т. 99. № 12. С. 1305–1316.
- Болдырев В.А. Причины отсутствия травяного покрова в лиственных лесах Приволжской возвышенности // Лесоведение. 1992. № 4. С. 15–21.
- Браславская Т.Ю. Структура хвойно-широколиственных старовозрастных пойменных лесов в связи с вопросами их динамики // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16. № 1(3). С. 852–857.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Под ред. О.В. Смирновой. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с.
- Евстигнеев О.И., Воеводин П.В. Формирование лесной растительности на лугах (на примере Неруссо-Деснянского полейя) // Бюллетень МОИП. Отд. Биол. 2013. Т. 118. Вып. 4. С. 64–70.
- Комаров А.С., Чертов О.Г., Абакумов Е.В., Андриенко Г., Андриенко Н., Аппс М., Бобровский М.В., Бхатти Дж., Быховец С.С., Грабарник П.Я., Глухова Е.М., Зубкова Е.В., Зудин С.Л., Зудина Е.В., Кубасова Т.С., Ларионова А.А., Лукьянов А.М., Мартынкин А.В., Михайлов А.В., Морен Ф., Надпорожская М.А., Припутина И.В., Смирнов В.Э., Ханина Л.Г., Шанин В.Н., Шоу С. Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах. М.: Наука, 2007. 380 с.
- Лагерев А.Г. Усыхание пойменных лесов на Юго-Востоке // Лесное хозяйство. 1939. Вып. 11. С. 38–55.
- Лосицкий К.Б. Восстановление дубрав. М.: Сельхозиздат, 1963. 360 с.
- Рысин Л.П. Влияние лесной растительности на естественное возобновление древесных пород под пологом леса // Естественное возобновление древесных пород и количественный анализ его роста. М.: Наука, 1970. С. 7–53.
- Савиных Н.П., Черёмушкина В.А. Биоморфология: современное состояние и перспективы // Сибирский экологический журн. 2015. Т. 22. № 5. С. 659–670.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 380 с.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Истомина И.И. Квазисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений // Журн. общей биологии. 1984. Т. 45. № 2. С. 216–228.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А. Сохранить естественные дубравы // Природа. 1988. № 3. С. 40–45.
- Стаменов М.Н. Структура ценопопуляций *Quercus robur* L. (Fagaceae) в Южном Подмоскowie // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. 2016. № 2. С. 87–99. <https://doi.org/10.21638/11701/spbu03.2016.206>
- Стаменов М.Н. Поливариантность габитуса виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur* L. (Fagaceae) в фитоценозах бассейна Верхней и Средней Оки // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2020. Т. XIV. № 1. С. 66–90. <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2020-10066>
- Тюрин А.В. Дубравы водоохранной зоны и способы их восстановления (общий очерк) // Дубравы СССР. М.: Гослесбумиздат, 1949. Т. 1. С. 5–29.
- Фардеева М.Б., Исламова Г.Р. Особенности популяционной организации древесных видов хвойно-широко-

лиственных лесов // Вестник Татарского государственного гуманитарно-педагогического университета. 2007. № 2–3(9–10). С. 112–121.

Dobrovolný L. Potential of natural regeneration of *Quercus robur* L. in floodplain forests in the southern part of the Czech Republic // J. Forest Science. 2014. V. 60. № 12. P. 534–539.

Frolov P.V., Shanin V.N., Zubkova E.V., Bykhovets S.S., Grabarnik P.Ya. CAMPUS-S – The model of ground layer vegetation populations in forest ecosystems and their contribution to the dynamics of carbon and nitrogen. I. Problem formulation and description of the model. Ecological Modelling 2020 a. V. 431. P. 1–12.

<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109184>

Frolov P.V., Zubkova E.V., Shanin V.N., Bykhovets S.S., Mäkipää R., Salemaa M. CAMPUS-S – The model of ground layer vegetation populations in forest ecosystems and their contribution to the dynamics of carbon and nitrogen. II. Parameterization, validation and simulation experiments. Ecological Modelling, 2020 b. V. 431 P. 1–14.

<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109183>

Evstigneev O.I., Korotkov V.N. Ontogenetic stages of trees: an overview // Russian J. Ecosystem Ecology. 2016. № 1(2). P. 1–31.

<https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-1>

Evstigneev O.I. Ontogenetic scales of relation of trees to light (on the example of Eastern European forests) // Russian J. Ecosystem Ecology. 2018. V. 3. № 3. P. 1–18.

Harmer R., Boswell R., Robertson M. Survival and growth of tree seedlings in relation to changes in the ground flora during natural regeneration of an oak shelterwood // Forestry. 2005. V. 78. № 1. P. 21–32.

<https://doi.org/10.1093/forestry/cpi003>

Humphrey J.W., Swaine M.D. Factors affecting the natural regeneration of *Quercus* in Scottish oakwoods. I. Competition from *Pteridium aquilinum* // J. Applied Ecology. 1997. V. 34. P. 577–584.

Valladares F., Chico J.M., Aranda I., Balaguer L., Dizen-gremel P., Manrique E., Dreyer E. The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity // Trees. 2002. V. 16. P. 395–403.

Estimation of Perspectives of Sapling Development of *Quercus robur* L. in the Wood Coenoses of Moscow Region

M. N. Stamenov¹*, E. V. Zubkova¹, and P. V. Frolov¹

¹*Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Pushchino Center for Biological Research of the Russian Academy of Sciences Russian Federation, Institutskaya st., 2, b. 2, Pushchino, Moscow Region, 142290 Russia*

*E-mail: mshlv-eiksb@inbox.ru

The perspectives of transition of the immature and virginal saplings of *Quercus robur* L. to the A1 and A2 canopy sublayers have been analyzed. The studies have been conducted in the different forest types within the Southern Moscow region. For the estimation of the phytosociological role an individual could claim we applied morphometric and architectural methods. We measured height, trunk diameter, crown projection, calendar age and lengths of five trunk increments in a row. We considered growth habit, configuration and branching of the trunk and of the branches themselves. Four degrees of an individual's prospect have been identified. 0 – an individual will not go beyond the level of low shrubs. 1 – an individual will reach the level of high shrubs and can start fruiting. 2 – an individual will reach the A2 canopy sublayer. 3 – an individual will reach the A1 canopy sublayer. From the degree 0 to the degree 3 an increase in the values of the trunk increments and branching intensity was noted.

Keywords: *Quercus robur* L., saplings, ontogenetic stage, crown architecture.

Acknowledgements: The work has been carried out with a financial support from the RSF (18-14-00362П).

REFERENCES

Annenskaya G.N., Zhuchkova V.K., Kalinina V.R., Ma-mai I.I., Nizovtsev V.A., Khrustaleva M.A., Tsesel'chuk Y.N., *Landshafty Moskovskoi oblasti i ikh sovremennoe sostoyanie* (Landscapes of Moscow Oblast and the current state), Smolensk: Izd-vo SGU, 1997, 296 p.

Antonova I.S., Fat'yanova E.V., Neobkhodimost' ispol'zovaniya znaniy o stroenii i razvitii krony derev'ev v razlichnykh fundamental'nykh i prikladnykh razdelakh geobotaniki (Role of studying different structural levels of tree crowns in various fields of knowledge), *Botanicheskii zhurnal*, 2014, Vol. 99, No. 12, pp. 1305–1316.

Antonova I.S., Gnilovskaya A.A., Pobegovye sistemy krony *Acer negundo* L. (Aceraceae) v raznykh vozrastnykh sostoyaniyakh (Shoot systems of *Acer negundo* L. (Aceraceae) crown in different age stages), *Botanicheskii zhurnal*, 2013, Vol. 98, No. 1, pp. 53–68.

Antonova I.S., Sharovkina M.M., Nekotorye osobennosti stroeniya pobegovykh sistem i razvitiya krony generativnykh derev'ev *Tilia platyphyllos* (Tiliaceae) trekh vozrastnykh sostoyanii v usloviyakh umerenno-kontinental'nogo klimata (Some structural features of shoot systems and crown development of the generative *Tilia platyphyllos* (Tiliaceae) trees of three age states in temperate continental climate), *Botanicheskii zhurnal*, 2012, Vol. 97, No. 9, pp. 1192–1205.

- Boldyrev V.A., Prichiny otsutstviya travyanogo pokrova v listvennykh lesakh Privolzhskoi vozvyshechnosti (Reasons for the lack of grass cover in the deciduous forests of the Volga Upland), *Lesovedenie*, 1992, No. 4, pp. 15–21.
- Braslavskaya T.Y., Struktura khvoino-shirokolistvennykh starovozrastnykh poimennykh lesov v svyazi s voprosami ikh dinamiki (Structure of the coniferous broad-leaved old-age floodplain forests due to the questions of their dynamics), *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*, 2014, Vol. 16, No. 1(3), pp. 852–857.
- Dobrovolný L., Potential of natural regeneration of *Quercus robur* L. in floodplain forests in the southern part of the Czech Republic, *J. Forest Science*, 2014, Vol. 60, No. 12, pp. 534–539.
- Evstigneev O. I., Korotkov V.N., Ontogenetic stages of trees: an overview, *Russian J. Ecosystem Ecology*, 2016, No. 1(2), pp. 1–31.
<https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-1>
- Evstigneev O.I., Ontogenetic scales of relation of trees to light (on the example of Eastern European forests), *Russian J. Ecosystem Ecology*, 2018, Vol. 3, No. 3, pp. 1–18.
- Evstigneev O.I., Voevodin P.V., Formirovanie lesnoi rastitel'nosti na lugakh (na primere Nerusso-Desnyanskogo poles'ya) (Formation of forest vegetation in fallow arable lands (the example of Nerussa-Desna woodlands, Bryansk region)), *Byulleten' MOIP. Otd. Biol.*, 2013, Vol. 118, No. 4, pp. 64–70.
- Fardeeva M.V., Islamova G.R., Osobennosti populyatsionnoi organizatsii drevesnykh vidov khvoino-shirokolistvennykh lesov (The peculiarities of the population of arboretum' organization of deciduous-coniferous woods), *Vestnik Tatarskogo gosudarstvennogo gumanitarno-pedagogicheskogo universiteta*, 2007, No. 2–3(9–10), pp. 112–121.
- Frolov P.V., Shanin V.N., Zubkova E.V., Bykhovets S.S., Grabarnik P.Ya., CAMPUS-S – The model of ground layer vegetation populations in forest ecosystems and their contribution to the dynamics of carbon and nitrogen. I. Problem formulation and description of the model, *Ecological Modelling*, 2020 a, Vol. 431, pp. 1–12.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109184>
- Frolov P.V., Zubkova E.V., Shanin V.N., Bykhovets S.S., Mäkipää R., Salemaa M., CAMPUS-S – The model of ground layer vegetation populations in forest ecosystems and their contribution to the dynamics of carbon and nitrogen. II. Parameterization, validation and simulation experiments, *Ecological Modelling*, 2020 b, Vol. 431, pp. 1–14.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109183>
- Harmer R., Boswell R., Robertson M., Survival and growth of tree seedlings in relation to changes in the ground flora during natural regeneration of an oak shelterwood, *Forestry*, 2005, Vol. 78, No. 1, pp. 21–32. DOI 10.1093/forestry/cpi003
- Humphrey J.W., Swaine M.D., Factors affecting the natural regeneration of *Quercus* in Scottish oakwoods. I. Competition from *Pteridium aquilinum*, *J. Applied Ecology*, 1997, Vol. 34, pp. 577–584.
- Komarov A.S., Chertov O.G., Abakumov E.V., Andrienko G., Andrienko N., Apps M., Bobrovskii M.V., Bkhatti Dzh., Bykhovets S.S., Grabarnik P.Ya., Glukhova E.M., Zubkova E.V., Zudin S.L., Zudina E.V., Kubasova T.S., Larionova A.A., Luk'yanov A.M., Martynkin A.V., Mikhailov A.V., Moren F., Nadporozhskaya M.A., Pripulina I.V., Smirnov V.E., Khanina L.G., Shanin V.N., Shou S., *Modelirovanie dinamiki organicheskogo veshchestva v lesnykh ekosistemakh* (Modeling of organic matter dynamics in forest ecosystems), Moscow: Nauka, 2007, 380 p.
- Lagerov A.G., Usykhание poimennykh lesov na Yugo-Vostoke (Drying out of floodplain forests in the South-East), *Lesnoe khozyaistvo*, 1939, Vol. 11, pp. 38–55.
- Lositskii K.B., *Vosstanovlenie dubrav* (Restoration of oak forests), Moscow: Sel'khozizdat, 1963, 360 p.
- Rysin L.P., Vliyaniye lesnoi rastitel'nosti na estestvennoe vobnovlenie drevesnykh porod pod pologom lesa (Influence of forest vegetation on the natural regeneration of tree species under the forest canopy), In: *Estestvennoe vobnovlenie drevesnykh porod i kolichestvennyi analiz ego rosta* (Natural regeneration of tree species and quantitative analysis of its growth), Moscow: Nauka, 1970, pp. 7–53.
- Savinykh N.P., Cheryomushkina V.A., Biomorphology: current status and prospects, *Contemporary Problems of Ecology*, 2015, Vol. 8, No. 5, pp. 541–549.
- Serebryakov I.G., *Ekologicheskaya morfologiya rastenii* (Ecological morphology plant), Moscow: Vysshaya shkola, 1962, 380 p.
- Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Istomina I.I., Kvazisenil'nost' kak odno iz proyavlenii fitotsenoticheskoi tolerantnosti rastenii (Quasisenility as one of manifestations of phytoecotonic tolerance of the plants), *Zhurn. obshchei biologii*, 1984, Vol. 45, No. 2, pp. 216–225.
- Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Sokhranit' estestvennye dubravy (Preserve natural oak forests), *Priroda*, 1988, No. 3, pp. 40–45.
- Stamenov M.N., Polivariantnost' gabbitusa virginil'nykh i molodykh generativnykh osobei *Quercus robur* L. (Fagaceae) v fitotsenozakh basseina Verkhnei i Srednei Oki (Polyvariance of the habitus of virginal and young reproductive individuals of *Quercus robur* L. (Fagaceae) in phytocenoses of the upper and middle Oka river), *Fitoraznoobrazie Vostochnoi Evropy*, 2020, Vol. XIV, No. 1, pp. 66–90.
<https://doi.org/10.24411/2072-8816-2020-10066>
- Stamenov M.N., Struktura tsenopopulyatsii *Quercus robur* L. (Fagaceae) v Yuzhnom Podmoskov'e (Structure of coenopopulations of *Quercus robur* L. (Fagaceae) in southern Moscow region), *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Seriya 3. Biologiya*, 2016, No. 2, pp. 87–99.
<https://doi.org/10.21638/11701/spbu03.2016.206>
- Tyurin A.V., Dubravy vodookhrannoi zony i sposoby ikh vosstanovleniya (obshchii ocherk) (Oak forests of the water protection zone and methods for their restoration (research brief)), In: *Dubravy SSSR* (Oak forests), Moscow: Goslesbumizdat, 1949, Vol. 1, pp. 5–29.
- Valladares F., Chico J.M., Aranda I., Balaguer L., Dizen-gremel P., Manrique E., Dreyer E., The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity, *Trees*, 2002, Vol. 16, pp. 395–403.
- Vostochnoevropayskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* (Eastern European forest in the Holocene and modern history), Moscow: Nauka, 2004, Vol. 1, 479 p.