

ДИАГНОСТИКА СУКЦЕССИОННОГО СОСТОЯНИЯ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ НА ОСНОВЕ ЭКОЛОГО-ДЕМОГРАФИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ДРЕВЕСНЫХ ДОМИНАНТОВ

А. А. Гайворонская, аспирант, ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского», gajvoronskaja.anzhelika@yandex.ru, г. Брянск, Россия,
Л. Н. Анищенко, д-р сел.-хоз. наук, профессор, профессор кафедры географии, экологии и землеустройства ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского», eco_egf@mail.ru, г. Брянск, Россия

В памятнике природы «Добрунские склоны» (Брянская область) охраняемая территория, являющейся модельным объектом для изучения сукцессионных смен, наблюдаются островные лесные массивы, которые широко распространены в староосвоенном регионе Нечерноземья России. Лесные сообщества образовались в процессе сложной истории природопользования, они относятся к двум вариантам лесонасаждений: леса на месте пахотных земель; леса на длительно лесных землях вследствие многочисленных рубок. Выявлено распространение смешанных по составу древостоев с преобладанием широколиственных видов лесных сообществ, а также фитоценозов с участием *Tilia cordata* Mill., *Betula pendula* Roth. Отмечена ситуация, связанная с восстановлением субдоминирующего участия *T. cordata*, а также расширения участия в составе древостоя *Acer platanoides*: онтогенетические спектры полночленные, однако зафиксирована пониженная жизнеспособность в виргинильной и генеративной возрастных группах. В онтогенетических спектрах *Quercus robur* L., формирующего некоторые фитоценозы, зафиксирована неполночленность, поддержание численности молодых экземпляров видов деревьев происходит за счет немногочисленных генеративных особей, занос диаспор извне исключен. Возобновление *Q. robur* как основной доминантной и эдификаторной культуры термофильных лесов прошлого ограничено островным характером (локальной территорией памятника природы), отсутствием генеративных особей вида на всех сопредельных территориях, а также процесс возобновления заторможен отсутствием мозаики «лесных окон» на охраняемой территории и недостаточной освещенностью в фитоценозах. Установлено, что возобновление широколиственных видов, вероятно, определяется микроклиматическими особенностями биотопа лесных сообществ, освещенностью, в последнюю очередь — эдафическими характеристиками, что доказывается возрастными спектрами видов в ассоциациях сообществ в липо-дубняке звездчатково-волосистоосоковом (*Tilieto-Quercetum stellarioso-caricosum pilosae*). Онтогенетические спектры основных древесных видов-доминантов свидетельствуют о мутационных процессах, о замещении *Q. robur* другими широколиственными видами. Так как модельная территория носит островной характер с сильно нарушенными лесными сообществами — термофильными дубравами — ослабление антропогенного воздействия и заповедывание не обеспечивает восстановления клеймаксовых сообществ, что доказывают особенности онтогенетических спектров доминантов.

In the Dobrunsky Slopes nature monument (Bryansk region), a protected area that is a model object for studying succession shifts, island forests are observed, which are widespread in the old—developed region of the Non-Chernozem region of Russia. Forest communities were formed in the process of a complex history of nature management, they belong to two types of forest plantations: forests on the site of arable land; forests on long-term forest lands due to numerous logging. The distribution of mixed stands with a predominance of broad-leaved species of forest communities was revealed, in addition to phytocenoses with *Tilia cordata* Mill., *Betula pendula* Roth. The situation associated with the restoration of the subdominant participation of *T. cordata*, as well as the expansion of participation in the composition of the *Acer platanoides* stand, is noted: the ontogenetic spectra are full-fledged, however, reduced vitality is recorded in the virginal and generative age groups. In the ontogenetic spectra of *Quercus robur* L., which forms some phytocenoses, incompleteness is recorded, the maintenance of the number of young specimens of tree species occurs due to a few generative individuals, the introduction of diaspores from the outside is excluded. The resumption of *Q. robur* as the main dominant and edificatory culture of thermophilic forests of the past is limited by the island character (local territory of the natural monument), the absence of generative individuals of the species in all adjacent territories; The renewal process is also hampered by the lack of a mosaic of “forest windows” in the protected area and insufficient illumination in phytocenoses. It has been established that the renewal of broad-leaved species is probably determined by the microclimatic features of the biotope of forest communities, illumination, and, last of all, by edaphic characteristics, which is proved by the age spectra of species in associations of communities in the lipoic oak stellate-hairy (*Tilieto-Quercetum stellarioso-caricosum pilosae*). The ontogenetic spectra of the main dominant tree species indicate demutation processes, the replacement of *Q. robur* by other broad-leaved species. Since the model territory is insular in nature with severely disturbed forest com-

munities — thermophilic oak forests — the weakening of anthropogenic impact and conservation does not ensure the restoration of climax communities, which is proved by the peculiarities of the ontogenetic spectra of dominants.

Ключевые слова: ценопопуляция, деревья-доминанты, возрастные спектры, сукцессии, Нечерноземье Российской Федерации.

Keywords: cenopopulation, dominant trees, age spectra, successions, Non-Chernozem region of the Russian Federation.

Введение

Оценка потенциала лесовосстановления, особенно при сочетанном техногенно-рекреационном влиянии в староосвоенном регионе (Нечерноземье РФ), то есть формирования средообразующих функций и структуры лесных биоценозов, весьма тесно связана с экологическим равновесием, оценка которого зависит от биоразнообразия. Через парадигму ценопопуляционного подхода и гипотезы «gap-мозаики», можно рассматривать поддержание элементов биоразнообразия [1]. Данные подходы необходимо апробировать и анализировать диагностические материалы, исходя из ландшафтно-географических особенностей, признаков развития сообщества, а также полиэкологических функций лесов. Основопологающими работами для лесов различного гомеостатического статуса определены значимые соотношения видов при динамических процессах в лесных сообществах, проведен анализ онтогенетических спектров модельных видов флоры и для исследований указаны размеры минимальных пробных площадок ($P_{пр}$) [2]. Особенности лесовосстановления в свете формирования поливидовых лесных биоценозов рассматривались в фундаментальной монографии «Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность» (2004 г.), где популяционно-ценотический подход лесовосстановительных мероприятий предлагал формирование «оконной мозаики» лесов и разновозрастность насаждений [3]. К настоящему времени на староосвоенных территориях значительная часть сохранившихся лесов хвойно-широколиственной и широколиственной зон является мелкоконтурной: оценка их сукцессионного статуса и условий к поддержанию экологических функций должна быть основана на диагностике демографических и возрастных показателей эдификаторных и доминирующих видов. Для Брянской

области эталонные и редкие растительные сообщества описаны в Зеленой книге (2012 г.), материалы которой постоянно дополняются сведениями о фитоценозах: в работе представлены итоги наблюдений с 2015 г. в термофильных дубравах на особо охраняемой природной территории (O_T) Брянского района в условиях отсутствия диаспор видов-эдификаторов, незначительной территории распространения и отсутствия охраняемой (для восстановления) зоны.

Цель работы — оценить сукцессионное состояние зональных лесных сообществ староосвоенного региона Нечерноземья РФ на примере лесных биоценозов памятника природы «Добрунские склоны» (Брянская область).

Материал и методы

Чтобы диагностировать сукцессионную динамику лесов, использовался метод $P_{пр}$ и ценопопуляционный метод, применяемый для доминирующих (эдификаторных) видов на модельных трансектах, заложенных в O_T [2, 4]. Онтогенетическая структура древесных видов диагностировалась с использованием базы диагностических ключей, разработанных непосредственно для Средней России, кроме того давалась экологическая оценка возрастных спектров [5–8].

Островной памятник природы «Добрунские склоны» (ДС) расположен на карбонатном склоне р. Десны в окружении агроценозов. Его растительные сообщества испытывают несколько типов стрессовых воздействий — от рекреационных повреждений до сельскохозяйственного влияния за счет средств защиты растений, пасторальной дигрессии и внесения чуждых видов, популяции которых интенсивно осваивают местообитания. «Островной эффект» модельного биогеоценоза O_T регионального подчинения проявляется не только в малой площади (10 га), но и в

отсутствии биологических коридоров для обмена диаспорами средообразующих видов [9]. Согласно Паспорту О_т леса к памятнику природы относятся к категории биологически ценных, образованных «в ходе естественных сукцессионных смен, где могут присутствовать следы антропогенных воздействий», как зональные широколиственные сообщества они отслеживаются в Зеленой книге области [10].

Для анализа происходящих ценотических изменений использовались данные ранее проведенных исследований по флоре и растительности [11, 12]. Согласно концепции организации биоценотического покрова, на П_{пр} модельного биогеоценоза учитывались признаки онтогенетической и пространственной гетерогенности лесных сообществ, произрастание и онтогенетические спектры древесных доминантов, реликтовых и узкотолерантных видов, жизнедеятельность которых формируется благодаря биотопическим условиям и, косвенно, разнообразием лесов.

Учет мозаики, создаваемой в ОТ, проводили через эколого-ботанические (эколого-фитоцентрические) элементы, которые отражают спектр аутэкологических особенностей видов. Приняты для анализа кверцетальный (дубравный) элемент, бетулярный (виды мелколиственных лесов), боровый (виды сосновых лесов разного состава), адвентивный (представлен инвазийными видами).

Проводили расчет индексов для оценки биологического разнообразия, которые предложены для сравнительной характеристики любых сообществ. Видовое богатство (ВБ) оценивали как общее число видов в сообществе, видовую насыщенность (ВН) — как среднее число видов, приходящихся на единицу площади. Показатели ВБ и ВН составляют α-разнообразие [13]. Показатель β-разнообразие рассчитывался по индексу разнообразия Симпсона (И_С) [13]. Номенклатура сосудистых растений указана по сводке П. Ф. Маевского [14].

Результаты и обсуждение

Показатели разнообразия, применяемые для сравнительного описания изменений за восьмилетний период, представлены в таблице 1. Монолеса из дуба имеют показатели биологического разнообразия (БР) ниже, чем их производные, сформировавшиеся в ходе сукцессионных смен.

Индекс Симпсона изменялся незначительно, постоянны и показатели проективного покрытия, высота нижних ярусов, не менялась и численность подроста. Высокий ИС свидетельствует о высоком β-разнообразии. Полидоминантные производные дубовых лесов в ДС Брянского района, как и в аналогичных по видовому составу и малой площади охраняемых территориях, имеют большие показатели

Таблица 1
Индикаторные характеристики фитоценозов охраняемой природной территории «Добрунские склоны» (Брянская область)

Показатели биологического разнообразия и структуры сообществ	Дубовые леса*	Производные дубовых лесов
Число видов в местообитаниях сообществ	$\frac{335}{337}$	$\frac{338}{340}$
Число видов травянистых и кустарниковых растений в сообществе	$\frac{325}{327}$	$\frac{328}{330}$
Число видов мохообразных	$\frac{10}{40}$	$\frac{46}{46}$
Индекс разнообразия Симпсона (ИС)	$\frac{17,7}{17,3}$	$\frac{16,4}{16,1}$
Численность подроста древесных и кустарниковых видов растений ((M ± m), экз./га)	1789,7 ± 15,6	1109,8 ± 14,2
Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, %	50	65
Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса, %	14	25
Высота травяно-кустарничкового яруса (M ± m), см	22,3 ± 1,7	43,5 ± 4,1

Примечание. * — данные за 2015 г. (числитель), данные за 2023 г. (знаменатель).



Рис. 1. Показатели видового разнообразия в сообществах термофильных дубрав памятника природы



Рис. 2. Показатели видового разнообразия в сообществах производных дубовых лесов памятника природы

разнообразия, так как несколько мощных древесных средообразователей создают разнообразную мозаичность, увеличивая местообитания и станции для других растений. Также в производных дубовых лесах формируются и экотонные пространства, способствующие повышению видового разнообразия.

Изменялись и показатели α -разнообразия (рис. 1 и 2).

Признаки:

1 — среднее число видов на модельной пробной площадке (100 м^2);

2 — число инвазийных видов;

3 — число синантропных мохообразных;

4 — число видов региональной Красной книги;

5 — число видов мониторингового списка региональной Красной книги. Информация за 2015 г. приведена согласно источнику [9].

Незначительно α -разнообразие выросло за счет инвазийных видов, ценопопуляции которых активно распространяются по периферии O_T . Число видов синантропных мохообразных, учитываемых при анализе антропогенной преобразованнос-

ти сообществ, не изменялось за годы наблюдений, что свидетельствует о достаточном числе местообитаний, пригодных для освоения пионерными видами. Снизилось общее число видов на модельной пробной площадке. Ценопопуляции видов различных категорий региональной Красной книги диагностируются в неизменном числе, онтогенетические спектры некоторых из них стабильны.

На стабильное существование ценопопуляций древесных видов в производных дубовых лесах оказывает влияние благоприятный световой режим, особенно в производных дубняков [1, 15].

Виды мониторингового списка региональной Красной книги зарегистрированы и в зональных эталонных сообществах, включенных в Зеленую книгу. Так, чина черная (*Lathyrus niger* (L.) Bernh.) описана в дубняках разнотравных (*Quercetum mixtoherbosum*), состоящих из неморальных видов; число видов в местообитаниях незначительно — 31 (по сравнению с эталонными описаниями в 60 видов). Уникальные карбонатные грунты, крутизна склонов для дубовых лесов и их производных обеспечили формирование рефугиума и для других спорадически встречающихся видов — *Digitalis grandiflora* Mill., *Pyrethrum corymbosum* (L.) Scop., *Laserpitium latifolium* L., которые, произрастая на северо-восточной границе ареала, развивают ценопопуляции средней численности и вносят вклад в элементы гар-мозаики [10].

На базе элементов растительности при изучении сообществ была построена диаграмма всех эколого-ботанических элементов O_T (рис. 3).

Памятник природы «Добрунские склоны» расположен в окружении агроцено-

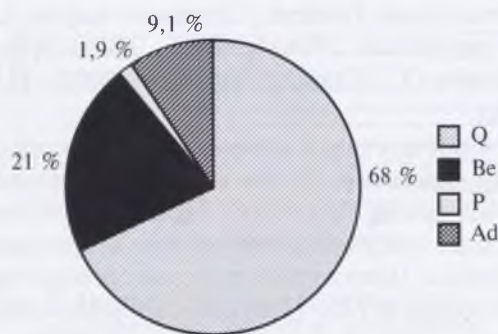


Рис. 3. Спектр эколого-ботанических элементов в составе локальных флор

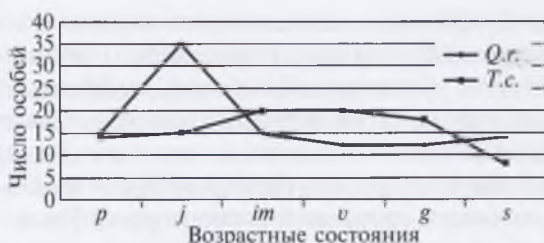


Рис. 4. Онтогенетические спектры древесных доминантов в сообществе *Tilio-Quercetum mercurialo-aegopodiosum*.

Условные обозначения: Q.r. — *Quercus robur*, T.c. — *Tilia cordata*

зов, прилегающих к коренному берегу Десны, поэтому в нем почти нет буферной зоны и тяжело происходит регенерация коренной лесообразующей породы — *Quercus robur* L., а на лесовозобновление оказали воздействие лесоустроительные работы с рубкой старовозрастных деревьев. Также и неблагоприятный световой режим, отсутствие «лесных окон» вносят лимитирующий вклад в семенное возобновление дуба как эдификаторной породы. Векторизованные нециклические изменения способствовали появлению производных дубовых биоценозов — *Quercetum tiliosum*, *Quercetum aceriosum*, *Quercetum caricoso-calamagrostietosum*, *Quercetum mixtoherbosum*, *Tilietum*, *Populetosum*, *Betuletum*. Старовозрастные дубы (на 2019 г. — 15 особей) не могут обеспечить возобновление дуба при отсутствии заноса диаспор извне и неблагоприятном световом режиме в дубовых лесах и их производных.

В пологе травостоя производных дубовых лесов отмечен спектр видов термофильных дубрав, являющиеся индикаторными для восточноевропейских лесов: *Potentilla alba* L., *Aegopodium podagraria* L., *L. latifolium*, *Mercurialis perennis* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Campanula latifolia* L., *P. corymbosum*, *Primula veris* L., *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *Platanthera bifolia* (L.) Rich.

Сообщества в местообитаниях коренных склонов р. Десны имеют эколого-лесоведческие признаки, характеризующие разные сукцессионные стадии и преобразования. Широкополерантные сообщества ассоциаций *Tilio-Quercetum mercurialo-aegopodiosum* со значительной сомкнутостью крон (0,75) и проективным покрытием травяного яруса (более 55 %), двумя подъ-

ярусами имеют полночленный и разорванный онтогенетический спектр *Quercus robur*. Возрастные спектры (рис. 4) левосторонние, преобладают ювенильные особи (j) эдификатора; незначительны по численности виргинильная (v) и генеративная (g) группы. Возобновление дуба немногочисленно — 980 ос./га со средней жизнеспособностью особей.

Как дубу, так и *Tilia cordata* Mill. в производных коренных лесах свойственен другой возрастной спектр — правосторонний, полночленный при описании древесных особей всех возрастных состояний. Представители группы j, сенильной группы (s) незначительны, поэтому полифильный вид хорошо возобновляется в сообществе, что описано нормальным возрастным спектром. Об устойчивом самоподдержании свидетельствует абсолютный максимум в имматурной (im) и v возрастной группе. Так, состояние древесных видов эдификаторов показывает последовательную смену экоусловий, которые инициируются самими сообществами, что считается результатом медленных сукцессионных процессов.

Производные дубовых лесов на карбонатных субстратах в О_т включают и эдификатор термофильных дубрав — *Q. robur* малым числом особей ценопопуляции; интересны особенности возрастных спектров эдоминирующих видов.

Сообщество ассоциации *Tilio-Quercetum pilosae cariosum* занимает наибольшие площади в памятнике природы; пространственная структура древостоя с двумя подъярусами и сомкнутостью в 0,75; травяной ярус развит незначительно, мозаично, проективное покрытие составляет в 50 %.

По онтогенетическому состоянию кривая возрастов *Q. robur* (рис. 5) характери-

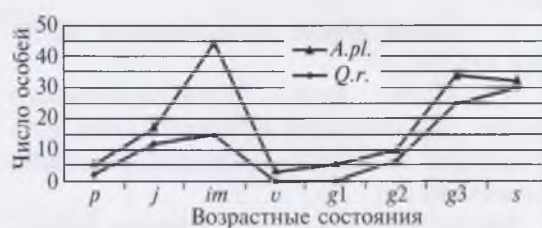


Рис. 5. Онтогенетические спектры древесных доминантов в сообществе ассоциации *Tilio-Quercetum pilosae cariosum*.

Условные обозначения: Q.r. — *Quercus robur*, A.pl. — *Acer platanoides*

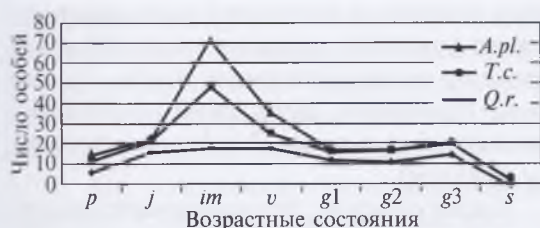


Рис. 6. Онтогенетические спектры древесных доминантов в сообществе ассоциации *Tilio-Quercetum stellario pilosae cariosum*.

Условные обозначения: Q.r. — *Quercus robur*, T.c. — *Tilia cordata*; A.pl. — *Acer platanoides*

зует разорванную, неполночленную ценопопуляцию. Преобладают *j* и *im*-состояния возраста (21,5 %), также *g3* и *s* (75,2 %). На $\Pi_{пр}$ не зарегистрированы *v* и *g1* возрастные состояния. Эти численные данные возрастных состояний показывают правосторонний онтогенетический спектр (регрессивная популяция). Состояние локальной популяции дуба характеризуется также неудовлетворительным возобновлением — 115 ос./га с низкой устойчивостью.

В ассоциации *Tilio-Quercetum pilosae cariosum* соэдификатор — *T. cordata* — по характеру возрастного спектра отображает инвазионную локальную популяцию: диагностированы только *im*-особи. В биоценозе интенсивно происходит порослевое возобновление липы, из-за отсутствия заноса диаспор наблюдается незначительное семенное возобновление — 120 ос./га. Ценопопуляция *Acer platanoides* L. характеризуется инвазионным возрастным спектром (правосторонний спектр). В *im*-группе достигнут абсолютный максимум (85,9 %). Возобновление *A. platanoides* — 110 ос./га.

Также широко распространены биоценозы ассоциации *Tilio-Quercetum stellario pilosae cariosum* с малой сомкнутостью первого и второго яруса — в 0,55, зарегистрировано два поъяруса. Травяной ярус обильный с проективным покрытием 85 %. Ценопопуляция *Q. robur* хорошо возобновляется (1100 ос./га), по возрастной кривой — нормальная, полночленная, особи *s*-состояния отсутствуют (рис. 6). Ценопопуляция дуба устойчива.

Соэдификатор *T. cordata* — также хорошо возобновляется, как и локальная популяция *Q. robur* (1200 ос./га) с устойчивым состоянием. Особенности возрастного

спектра — левосторонний, нормально-го типа, преобладают особи *im*-состояния.

В ценопопуляции *A. platanoides* регистрируются особи только *im* (75 %) и *v* (25 %) состояния, она инвазионного типа. Состояние локальной популяции очень неустойчивое, возобновление — 250 ос./га.

Значительная перестройка структурных и возрастных особенностей лесного биоценоза зарегистрирована в производных дубовых сообществах — *Tilio-Betuletum pilosae cariosum*. Сомкнутость первого яруса — средняя — 0,65, хорошо выражен подлесок с сомкнутостью в 0,45, травяной покров слабо развит, с проективным покрытием в 40 %.

Характеристика ценопопуляции *Q. robur* следующая: левосторонний спектр, неполночленный возрастной (рис. 7), возобновление 98 ос./га — неудовлетворительное. Восстановление неполночленной структуры ценопопуляции будет весьма длительно.

В ценопопуляции дуба преобладают *g1* и *v* особи, что составляет 33,3 %, оставшаяся часть возрастного спектра — это *im* особи 33,4 %. В виргинильной возрастной группе низкая жизненность растений — 50 %, а в генеративной — половина видов с пониженной. Кроме того, *im* возрастная группа включает особи с пониженной и нормальной жизненностью — 1:1. Состояние ценопопуляции весьма устойчивое.

Возобновление ценопопуляции *T. cordata* — удовлетворительное (2300 экз./га). Во многих возрастных группах значительное число особей имеют сниженную жизнеспособность, которая близка к нормальному типу, с устойчивым состоянием.

Для *A. platanoides* возобновление значительное — 7000 экз./га. Возрастной

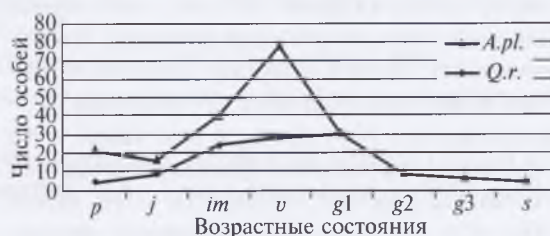


Рис. 7. Онтогенетические спектры древесных доминантов в сообществе ассоциации *Tilio-Betuletum pilosae cariosum*.

Условные обозначения: Q.r. — *Quercus robur*, A.pl. — *Acer platanoides*

спектр левосторонний, преобладают *im* особи (87,5 %), встречаются *v* (11,8 %) и *j* (0,7 %), особи *g*- и *s*-групп отсутствуют, что свидетельствует об инвазионном типе ценопопуляции. Состояние оценивается как нестабильное, из-за того, что для его поддержания есть необходимость в заносе семенного банка из соседних ценопопуляций. Нахождение популяции *A. platanoides* с нормальным возобновлением — это результат рубок в термофильной дубраве, данный факт неоднократно отмечался другими авторами в различных регионах [14].

В ценопопуляциях мелколиственных пород, такие как берез повислая и тополь дрожащий, возрастные спектры неполночленные. Ценопопуляция *Betula pendula* Roth состоит только из *g* (75 %) и *j* (25 %) особей. Вследствие нехватки света под пологом леса всходы *B. pendula* погибают. Ценопопуляции *Populus tremula* L. имеют в составе 100 % средневозрастных генеративных видов. Возобновления осины обыкновенной нет.

На локальной территории региональной О_т сформировались зональные широколиственные сообщества — термофильные дубравы, которые за длительный период воздействия внешних стрессовых факторов перестраивали пространственную, возрастную и экологическую структуру. В ходе исследования возрастной (онтогенетической) структуры деревьев-доминантов выяснилось, что все экоусловия в биогеоценозах претерпели многочисленные изменения, в том числе и в ходе естественных сукцессионных смен. Биоразнообразие фитоценозов обеднено по сравнению с естественными сообществами. Лесные биоценозы пребывают в предклаймаксовом состоянии, возобновление эдификаторного вида на локальных участках незначительное. Отсутствие экземпляров дубов старше 150 лет, небольшая охранный зона памятника природы, невозможность заноса диаспор коренных видов извне способствуют сохранению субклимаксового состояния, в том числе и по причине длительного формирования устойчивых дубовых сообществ — не менее 400—450 лет [15]. Все изучаемые лесные сообщества, а также наблюдаемые в них трансформации не приводят к образованию устойчивой разновозрастной лесной растительности: санитарное обустройство леса создает сильные изменения по свето-

вому режиму и искусственному установлению условий, которые помогают регенерации мелколиственных видов. Кроме того, изменение экоусловий уменьшают экологическую нишу *Q. robur* (по световому фактору).

Таким образом, полидоминантные леса с *Q. robur* замещаются на олигодоминантные производные липо-дубовые леса, липо-клено-дубовые леса, липо-ясеневые или березняково-ясеневые биоценозы. Эти некоренные фитоценозы способны к существованию гораздо более длительное время, чем дубовые леса, что рассматривалось в ценопопуляционной экологии неоднократно [1, 3, 15—17]. Возрастные спектры древесных эдификаторов, таким образом, служат индикаторами сукцессионных смен в лесах, и, кроме того, свидетельствуют об отсутствии возобновления ранее эдификаторного вида — *Q. robur*.

Выводы

1. В исследуемых сообществах памятника природы «Добрунские склоны» (Брянская область) ранее формировались зональные для Нечерноземья РФ дубовые леса. История природопользования Нечерноземья РФ показала, что эти лесные биогеоценозы формировались в результате многочисленных рубок на длительно лесных землях и на месте пахотных земель при благоприятных условиях освещения. Анализ возрастной структуры ценопопуляций деревьев-доминантов (эдификаторов) в настоящее время показал, что все лесные биоценозы претерпели значительные изменения в связи с сукцессионными сменами — демутационными процессами, от термофильных дубовых лесов остались немногочисленные представители травяного яруса, а также некоторые виды древесных эдификаторов. Лесные сообщества находятся в предклаймаксовом состоянии, вызванном антропогенными факторами, а также «островным» характером самого памятника природы.

2. Онтогенетические спектры основных древесных видов-доминантов свидетельствуют о демутационных процессах, о замещении *Q. robur* другими широколиственными видами: зафиксирован ряд сообществ — липо-дубовые леса, липо-клено-дубовые леса, липо-ясеневые или березняково-ясеневые сообщества. Полидоми-

нантные леса с дубом замещаются на олигодоминантные производные биогеоценозы, которые, являясь некоренными, способны к существованию гораздо более длительное время, чем дубовые леса.

3. По состоянию онтогенетических спектров *T. cordata* в фитоценозах лесных биоценозов памятника природы «Добрунские склоны» можно заключить о поэтапной смене экологических условий, начинающейся в самих сообществах (автогенная

сукцессия), что является свидетельством небыстрых сукцессионных процессов.

4. Так как модельная территория памятника природы носит локальный характер с сильно нарушенными лесными сообществами — термофильными дубравами, ослабление антропогенного воздействия и заповедование не обеспечивает восстановления клаймаксовых сообществ, что подтверждают особенности онтогенетических спектров доминантов.

Библиографический список

1. Аргунова М. В. Популяционная организация дубово-грабовых лесов западной Украины и оптимизация их структуры: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. — М.: МГПУ им. В. И. Ленина, 1993. — 16 с.
2. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // *Биологические науки*. — 1975. — № 2. — С. 7—34.
3. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 2 / Отв. ред. О. В. Смирнова. — М.: Наука, 2004. — 575 с.
4. Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). — М.: Наука, 1988. — 183 с.
5. Чистякова А. А. Большой жизненный цикл и фитоценологическая роль липы сердцевидной в разных частях ареала: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. — М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1978. — 256 с.
6. Чистякова А. А. Дуб черешчатый // *Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники*. — М.: Прометей, 1989. — С. 18—25.
7. Чистякова А. А. Клен остролистный // *Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники*. — М.: Прометей, 1989. — С. 52—55.
8. Чистякова А. А. Береза повислая // *Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники*. — М.: Прометей, 1989. — С. 69—75.
9. Природные ресурсы и окружающая среда субъектов Российской Федерации. Центральный Федеральный округ: Брянская область / Ред. Н. Г. Рыбальский, Е. Д. Самотесов, А. Г. Митюков. — М.: НИИ — Природа, 2007. — 1144 с.
10. Зеленая книга Брянской области (растительные сообщества, нуждающиеся в охране) / Ред. А. Д. Булохов. — Брянск: ГУП «Брянск. обл. полиграф. объединение», 2012. — 142 с.
11. Емельяшина Е. В., Стрижакова И. В., Андреева М. А., Анищенко Л. Н. Обзор флоры и растительности памятника природы «Добрунские склоны» (Брянская область) // *Ученые записки Брянского государственного университета*. — 2016. — № 4. — С. 93—103.
12. Гайворонская А. А. Онтогенетические спектры древесных эдификаторов как диагностический признак гомеостаза среды в лесных сообществах / XV Ежегодная научная сессия аспирантов и молодых ученых: научно-практическая конференция. — Т. 1. — Вологда: Изд-во Вологодского государственного университета, 2021. — С. 337—340.
13. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. — М.: Мир, 1992. — 181 с.
14. Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. — М.: Т-во научных изданий КМК, 2014. — 635 с.
15. Коротков В. Н. Демутационные процессы в островных лесных массивах (на примере ГИЗЛ «Горки Ленинские» и Каневского заповедника): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. — М.: МГПИ, 1992. — 16 с.
16. Коротков С. А., Захаров В. И. Особенности естественного возобновления дуба на территории Орехово-Зуевского лесничества Московской области // *Лесной вестник*. — 2019. — Т. 23. — № 5. — С. 22—29.
17. Смирнова О. В., Бобровский М. В., Ханина Л. Г. Оценка и прогноз сукцессионных процессов в лесных ценозах на основе демографических методов // *Бюллетень МОИП. Отделение Биологическое*. — 2001. — Т. 106. — Вып. 5. — С. 25—33.

DIAGNOSTICS OF THE SUCCESSIONAL STATE OF FOREST COMMUNITIES BASED ON ECOLOGICAL AND DEMOGRAPHIC CHARACTERISTICS OF COENOPOPULATIONS OF TREE DOMINANTS

A. A. Gaivoronskaya, Ph. D. student, Bryansk State University named after Academician I. G. Petrovsky, gajvoronskaja.anzhelika@yandex.ru, Bryansk, Russia,
L. N. Anishchenko, Dr. Habil. (Agriculture), professor, professor of the Department of Geography, Ecology and Land Management, Bryansk State University named after Academician I. G. Petrovsky, eco_egf@mail.ru, Bryansk, Russia

References

1. Argunova M. V. *Populatsionnaia organizatsiia dubovo-grabovykh lesov zapadnoi Ukrainy i optimizatsiia ikh struktury* [Population organization of oak and hornbeam forests of western Ukraine and optimization of their structure]. Moscow State Pedagogical University named after V. I. Lenin, 1993. P. 16 [in Russian].
2. Uranov A. A. *Vozrastnoi spektr fitotsenopopulatsii kak funktsiia vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov* [The age spectrum of phytocenopopulations as a function of time and energy wave processes]. *Biological sciences*, 1975. P. 7–34 [in Russian].
3. Smirnova O. V. *Vostochnoevropejskie lesa: istoriya v golocene i sovremennost'* [Eastern European forests: History in the Holocene and modernity]. Book 2. M.: Nauka, 2004. P. 575 [in Russian].
4. Zagonnova L. B., Zhukova L. A., Komarov A. S. *Tsenopopulatsii rastenii (oчерki populatsionnoi biologii)* [Cenopopulations of plants (essays on population biology)]. M., 1988. P. 183 [in Russian].
5. Chistyakova A. A. *Bol'shoi zhiznennyi tsikl i fitotsenoticheskaia rol' lipy serdtsevidnoi v raznykh chastiakh areala* [The large life cycle and phytocenotic role of the heart-shaped linden in different parts of its range]. M.: MGPI named after V. I. Lenin, 1978. P. 256 [in Russian].
6. Chistyakova A. A. *Dub chereshchatyi // Diagnosty i kliuchi vozrastnykh sostoianii lesnykh rastenii. Derev'ia i kustarniki* [Petiole oak // Diagnoses and keys of age-related conditions of forest plants. Trees and shrubs]. M., 1989. P. 18–25 [in Russian].
7. Chistyakova A. A. *Klen ostrolistnyi // Diagnosty i kliuchi vozrastnykh sostoianii lesnykh rastenii. Derev'ia i kustarniki* [Holly maple // Diagnoses and keys of age-related conditions of forest plants. Trees and shrubs]. M., 1989. P. 52–55 [in Russian].
8. Chistyakova A. A. *Bereza povislaia // Diagnosty i kliuchi vozrastnykh sostoianii lesnykh rastenii. Derev'ia i kustarniki* [Hanging birch // Diagnoses and keys of age-related conditions of forest plants. Trees and shrubs]. M., 1989. P. 69–75 [in Russian].
9. Rybalsky N. G., Samotesov E. D., Mityukov A. G. *Prirodnye resursy i okruzhaiushchaia sreda sub'ektov Rossiiskoi Federatsii. Tsentral'nyi Federal'nyi okrug: Brianskaia oblast'* [Natural resources and the environment of the subjects of the Russian Federation. Central Federal District: Bryansk region]. M., 2007. P. 1144 [in Russian].
10. Bulokhov A. D. *Zelenaia kniga Brianskoi oblasti (rastitel'nye soobshchestva, nuzhdaiushchiesia v okhrane)* [The Green Book of the Bryansk region (plant communities in need of protection)]. Bryansk, 2012. P. 142 [in Russian].
11. Emel'yashina E. V., Strizhakova I. V., Andreeva M. A., Anishchenko L. N. *Obzor flory i rastitel'nosti pamyatnika prirody "Dobrunskie sklony" (Bryanskaya oblast')* [Review of flora and vegetation of the natural monument "Dobrunsky slopes" (Bryansk region)]. *Scientific notes of the Bryansk State University*. — 2016 (4). — P. 93–103 [in Russian].
12. Gaivoronskaya A. A. *Ontogeneticheskie spektry drevesnykh edificatorov kak diagnosticheskii priznak gomeostaza sredy v lesnykh soobshchestvakh* [Ontogenetic spectra of wood edificers as a diagnostic sign of environmental homeostasis in forest communities]. *Vologda*, 2021. P. 337–340 [in Russian].
13. Magarran E. *Ekologicheskoe raznoobrazie i ego izmerenie* [Ecological diversity and its measurement]. M., 1992. P. 181 [in Russian].
14. Mayevsky P. F. *Flora srednei polosy evropeiskoi chasti Rossii* [Flora of the middle zone of the European part of Russia]. M., 2014. P. 635 [in Russian].
15. Korotkov V. N. *Demutatsionnye protsessy v ostrovnnykh lesnykh massivakh (na primere GIZL "Gorki Leninskie" i Kanevskogo zapovednika)* [Demutation processes in island forests (on the example of the Gorki Leninskie GIZL and the Kanevsky Nature Reserve). Moscow, 1992. P. 16 [in Russian].
16. Korotkov S. A., Zaharov V. I. *Osobennosti estestvennogo vozobnovleniya duba na territorii orekhovo-zuevskogo lesnichenstva Moskovskoy oblasti* [Features of natural oak regeneration in the territory of the Orekhovo-Zuevsky forestry of the Moscow region]. *Lesnoj vestnik*. 2019. T. 23. № 5. P. 22–29 [in Russian].
17. Smirnova O. V., Bobrovskij M. V., Hanina L. G. *Ocenka i prognoz sukcesionnykh processov v lesnykh cenoazah na osnove demograficheskikh metodov* [Assessment and forecast of succession processes in forest cenoses based on demographic methods]. *Bulletin of the Ministry of Education and Science. The department is Biological*. 2001. T. 106. P. 25–33 [in Russian].