

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

том 108

2

февраль



RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

**BOTANICHESKII
ZHURNAL**

Volume 108

№ 2

MOSCOW
2023

Founders:

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
BRANCH OF BIOLOGICAL SCIENCES RAS
RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY
BOTANICHESKII ZHURNAL

Periodicity 12 issues a year

Founded in December 1916

Journal is published the algis of the Branch of Biological Sciences RAS

Editor-in-Chief

L. V. Averyanov, Doctor of Sciences (Biology)

EDITORIAL BOARD

- O. M. Afonina** (Deputy Editor-in-Chief, Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
I. N. Safronova (Deputy Editor-in-Chief, Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
I. I. Shamrov (Deputy Editor-in-Chief, Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
A. K. Sytin (Deputy Editor-in-Chief, Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
D. S. Kessel (Executive Secretary, St. Petersburg, Russia),
N. V. Bitjukova (Secretary, St. Petersburg, Russia),
O. G. Baranova (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
S. Volis (PhD, Kunming, China),
A. V. Herman (Doctor of Sciences (Geology and Mineralogy), Moscow, Russia),
T. E. Darbayeva (Doctor of Sciences (Biology), Uralsk, Kazakhstan),
L. A. Dimeyeva (Doctor of Sciences (Biology), Almaty, Kazakhstan),
M. L. Kuzmina (PhD, Guelph, Canada),
M. V. Markov (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),
T. A. Mikhaylova (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
A. A. Oskolski (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia; Johannesburg, RSA),
Z. Palice (PhD., Prùhonice, Czech Republic),
A. A. Pautov (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
M. G. Pimenov (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),
A. N. Sennikov (Candidate of Sciences (Biology), Helsinki, Finland),
R. E. Romanov (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
D. D. Sokoloff (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),
I. V. Sokolova (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
M. J. Tikhodeeva (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
A. C. Timonin (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),
V. S. Shneyer (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
G. P. Yakovlev (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia)

Managing editor M. O. Gongalskaya
Executive editor of the issue I. N. Safronova

E-mail: botzhurn@mail.ru, mari.gongalskaya@gmail.com

Moscow

2023

СОДЕРЖАНИЕ

Том 108, номер 2, 2023

СООБЩЕНИЯ

- Структура мохового эпифитного покрова деревьев среднетаежного ельника черничного
Р. П. Обабко, А. М. Крышень 97
- Лесовосстановительный процесс после низового пожара и сплошной рубки
в лианово-разнокустарниковых широколиственно-темнохвойно-кедровых
лесах Южного Сихотэ-Алиня
Т. А. Комарова, Н. В. Терехина, Н. Б. Прохоренко, С. Г. Глушко 111
- Мониторинг растительности заболачивающихся малых озер
в Ломоносовском районе Ленинградской области
В. А. Смагин, М. А. Бойчук 127
- Особенности побегов осей разных порядков в структуре кроны
виргинильных особей *Ulmus glabra* (Ulmaceae)
И. С. Антонова, М. С. Телевинова, В. А. Барт 142
- Гинодиэция у *Nepeta gontscharovii* (Lamiaceae)
В. Н. Годин, А. Ю. Астащенко, В. А. Черемушкина 155
- Studies on the embryology of *Calamus prasinus* (Arecaceae) –
an endemic plant from the Western Ghats of Karnataka
Н. Н. Krishna-Kumar 163
-

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

- Наталья Павловна Савиных (к 75-летию со дня рождения)
И. А. Коновалова, Е. В. Лелекова, М. Н. Скоробогатая 171
-

ПОТЕРИ НАУКИ

- Памяти Ксении Владимировны Николаевой (1931–2022)
Л. В. Фомина, Л. Р. Кадырова, А. П. Ситников, Г. Г. Короткова 177
-
-

Contents

Vol. 108, No. 2, 2023

COMMUNICATIONS

- Structure of the epiphyte moss cover on the trees in middle taiga blueberry spruce forest
R. P. Obabko, A. M. Kryshen 97
- Reforestation process after a ground fire and clear cutting
in liana-varied-shrub broad-leaved-dark-coniferous-Korean-pine forests
of Southern Sikhote-Alin
T. A. Komarova, N. V. Terekhina, N. B. Prokhorenko, S. G. Glushko 111
- Monitoring of vegetation in paludifying small lakes in the Lomonosovsky District
of the Leningrad Region
V. A. Smagin, M. A. Boychuk 127
- Peculiarities of shoots of axes of different orders in the crown structure
of *Ulmus glabra* (Ulmaceae) virginal trees
I. S. Antonova, M. S. Televinova, V. A. Bart 142
- Gynodioecy in *Nepeta gontscharovii* (Lamiaceae)
V. N. Godin, A. Yu. Astashenkov, V. A. Cheryomushkina 155
- Studies on the embryology of *Calamus prasinus* (Arecaceae) – an endemic plant
from the Western Ghats of Karnataka
H. N. Krishna Kumar 163
-

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

- Nataliya Pavlovna Savinykh (on the 75-years anniversary)
I. A. Konovalova, E. V. Lelekova, M. N. Skorobogataya 171
-

OBITUARIES

- In memoriam: Kseniya Vladimirovna Nikolaeva (1931–2022)
L. V. Fomina, L. R. Kadyrova, A. P. Sitnikov, G. G. Korotkova 177
-
-

СТРУКТУРА МОХОВОГО ЭПИФИТНОГО ПОКРОВА ДЕРЕВЬЕВ СРЕДНЕТАЕЖНОГО ЕЛЬНИКА ЧЕРНИЧНОГО

© 2023 г. Р. П. Обабко^{1,2*}, А. М. Крышень¹

¹Институт леса КарНЦ РАН

ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, 185910, Россия

²Петрозаводский государственный университет

пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Республика Карелия, 185910, Россия

*e-mail: rotaparrot@mail.ru

Поступила в редакцию 13.06.2022 г.

После доработки 22.12.2022 г.

Принята к публикации 17.01.2023 г.

В работе представлены результаты исследования пространственной структуры эпифитов на пробной площади и на стволе *Picea abies*. Распределение всех деревьев и отдельных пород на пробной площади, как и большинства видов эпифитных мохообразных не отличается от случайного типа. Только один вид *Dicranum fuscescens*, который в данном сообществе произрастал только на стволах живых деревьев, имеет агрегированное распределение. Все остальные эпифитные виды мохообразных встречаются также и в напочвенном покрове и их распределение в сообществах относится к случайному типу. Предложена структура строения эпифитного покрова на стволе ели в условиях среднетаежного ельника черничного, которая состоит из различных видов, произрастающих полосами и пятнами вдоль градиента влажности.

Ключевые слова: мохообразные, эпифиты, пространственная структура, береза, ель

DOI: 10.31857/S0006813623020084, **EDN:** EXJMOW

Эпифитный покров бореальных лесов формируется лишайниками, мохообразными и в меньшей степени сосудистыми растениями. Роль его в устойчивости и динамике всего сообщества неочевидна. Его рассматривают, как индикатор состояния лесного сообщества (Shi et al., 2017 и др.). В то же время структура и динамика формируемых на стволах деревьев сообществ представляют интерес (Billings, Drew 1938; Cain, Sharp, 1938; Ashton, 1986; Isakova, 2009; Putna, Mežaka, 2014; Tarasova et al., 2017; Rykovskij et al., 2020; Obabko, Tarasova, 2021 и др.). В бореальных лесах основная масса эпифитного покрова сосредоточена в нижней части ствола (Smith, 1982). В этой части ствола доминируют, как правило, факультативные эпифиты (Smith, 1982; Mežaka et al., 2008; Rykovskij et al., 2020). Комплекс внешних факторов обеспечивает сосуществование относительно большого числа видов, с одной стороны, и определяет сложную пространственную структуру эпифитного сообщества – с другой (Billings, Drew 1938; Barcman, 1958; Ashton, 1986; Ezer et al., 2019; Isakova, 2009 и др.).

Многие авторы, используя методы математического аппарата пространственной статистики в пакете spatstat (Baddeley, Turner, 2005; Baddeley

et al., 2015), пришли к выводу, что итоговое расселение эпифитов в сообществе, которое для облигатных эпифитов часто может быть групповым, определяется не только биологическими особенностями видов и их взаимоотношениями (Snäll et al., 2005a,b; Akhavan et al., 2012; Sales et al., 2016; Tarasova, 2017 и др.), но и внешними факторами (Belinchón et al., 2011; Hedenås et al., 2003 и др.).

Главными факторами, определяющими структуру эпифитного покрова, являются те, которые напрямую или косвенно изменяют уровень увлажнения: видовая принадлежность дерева (Barkman, 1958; Putna, Mežaka, 2014), диаметр ствола (Gustafsson, Eriksson, 1995; Strazdina, 2010), угол наклона ствола, (Barkman, 1958; Øvstedal, 1980; Мое, Botnen, 1997; Gorshkov, 1986; Stepanova, 2004; Mežaka et al., 2010, 2012), экспозиция ствола (Sales et al., 2016, и др.).

В среднетаежных лесных экосистемах на территории Республики Карелии всего обнаружено 60 видов эпифитных мхов, из них только 7 считаются облигатными видами *Lewinskya elegans* (Schwägr. ex Hook. et Grev.) F. Lara, Garilleti et Goffinet, *Neckera pennata* Hedw., *Nyholmia obtusifolia* (Brid.) Holmen et E. Warncke, *N. gymnostoma* (Bruch ex Brid.) Holmen et E. Warncke, *Pylaisia poly-*

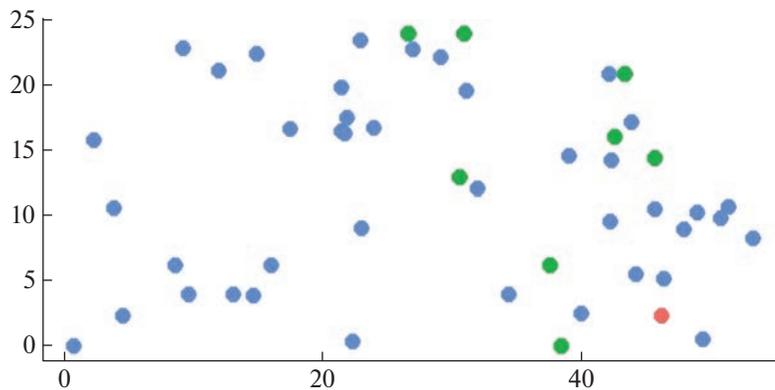


Рис. 1. Схема расположения деревьев на пробной площади. Цветом показаны породы: синим — *Picea abies*, зеленым — *Betula* sp., красным — *Populus tremula*.

Fig. 1. Location of tree species on the sample plot. The species are colored by blue — *Picea abies*, green — *Betula* sp., red — *Populus tremula*.

antha (Hedw.) Bruch et al., *P. selwynii* Kindb., *Ulota intermedia* Schimp. (Obabko, Tarasova, 2021). Из факультативных эпифитов ряд видов имеют широкую экологическую амплитуду, являясь одновременно доминантами напочвенного и эпифитного покровов. К ним относятся, например, *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al., *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst.

Мы поставили задачу исследовать пространственное распределение видов эпифитных мхов в ельнике черничном, как на уровне фитоценоза, так и отдельных стволов живых деревьев.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на постоянной пробной площади Института леса Карельского научного центра РАН, размером $25 \times 55 \text{ м}^2$, расположенной в ельнике черничном на территории заповедника “Кивач” (62.284° с.ш. 33.959° в.д.). Возраст насаждения: ель — 140–180 лет, береза — 40–60 лет. Породный состав насаждения 8Е1Б1Ос. Было исследовано 50 деревьев, из которых 8 берез, 1 осина и 41 ель.

На пробной площади были закартированы все деревья (рис. 1) при помощи буссоли и ультразвукового дальномера DME Haglof. Для каждого дерева фиксировались: вид, высота, диаметр, угол наклона ствола с 4 сторон света. Угол наклона регистрировался при помощи угломера в телефоне Samsung galaxy a52.

При описании эпифитного покрова каждого ствола мы фиксировали линейный размер куртин каждого вида в вертикальной проекции с четырех сторон света (4 описания на 1 дерево) и, как следствие, высоту поднятия эпифитных обрастаний по стволу (Degtyareva, 2012). Измерение линейно-

го размера куртины мха происходило путем фиксации высоты над землей, где вид начинает встречаться (нижняя граница куртины) и где перестает встречаться (верхняя граница куртины) (рис. 2). Учитывались только сплошные обрастания, единичные растения, которые могут быть встречены на большей высоте ствола, не учитывались. Были собраны гербарные образцы мхов. Названия видов мхов даны по Ignatov et al. (2007) с некоторыми изменениями (Ignatov, Milyutina, 2007; Ignatov et al., 2018; Ignatova et al., 2019), названия печеночников по Söderström et al. (2016).

В качестве изучаемых характеристик эпифитного покрова были выбраны: число видов в каждом описании и линейные размеры куртин в вертикальной проекции наиболее часто встречающихся на стволах видов, а именно: *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Plagiothecium rossicum* Ignatov et Ignatova, *Ptilidium pulcherrimum* (Webber) Vain., *Dicranum scoparium* Hedw., *D. fuscescens* Turner, *Cladonia* spp.

СТАТИСТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ

Обработку полученных данных выполняли на основе стандартных методов вариационной статистики. Проверка нормальности распределения данных выполнена при помощи теста Колмогорова–Смирнова. Для всех анализируемых величин рассчитывали средние значения, выборки средних сравнивали друг с другом методом Краскела–Уоллиса. Парное сравнение групп производилось методом Данна.

Характеристики (угол наклона ствола, диаметр дерева, линейный размер куртин доминантных видов), вдоль градиента которых изучались реакции эпифитных организмов, разбивали на 5 групп, с равным шагом характеристики. Для

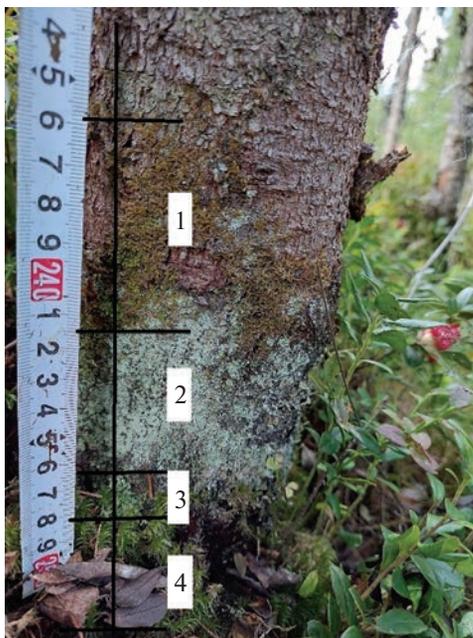


Рис. 2. Линейные размеры эпифитных обрастаний стволов. На рисунке отмечены: черная вертикальная линия – трансекта, на которой производились измерения куртин. 1 – *Ptilidium pulcherrimum*, 2 – *Lepraria* spp., 3 – *Cladonia* spp., 4 – *Dicranum* sp.

Fig. 2. Linear dimensions of epiphytic canopy on trunks. Marked in the figure: black vertical line – the transect on which the measurements of canopy were made. 1 – *Ptilidium pulcherrimum*, 2 – *Lepraria* spp., 3 – *Cladonia* spp., 4 – *Dicranum* sp.

каждой группы рассчитывалось среднее значение и стандартная ошибка случайной переменной (линейный размер куртин отдельных видов). Число групп выбрано эмпирически на основании правила Стерджесса.

Для исследования пространственного распределения деревьев на пробной площади мы применили функцию $J(r)$ реализованную в пакете *spatstat* (Baddeley et al., 2015). Данная функция была выбрана, так как она хорошо работает на локальном масштабе, что позволяет выявить агрегацию (Savel'ev et al., 2014). Функция $J(r)$ стационарного точечного процесса определяется, как $J(r) = (1 - G(r)) / (1 - F(r))$, где $G(r)$ – функция распределения расстояний до ближайших соседей точечного процесса, а $F(r)$ – функция пустого пространства, т.е. вероятность встречи точки от случайного пустого пространства.

Для полностью случайного (равномерного пуассоновского) точечного процесса J -функция равна 1 (красная пунктирная линия на графике, рис. 3). Отклонения $J(r) < 1$ или $J(r) > 1$ обычно указывают на пространственную кластеризацию или пространственную регулярность соответ-

ственно. Статистическая значимость работы функции определяется при помощи генераций конвертов Монте-Карло (Baddeley et al., 2015), и отображается на графике в виде серой области (в нашем случае число генераций равно 999, что соответствует уровню значимости $p < 0.001$). Выход функции (черная линия) из серой области, обозначает статистически значимые отличия наблюдаемого процесса от случайного.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В эпифитном покрове нижней части стволов деревьев исследованного сообщества ельника черничного было выявлено 16 видов мхов, 4 вида печеночников и макролишайники, представленные родами *Cladonia* и *Peltigera*. Среди мохообразных только на ели встречено 8 видов. Видов, строго приуроченных к стволам березы и осины, в исследованном ельнике черничном не обнаружено (табл. 1). Меньшее число видов, обнаруженных на стволах лиственных деревьев, по всей видимости, связано с малым количеством исследованных деревьев. Все обнаруженные виды являются обычными для данной местности.

В эпифитном покрове на разных породах рассматривались только мохообразные. Для ели число видов в описании варьировало от 0 до 5, для березы от 0 до 4. На пробной площади произрастало всего одно взрослое дерево осины, на котором отмечены 6 видов мохообразных.

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ В ФИТОЦЕНОЗЕ

Исследовано пространственное распределение деревьев на пробной площади – всего древостоя и только ели, отдельно для березы расчеты не проводились в связи с малым количеством особей на пробной площади. Для древостоя в целом не было обнаружено статистических отличий от случайного распределения (рис. 3А), ель в составе древостоя так же характеризуется случайным типом распределения (рис. 3В). При исследовании распределения на пробной площади деревьев с наиболее распространенными видами мохообразных отдельно для каждого вида (*Plagiothecium rossicum*, *Dicranum fuscescens*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*) обнаружены значимые отличия от случайного типа распределения только для *Dicranum fuscescens* ($p < 0.001$). В случае *D. fuscescens* (рис. 3С) значение функции $J(r) < 1$, что говорит о наличии агрегации деревьев, на которых произрастает

Таблица 1. Видовой состав мохообразных на стволах живых деревьев
Table 1. Species composition of bryophytes on the trunks of living trees

	<i>Picea abies</i>		<i>Betula</i> spp.	
	Минимальное, максимальное и среднее значение (\pm SE) ЛРК** на стволах деревьев, см. Minimum, maximum and mean value (\pm SE) of LDF** on a tree trunks, cm	Встречаемость на стволе дерева ели, на ПП***, % Occurrence on a spruce tree trunk, on TP***, %	Минимальное, максимальное и среднее значение (\pm SE) ЛРК** на стволах деревьев, см. Minimum, maximum and mean value (\pm SE) of LDF** on a tree trunks, cm	Встречаемость на стволе дерева березы, на ПП***, % Occurrence on a birch tree trunk, on TP***, %
<i>Lophocolea heterophylla</i> (Schrad.) Dumort.	0–5 (>0.01)	4.9	–	–
<i>Dicranum fuscescens</i> Turner	0–53 (0.3 \pm 0.12)	19.5	0–46 (13.3 \pm 4.49)	100.0
<i>Dicranum majus</i> Turner	0–2 (>0.01)	4.9	–	–
<i>Dicranum montanum</i> Hedw.	0–15 (0.1 \pm 0.09)	14.6	–	–
<i>Dicranum scorarium</i> Hedw.	0–26 (0.8 \pm 0.3)	39.0	0–12 (2.3 \pm 1.81)	25.0
<i>Hypocnium splendens</i> (Hedw.) Bruch et al.	0–56 (4.7 \pm 1.16)	36.6	0–46 (7.7 \pm 3.13)	75.0
<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T. J. Kop.	0–6 (0.1 \pm 0.07)	2.4	0–1 (>0.01)	12.5
<i>Plagiochila</i> sp.	0–3 (>0.01)	2.4	–	–
<i>Plagiothecium rossicum</i> Ignatov et Ignatova	0–35 (2.6 \pm 0.63)	70.7	0–9 (1.3 \pm 0.89)	25.0
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	0–90 (17.8 \pm 2.09)	82.9	0–74 (15.4 \pm 5.08)	87.5
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.	0–1 (>0.01)	2.4	–	–
<i>Ptilidium pulcherrimum</i> (Weber) Vain.	0–29 (0.6 \pm 0.19)	39.0	0–37 (6.0 \pm 2.61)	87.5
<i>Rhytidadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.	0–22 (0.5 \pm 0.36)	4.8	–	–
<i>Rhodobryum roseum</i> (Hedw.) Limpr.	0–4 (0.1 \pm 0.04)	7.3	0–1 (>0.01)	12.5
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	0–1 (>0.01)	4.8	–	–
<i>Sciuro-hyrrnum</i> spp. (<i>S. oedipodium</i> , <i>S. starkei</i> , <i>S. reflexum</i>)*	0–24 (1.5 \pm 0.44)	63.4	0–9 (1.3 \pm 1.11)	25.0
<i>Tetraphis pellucidata</i> Hedw.	0–1 (>0.01)	4.8	–	–

Примечание: * Представители рода *Sciuro-hyrrnum* нередко встречались на одном дереве, и в полевых условиях не всегда возможно уверенно различить эти виды, в связи с этим в таблице приводятся данные для рода в целом. ** ЛРК – линейные размеры куртин. *** ПП – пробная площадь.

Note: * representatives of the genus *Sciuro-hyrrnum* were often found on the same tree, and in the field it is not always possible to confidently distinguish between these species, therefore, the table provides data for the genus as a whole. ** LDF – Linear dimensions of foulings. *** TP – Trial plot.

D. fuscescens. Схема распределения деревьев с *D. fuscescens* представлена на рис. 4.

УГОЛ НАКЛОНА СТВОЛА

Угол наклона ствола в значительной степени определяет увлажнение местообитания и физически влияет на возможность мха закрепиться на поверхности коры. Статистические закономерности обнаружены для линейных размеров куртин *Pleurozium schreberi*, которые имели минимальные значения при минимальном угле наклона ствола и по мере увеличения угла наклона ствола увеличивали свои показатели, достигая максимальных значений при угле наклона в 19° (рис. 5). Для остальных видов (*Plagiothecium rossicum*, *Dicranum fuscescens*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Cladonia* spp.) не обнаружены статистические закономерности, но прослеживаются схожие тренды, что, скорее всего, связано с недостаточным объемом данных. Для разных видов оптимум угла наклона поверхности ствола отличается. Так, куртины *Cladonia* spp. достигают максимальных линейных размеров при средних значениях угла наклона около 9° , *Dicranum fuscescens* и *D. scoparium* – при 15° , *Plagiothecium rossicum* – в диапазоне от 3° до 9° и т.д. В то же время линейные размеры куртин *Hylocomium splendens* не показали значимой зависимости от угла наклона. Максимальное видовое разнообразие на стволах деревьев ели наблюдается при средних значениях угла наклона ствола – от 3° и до 9° .

ДИАМЕТР СТВОЛА

Диаметр ствола обычно связан с возрастом дерева, но в случае *Picea abies* эта связь непрямая, часто ель долгое время (до 100 лет) может быть угнетена материнским пологом. Возможно, поэтому из всех исследованных видов мхов только *Hylocomium splendens* и *Dicranum fuscescens* продемонстрировали связь линейных размеров куртин с диаметром ствола.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВИДОВ ВНУТРИ ЭПИФИТНОГО ПОКРОВА

Для исследования взаимоотношений видов эпифитного покрова нами в качестве независимых переменных были выбраны доминанты эпифитного покрова ели – *Pleurozium schreberi* и *Cladonia* spp., которые, с одной стороны, имели максимальные линейные размеры куртин в вертикальной проекции, а с другой, – занимали в сообществах эпифитов крайние позиции по высоте ствола (рис. 5, табл. 1).

Методом сравнения средних был выявлен тренд, при котором линейный размер куртин *Dicranum fuscescens* (рис. 7А) и *Plagiothecium rossicum*

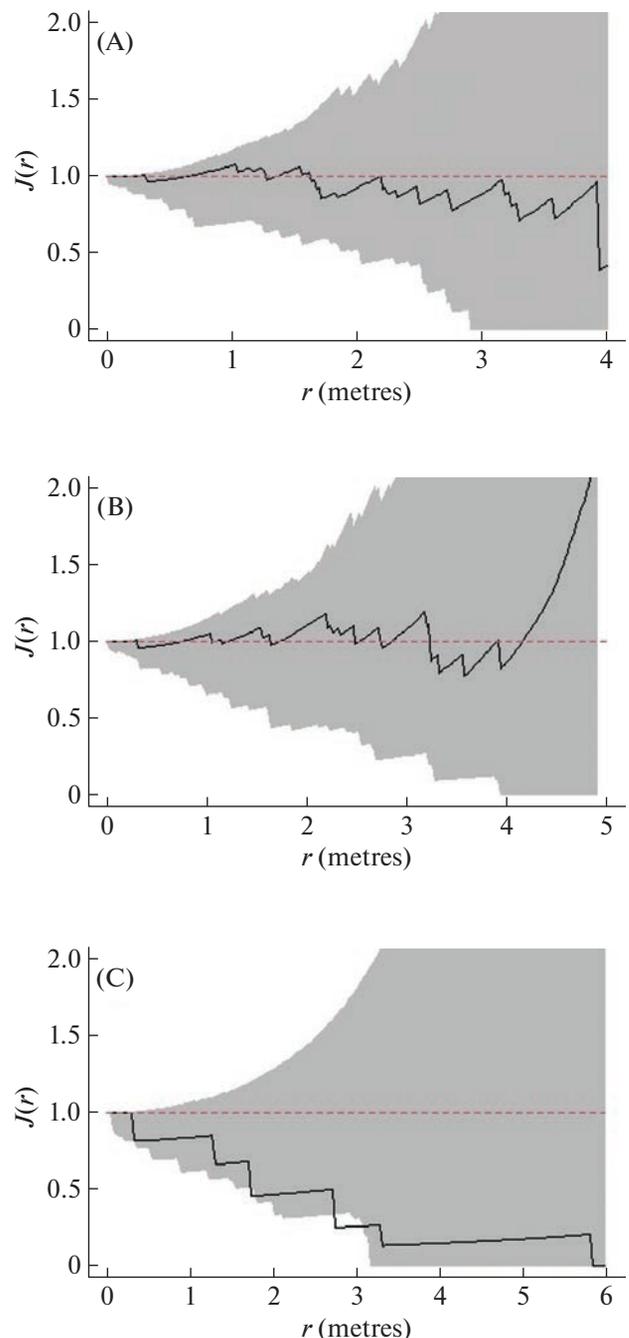


Рис. 3. $J(r)$ – для всех пород (А), – для ели (В), – для *Dicranum fuscescens* (С). На рисунке черная линия – значение функции $J(r)$, полученное на реальных данных, пунктирная линия – теоретическое значение $J(r)$, соответствующее абсолютно случайному точечному процессу. Серая область – область принятия нулевой гипотезы о случайном распространении особей.

Fig. 3. $J(r)$ – for all wood species (А), – for spruce (В), – for *Dicranum fuscescens* (С). In the figure the black line is the value of the function $J(r)$ obtained on real data, the dotted line is the theoretical value of $J(r)$ corresponding to an absolutely random point process. The grey area – the area of acceptance of the null hypothesis about the random distribution of individuals.

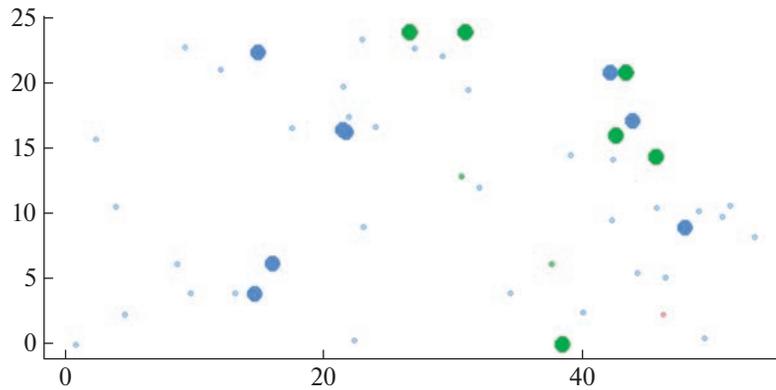


Рис. 4. Схема расположения деревьев с *Dicranum fuscescens* в пределах пробной площади. На рисунке кружками большего диаметра отмечены деревья, на которых произрастает *D. fuscescens*, точками – деревья без *D. fuscescens*. Цветом выделены породы: синим – *Picea abies*, зеленым – *Betula* sp., красным – *Populus tremula*.

Fig. 4. Spatial distribution of trees with *Dicranum fuscescens* within the sample plot. In the figure circles of larger diameter indicate trees with *D. fuscescens*, dots indicate trees without *D. fuscescens*. The species are colored by: blue – *Picea abies*, green – *Betula* sp., red – *Populus tremula*.

(рис. 7В) сокращается при увеличении линейного размера куртин *Pleurozium schreberi*. Другие виды не показали зависимости от линейного размера куртин *Pleurozium schreberi*.

При изучении зависимостей линейного размера куртин видов эпифитного покрова ели с линейным размером куртин видов рода *Cladonia* обнаружена положительная связь с *Ptilidium pulcher-*

rimum (рис. 8А) и *Dicranum fuscescens* (рис. 8В). Оба эти вида достигали максимальных линейных размеров куртин при максимальных размерах куртин *Cladonia* spp. Для остальных видов использованными методами взаимосвязи не обнаружены.

ОБСУЖДЕНИЕ

В нашем исследовании основное внимание было уделено мхам, лишайники рассматривались только на уровне рода, в связи с этим данные по числу видов приводятся только для мохообразных. На ели и березе отмечалось примерно одинаковое число видов на отдельном дереве, для ели это 4.3 ± 0.21 SE, для березы 4.5 ± 0.42 SE. По сравнению с другими лесобразующими породами из района исследования береза и ель обладают низким видовым разнообразием эпифитов (Рыковский et al., 2020). К примеру, в том же районе исследования на 1 дереве осины по нашим неопубликованным данным, может произрастать до 20 видов мохообразных. Низкое количество видов на ели и березе рядом авторов связывается с низким pH коры (Рыковский et al., 2020), который у обеих пород варьирует в схожих пределах: для березы 3.2–5 (Coppins, 1984), для ели 3.5–5 (Kermit, Gauslaa, 2001).

Среди всех изученных видов групповое размещение в сообществе ельника черничного показал только *Dicranum fuscescens*, распределение других изученных видов значительно не отличается от случайного. Групповое размещение *Dicranum fuscescens* схоже с размещением облигатных эпифитов, для которых деревья являются островами в понятии Макартура (Patino et al., 2018), т.е. поверхность дерева является средой обитания эпи-

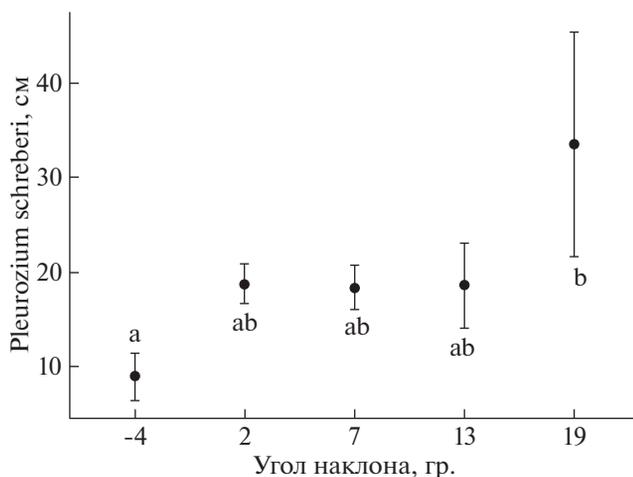


Рис. 5. Зависимость линейных размеров куртин *Pleurozium schreberi* от угла наклона ствола ели. Ось абсцисс – величина угла наклона, ось ординат – линейный размер куртин. Предел погрешности – стандартная ошибка. Буквами обозначены различия между средними (на основе результата теста Данна)

Fig. 5. Dependence of linear sizes of curtains *Pleurozium schreberi* from spruce trunk angle. Axis OX – the value of the angle of inclination, axis OY – the linear dimensions of the moss canopy. Margin of error – standard error. Letters indicate differences between means (based on Dunn's test result)

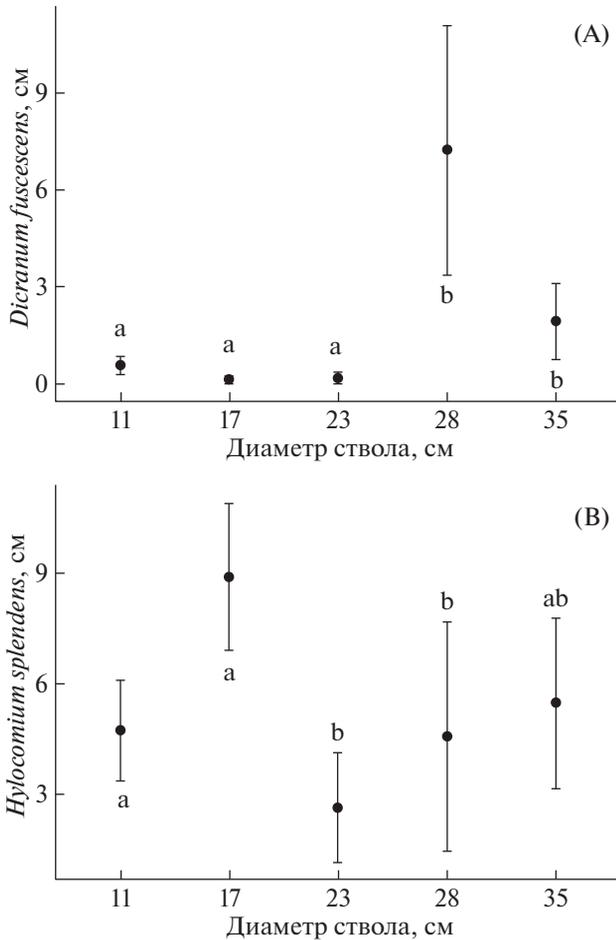


Рис. 6. Изменение линейных размеров куртин *Dicranum fuscescens* (A) и *Hylocomium splendens* (B) при увеличении диаметра дерева ели. По оси абсцисс – диаметр ствола в см, по оси ординат – линейный размер куртин. Предел погрешности – стандартная ошибка. Буквами обозначены различия между средними (на основе результата теста Данна)

Fig. 6. Change in the linear dimensions of foulings of *Dicranum fuscescens* (A) and *Hylocomium splendens* (B) with a change in the diameter of a spruce tree. On the abscissa axis – the diameter of the trunk in cm, on the axis of the ordinate – the linear dimensions of the moss canopy. Margin of error – standard error. Letters indicate differences between means (based on Dunn's test result)

фитов и окружена территорией, непригодной для их произрастания. Распределение видов на пробной площади, которое не отличается от случайного, можно объяснить тем фактом, что это факультативные эпифиты. Их экологическая амплитуда достаточно широка, что позволяет расти им на разнообразных субстратах: на почве, гниющей древесине и т.д. Для таких видов пространство для расселения ограничено только свободным местом и собственными конкурентными преимуществами, а не типом субстрата. Для облигатных

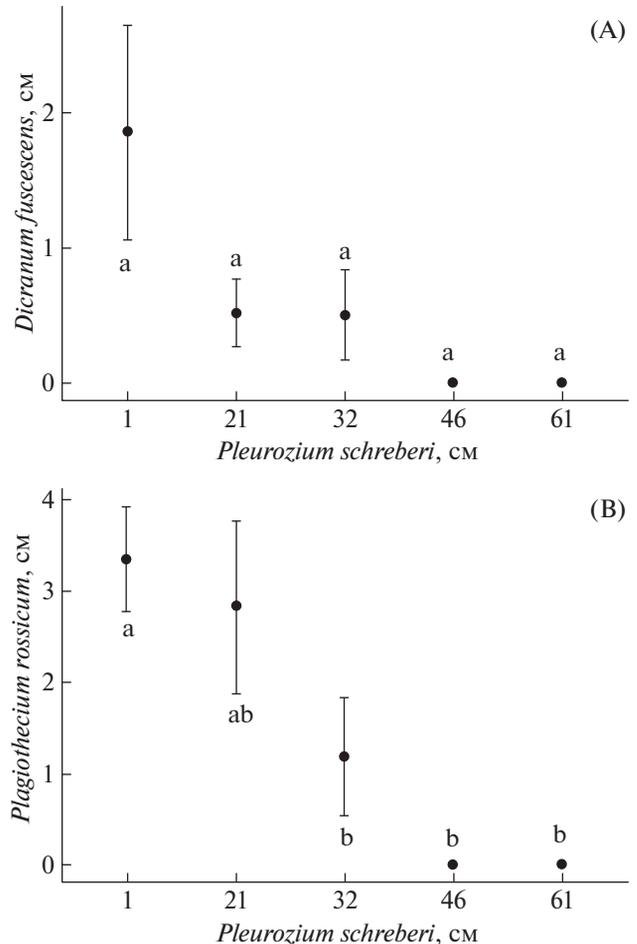


Рис. 7. Изменения линейных размеров куртин *Dicranum fuscescens* (A) и *Plagiothecium rossicum* (B) при изменении линейных размеров куртин *P. schreberi*. По оси абсцисс – линейный размер куртин *P. schreberi*, по оси ординат – линейный размер куртин *Dicranum fuscescens* и *Plagiothecium rossicum*. Предел погрешности – стандартная ошибка. Буквами обозначены различия между средними (на основе результата теста Данна)

Fig. 7. Changes in the linear dimensions of canopy of *Dicranum fuscescens* (A) and *Plagiothecium rossicum* (B) with a change in the linear dimensions of canopy of *P. schreberi*. On the axis – canopy *P. schreberi*, on the axis – canopy *Dicranum fuscescens* and *Plagiothecium rossicum*. Margin of error – standard error. Letters indicate differences between means (based on Dunn's test result)

видов ситуация иная. Их расселение ограничено, помимо свободного места и конкурентных связей, еще и наличием строго определенного субстрата. Пространственный паттерн таких видов имеет в большинстве случаев групповое размещение (Hedenås et al., 2003; Ignatenko et al., 2018). Несмотря на то что *Dicranum fuscescens* не является облигатным эпифитом и может произрастать на почве, в изученном сообществе он на почве не был

обнаружен и при пространственном распространении демонстрировал групповое размещение.

УГОЛ НАКЛОНА ПОВЕРХНОСТИ СТВОЛА

Угол наклона поверхности влияет на перераспределение стока (Gorshkov, 1986; Stepanova, 2004; Mežaka et al., 2010, 2012), и, следовательно, определяет степень увлажнения поверхности ствола. Положительно наклоненные поверхности стволов получают в 2–3 раза больше осадков, чем отрицательно наклоненные (Barkman, 1958; Gorshkov, 1986). Так как местообитания эпифитов в целом относительно сухие, влага является определяющим фактором (Smith, 1982) и положительно наклоненные участки ствола наиболее благоприятны для произрастания эпифитов (рис. 9). При этом по нашим данным число видов достигает максимальных показателей при средних значениях угла наклона ствола от 5° до 12°. При дальнейшем увеличении угла наклона число видов снижается. Причина этого пока не ясна и требует специальных экспериментальных исследований. Здесь могут влиять и изменение физических параметров субстрата и взаимоотношения видов.

ДИАМЕТР СТВОЛА

Среди изученных видов связь с диаметром ствола выявлена только для *Hylocomium splendens*, причем место, занимаемое этим видом на стволе, снижается с увеличением диаметра дерева. Для других видов взаимосвязи не были обнаружены. Диаметр ствола дерева связан с размерами кроны, которая, увеличиваясь, интенсивнее отводит воду от ствола и одновременно снижает освещенность, что ухудшает условия произрастания *Hylocomium splendens* на стволе дерева, т.к. он отрицательно реагирует на затенение (Tarhova, Ipatov, 1975) и положительно – на увеличение увлажненности поверхности ствола (Bush, Abolin', 1968).

В литературе имеются описания, как на стволе дерева может формироваться определенная структура эпифитного покрова, состоящая из последовательных полос различных видов (Billings, Drew 1938; Cain, Sharp, 1938; Ashton, 1986). Причина такого явления кроется в наличии градиента условий на стволе дерева и разных экологических оптимумов у разных видов, слагающих эпифитный покров. В общем виде градиент условий заключается в том, что увлажнение субстрата (коры) снижается с увеличением высоты над землей. С другой стороны, эпифитный покров имеет свою внутреннюю динамику, вызванную отмиранием нижней части куртины мха (лишайника), и отшелушивание коры дерева. Оба эти фактора разрушают контакт эпифита и коры дерева, и

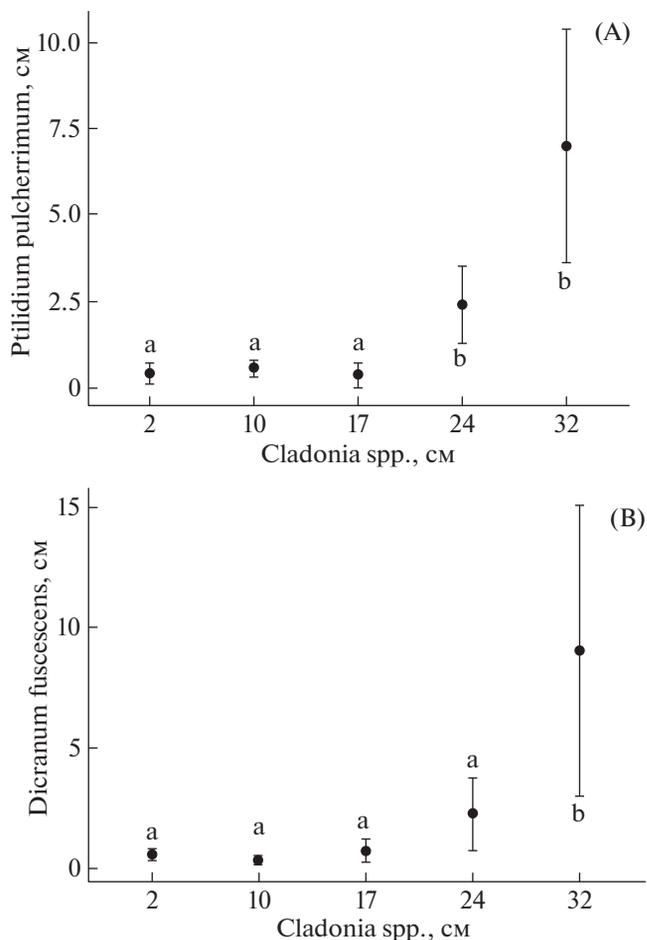


Рис. 8. Изменения линейных размеров куртин *Dicranum fuscescens* (А) и *Ptilidium pulcherrimum* (В) при изменении линейных размеров куртин *Cladonia* spp. Предел погрешности – стандартная ошибка. Буквами обозначены различия между средними (на основе результата теста Данна)

Fig. 8. Changes in the linear dimensions of canopy of *Dicranum fuscescens* and *Ptilidium pulcherrimum* with a change in the linear dimensions of canopy of *Cladonia* spp. Margin of error – standard error. Letters indicate differences between means (based on Dunn's test result)

приводят к обвалу / выпадению части эпифитного покрова со ствола дерева (Ashton, 1986), обнажая участки коры, которые затем вновь заселяются мхами.

По совокупности наших наблюдений, полученных при проведении исследования, мы предположили структуру и функциональные связи в наиболее типичном эпифитном покрове крупного дерева ели, произрастающего в бореальном лесу в условиях Карелии. Общая схема строения эпифитного покрова на крупных елях дана на рис. 10.

На больших елях в достаточно увлажненных условиях эпифитный покров имеет общие черты,



Рис. 9. Эпифитный покров на стволе ели (слева положительный наклон ствола, справа отрицательный наклон ствола).
Fig. 9. Epiphytic cover on a spruce trunk (on the left a positive inclination of the trunk, on the right, a negative inclination of the trunk).

и его структура схематично представлена на рисунке 10А, пример реального дерева – на рисунке 10В. В нижней части отрицательно наклоненного отрезка ствола произрастает *Plagiothecium* spp. (10А, 1), в самом основании на положительно наклоненных участках разрастаются крупные виды, такие как *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и др. (10А, 2). Над ними, как правило, растут представители рода *Dicranum* (10А, 3), выше – лишайники родов *Cladonia*, *Lepraria* (10А, 4), над которыми может расти печеночный мох *Ptilidium pulcherrimum* (10А, 5). Как правило, на этом моховой покров заканчивается и выше *P. pulcherrimum* мохообразные не встречаются. Там (10А, 6) в зависимости от условий местообитания либо произрастают лишайники *Coniocybaeae* spp., *Hypogymnia* spp. и другие, либо эпифиты отсутствуют.

Pleurozium schreberi растет в нижней части ствола и окаймляет эпифитный покров снизу, максимально заполняя собой достаточно увлажненную область, возможную для произрастания мохообразных, тем самым вытесняя другие виды (рис. 8). *Dicranum fuscescens* и *Plagiothecium rossicum* снижают линейные размеры своих куртин с увеличением линейных размеров куртин *Pleurozium schreberi*. Данное местообитание отличается повышенной влажностью и низкой освещенностью, и пока *P. schreberi* имеет небольшие линейные размеры, факторы, влияющие на увеличение его обилия (влажность через угол наклона и т.д.), так же положительно сказываются и на *Plagiothecium rossicum*, который растет вслед за увеличением линейного размера куртин *Pleurozium schreberi* до значений 5–17 см. При дальнейшем увеличении

линейных размеров *P. schreberi* *Plagiothecium rossicum* снижает свои показатели вплоть до полного отсутствия. В свою очередь, *Cladonia* spp. не оказывает такого воздействия на соседствующие виды. Линейные размеры *Dicranum fuscescens* и *Plagiothecium rossicum* увеличиваются при увеличении *Cladonia* spp., а линейные размеры *Plagiothecium rossicum*, который сильно разветвлен с *Cladonia* spp. (т.е. растут в разных зонах эпифитного покрова) в эпифитном покрове, никак не отреагировал на изменение линейного размера *Cladonia* spp. Возможный механизм, объясняющий взаимосвязь, заключается в том, что на стволе дерева есть градиент влажности, который зависит от определенных характеристик ствола. В случае, описанном Billings, Drew (1938), таким фактором была структура коры, которая с возрастом становится более грубой и толстой, что способствует лучшему удержанию влаги. В нашем случае для ели фактором, влияющим на условия увлажнения, является угол наклона ствола. Вдоль этого градиента распределяются эпифиты, но на определенной высоте снижение влажности воздуха (Molchanov, 1961; Ipatov, Kirikova, 1997) нивелирует положительное влияние факторов, повышающих увлажненность ствола. Подобный набор внешних воздействий, совместно с конкуренцией растений и приводит к видимой нами структуре, в которой крупный наиболее влаголюбивый мох, растущий внизу, наползает на выше растущие так же влаголюбивые виды, зажимая их между собой и сухой зоной, не пригодной для произрастания мхов. В то время как увеличение линейных размеров куртин засухоустой-

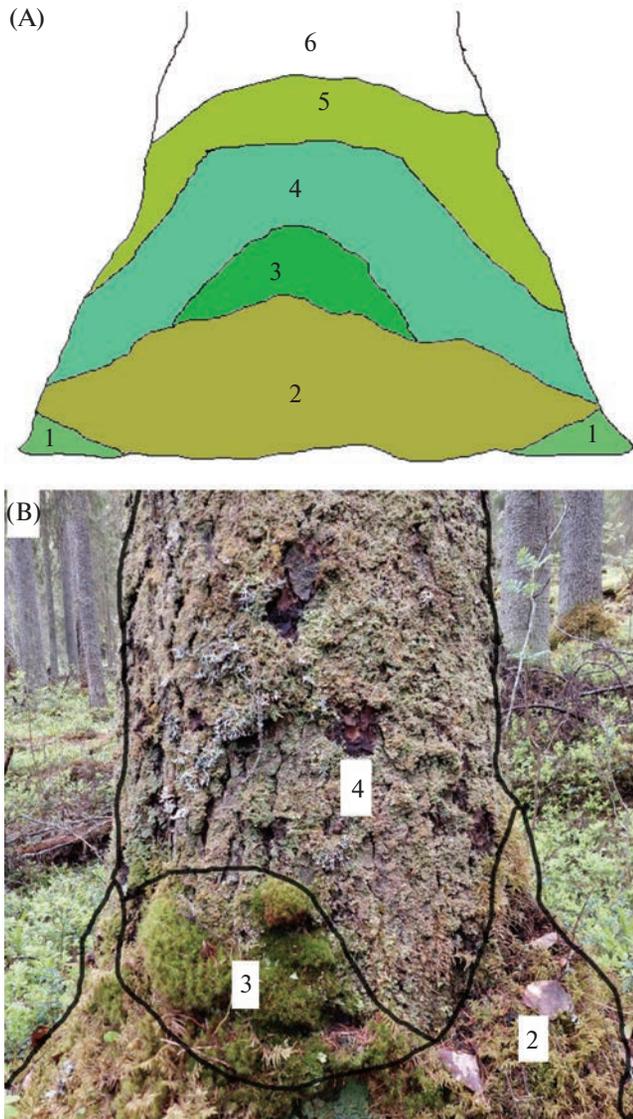


Рис. 10. Схема структуры эпифитного покрова ствола *Picea abies*. А – теоретическая схема эпифитного покрова; В – пример эпифитного покрова реального дерева. Обозначения в тексте.

Fig. 10. Scheme of the structure of the epiphytic cover of the trunk of the *Picea abies*. А – theoretical scheme of the epiphytic cover; В – an example of the epiphytic cover of a real tree. Explanation in the text.

чивых, не способных к конкуренции со мхами, видов *Cladonia* spp., позитивно сказывается на линейных размерах куртин мхов, в связи с тем, что фактор (влажность), увеличивающий линейные размеры *Cladonia* spp., так же оказывает положительное влияние на мхи. Кроме того, лишайниковый покров в целом не столь плотный и позволяет существовать видам.

Это схема “идеального” эпифитного покрова, встречающегося в условиях Южной Карелии. В реальности, данная структура подвержена много-

численным изменениям под влиянием внешних факторов. Так, снижение влажности (которое может быть вызвано в том числе повышенной инсоляцией в разреженных древостоях и т.д.) приводит к снижению видового состава и мощности/высоты поднятия эпифитов и линейных размеров в вертикальной проекции каждого вида в порядке их расположения на стволе. Первыми страдают крупные влаголюбивые виды, занимающие самую нижнюю часть ствола (на рис. 10 обозначено цифрой 2). При снижении влажности эти виды будут замещаться более мелкими видами рода *Sciuro-hyrium*, которые так же исчезнут при дальнейшем снижении влажности. За ними *Dicranum* spp. и *Ptilidium pulcherrimum* снижают свой линейный размер куртин. При этом *Plagiothecium* spp. и *Cladonia* spp., которые в наименее развитых вариантах эпифитного покрова произрастают в непосредственном контакте на стволе, способны произрастать в условиях, не пригодных для других эпифитов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В условиях ельника черничного распределение большинства эпифитных видов мохообразных на уровне фитоценоза значимо не отличается от случайного типа распределения. Только *Dicranum fuscescens* имеет групповое распределение по пробной площади. Подобная пространственная закономерность характерна для облигатных эпифитов, расселяющихся с “материнского” дерева на ближайшие путем переноса диаспор. *D. fuscescens*, несмотря на то что способен произрастать на почве, в исследуемом нами сообществе не был встречен в мохово-лишайниковом ярусе.

При исследовании влияния диаметра дерева взаимосвязь обнаружена только для *Hylocomium splendens*, покрытие вида снижалось при увеличении диаметра дерева. Для других видов не обнаружено связи их линейного размера куртин с диаметром ствола. Возможно, это объясняется тем, что у ели нет прямой зависимости диаметра ствола от возраста дерева. Угол наклона ствола оказывал значимое положительное влияние на всем диапазоне своего изменения на линейные размеры куртин *Pleurozium schreberi*, в то время как виды р. *Cladonia* увеличивали свои показатели до значений угла наклона в диапазоне от 4 до 8 градусов. Дальнейшее увеличение угла наклона не влияло на линейные размеры куртины *Cladonia*, которые держались на уровне 12.5 см по высоте ствола. В целом, среди видов эпифитного покрова можно выделить группы, достигающие максимального развития при разных углах наклона. Так, *Dicranum fuscescens*, *D. scoparium*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilidium pulcherrimum* достигают макси-

мальных линейных размеров при больших углах наклона ствола (15 и более градусов), в то время как *Cladonia* spp., *Plagiothecium rossicum* при меньших (менее 15 градусов).

Результаты исследований подтвердили значимость внутренней структуры сообществ эпифитных организмов — статистическими методами подтверждено наличие взаимодействия растений различных видов внутри эпифитного покрова. Наибольшее число значимых связей обнаружено у *Pleurozium schreberi* и видов р. *Cladonia*.

В целом, структура растительного покрова отдельного живого дерева определяется одновременным влиянием субстрата (видовая принадлежность и параметры ствола) и взаимоотношением видов, слагающих сообщество эпифитных мохообразных и лишайников. Сообщество находится под одновременным влиянием множества внешних и внутренних факторов, определяющих его структуру, сходную для большинства описанных деревьев.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (№ 20-34-90031/20) и частично в рамках государственного задания Института леса КарНЦ РАН и госзадания Министерства науки и высшего образования РФ (тема № 0752-2020-0007).

Помощь в выполнении полевых работ оказали И.В. Ромашкин и А.В. Кикеева.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Akhavan R., Sagheb-Talebi Kh., Zenner E.K., Safavi-manesh F. 2012. Spatial patterns in different forest development stages of an intact old-growth Oriental beech forest in the Caspian region of Iran. — *European Journal of Forest Research*. 131 (5): 1355–1366. <https://doi.org/10.1007/s10342-012-0603-z>
- Ashton D.H. 1986. Ecology of bryophytic communities in mature *Eucalyptus regnans* F Muell forest at Wallaby Creek, Victoria. — *Australian Journal of Botany*. 34 (2): 107–129. <https://doi.org/10.1071/BT9860107>
- Baddeley A., Rubak E., Turner R. 2015. Spatial point patterns: methodology and applications with R. CRC press. 828 p.
- Baddeley A., Turner R. 2005. Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns. — *Journal of Statistical Software*. 2 (12): 1–42. <https://doi.org/10.18637/jss.v012.i06>
- Barkman J.J. 1958. Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes. Van Gorcum, Assen. 628 p.
- Belinchón R., Martínez I., Aragón G., Escudero A., De la Cruz M. 2011. Fine spatial pattern of an epiphytic lichen species is affected by habitat conditions in two forest types in the Iberian Mediterranean region. — *Fungal Biology*. 115 (12): 1270–1278. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2011.09.003>
- Billings W.D., Drew W.B. 1938. Bark factors affecting the distribution of corticolous bryophytic communities. — *American Midland Naturalist*. 20 (2): 302–330.
- [Bush, Abolin'] Буш К.К., Аболинь А.А. 1968. Строение и изменение растительного покрова важнейших типов леса под влиянием осушения. — В кн.: Вопросы гидролесомелиорации. Рига. С. 67–89.
- Cain S.A., Sharp A.J. 1938. Bryophytic unions of certain forest types of the Great Smoky Mountains. — *American Midland Naturalist*. 20 (2): 249–301.
- Coppins B.J. 1984. Epiphytes of birch. — *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Section B: Biological Sciences*. 85 (1–2): 115–128.
- [Degtyareva] Дегтярева С.И. 2012. Количественные учеты эпифитных группировок. — В кн.: Воспроизводство, мониторинг и охрана природных, природно-антропогенных и антропогенных ландшафтов. Воронеж. С. 51–56.
- Ezer T., Alataş M., Batan N. 2019. Successional trends of some epiphytic bryophytes in Mediterranean Basin. — *Acta Biologica Turcica*. 32(4): 181–193.
- [Gorshkov] Горшков В.В. 1986. Эпифитные лишайники сосновых лесов Кольского полуострова (Формирование, экология, влияние антропогенных факторов): автореф. дис. канд. биол. наук. Л. 21 с.
- Gustafsson L., Eriksson I. 1995. Factors of importance for the epiphytic vegetation of Aspen *Populus tremula* with special emphasis on bark chemistry and soil chemistry. — *Journal of Applied Ecology*. 32: 412–424. <https://doi.org/10.2307/2405107>
- Hedenås H., Bolyukh V.O., Jonsson B.G. 2003. Spatial distribution of epiphytes on *Populus tremula* in relation to dispersal mode. — *Journal of Vegetation Science*. 14 (2): 233–242. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02148.x>
- [Ignatenko et al.] Игнатенко Р.В., Тарасова В.Н., Обако Р.П. 2018. Пространственная структура ценопопуляций лишайника *Lobaria pulmonaria* в лесных сообществах Карелии. — В кн.: Труды XIV съезда РБО и конференции “Ботаника в современном мире” Т. 3. Махачкала. С. 105.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. 2007. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. — *Arctoa*. 15: 1–130. <https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
- [Ignatov, Milyutina] Игнатов М.С., Милютин И.А. 2007. Ревизия рода *Sciuro-hypnum* (Brachytheciaceae, Bryophyta) в России. — *Arctoa*. 16: 63–86. <https://doi.org/10.15298/arctoa.16.07>

- [Ignatov et al.] Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Федосов В.Э., Зологов В.И., Копонен Т., Чернядьева И.В., Дорошина Г.Я., Тубанова Д.Я., Белл Н.Э. 2018. Флора мхов России. Т. 4. Bartramiales – Aulacomniales. М. 543 с.
- Ignatova E.A., Fedorova A.V., Kuznetsova O.I., Ignatov M.S. 2019. Taxonomy of the *Plagiothecium laetum* complex (Plagiotheciaceae, Bryophyta) in Russia. – *Arctoa*. 28: 28–45.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.28.05>
- [Ipatov, Kirikova] Ипатов В.С., Кирикова Л.А. 1997. Фитоценология. СПб. 316 с.
- [Isakova] Исакова Н.А. 2009. Видовое и синузильное разнообразие листостебельных мхов восточного склона Ильменских гор. Ильмен. Екатеринбург: Миасс. 128 с.
- Kermit T., Gauslaa Y. 2001. The vertical gradient of bark pH of twigs and macrolichens in a *Picea abies* canopy not affected by acid rain. – *The Lichenologist*. 33 (4): 353–359.
- Mežaka A., Brūmelis G., Piterāns A. 2008. The distribution of epiphytic bryophyte and lichen species in relation to phorophyte characters in Latvian natural old-growth broad leaved forests. – *Folia Cryptogamica Estonica*. 44: 89–99.
- Mežaka A., Brūmelis G., Piterāns A. 2010. Epiphytic bryophyte and lichen communities in relation to tree and forest stand variables in *Populus tremula* forests of south-east Latvia. – *Acta Biol. Univ. Daugavp.* 2: 1–8.
- Mežaka A., Brūmelis G., Piterāns A. 2012. Tree and stand-scale factors affecting richness and composition of epiphytic bryophytes and lichens in deciduous woodland key habitats. – *Biodiversity and Conservation*. 21 (12): 3221–3241.
<https://doi.org/10.1007/s10531-012-0361-8>
- Мое В., Botnen A. 1997. A quantitative study of the epiphytic vegetation on pollarded trunks of *Fraxinus excelsior* at Havrå, Osterøy, western Norway. – *Plant Ecol.* 129(2): 157–177.
- [Molchanov] Молчанов А.А. 1961. Лес и климат. М. 279 с.
- [Obabko, Tarasova] Обабко Р.П., Тарасова В.Н. 2021. Эпифитная бриофлора Южной Карелии. – *Труды Карельского научного центра РАН*. 8: 41–49.
- Øvstedal D.O. 1980. Lichen communities on *Alnus incana* in north Norway. – *Lichenologist*. 12(2): 189–197.
- Patino J., Gómez-Rodríguez C., Pupo-Correia A., Sequeira M., Vanderpoorten A. 2018. Trees as habitat islands: Temporal variation in alpha and beta diversity in epiphytic laurel forest bryophyte communities. – *Journal of Biogeography*. 45 (8): 1727–1738.
<https://doi.org/10.1111/jbi.13359>
- Putna S., Mežaka A. 2014. Preferences of epiphytic bryophytes for forest stand and substrate in North-East Latvia – *Folia Cryptogamica Estonica*. 51: 75–83.
<https://doi.org/10.12697/fce.2014.51.08>
- [Rukovskij] Рыковский Г.Ф., Малько М.С., Сакович А.А. 2020. Эпифитный компонент бриофлоры Полесского региона. – *Природные ресурсы*. 1: 49–57.
- Sales K., Kerr L., Gardner J. 2016. Factors influencing epiphytic moss and lichen distribution within Killarney National Park. – *Bioscience Horizons: The international journal of student research*. 9.
<https://doi.org/10.1093/biohorizons/hzw008>
- [Savel'ev] Савельев А.А., Мухарамова С.С., Чижикова Н.А., Пилюгин А.Г. 2014. Теория пространственных точечных процессов в задачах экологии и природопользования (с применением пакета R). Казань. 146 с.
- Shi X.M., Song L., Liu W.Y., Lu H.Z., Qi J.H., Li S., Chen X., Wu J.F., Liu S., Wu C.S. 2017. Epiphytic bryophytes as bio-indicators of atmospheric nitrogen deposition in a subtropical montane cloud forest: Response patterns, mechanism, and critical load – *Environmental Pollution*. 229: 932–941.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2017.07.077>
- Smith A.J.E. 1982. Epiphytes and epiliths. – In: *Bryophyte ecology*. Springer. Dordrecht. P. 191–227.
- Snäll T., Ehrlén J., Rydin H. 2005a. Colonization–extinction dynamics of an epiphyte metapopulation in a dynamic landscape. – *Ecology*. 86 (1): 106–115.
<https://doi.org/10.1890/04-0531>
- Snäll T., Pennanen J., Kivistö L., Hanski I. 2005b. Modelling epiphyte metapopulation dynamics in a dynamic forest landscape. – *Oikos*. 109 (2): 209–222.
<https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13616.x>
- Söderström L., Hagborg A., von Konrat M., Bartholomew-Began S., Bell D., Briscoe L., Brown E., Cargill D.C., Costa D.P., Crandall-Stotler B.J., Cooper E.D., Dauphin G., Engel J.J., Feldberg K., Glenny D., Gradstein S.R., He X., Heinrichs J., Hentschel J., Ilkiu-Borges A.L., Katagiri T., Konstantinova N.A., Larrain J., Long D.G., Nebel M., Pócs T., Puche F., Reiner-Drehwald E., Renner M.A., Sass-Gyarmati A., Schäfer-Verwimp A., Moragues J.G., Stotler R.E., Sukkharak P., Thiers B.M., Uribe J., Váña J., Villarreal J.C., Wigginton M., Zhang L., Zhu R.L. 2016. World checklist of hornworts and liverworts. – *PhytoKeys*. 27 (59): 1–828.
<https://doi.org/10.3897/phytokeys.59.6261>
- [Stepanova] Степанова В.И. 2004. Эпифитный лишайниковый покров ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst) в еловых лесах Южной Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 29 с.
- Strazdina L. 2010. Bryophyte community composition on an island of Lake Cieceres, Latvia: dependence on forest stand and substrate properties. – *Environmental and Experimental Biology*. 8: 49–58.
- Tarasova V.N., Obabko R.P., Himelbrant D.E., Boychuk M.A., Stepanchikova I.S., Borovichev E.A. 2017. Diversity and distribution of epiphytic lichens and bryophytes on aspen (*Populus tremula*) in the middle boreal forests of Republic of Karelia (Russia). – *Folia Cryptogamica Estonica*. 54: 125–141.
- [Tarhova, Ipatov] Тархова Т.Н., Ипатов В.С. 1975. Влияние освещенности и опада на развитие некоторых мхов. – *Экология*. 1: 58–65.

STRUCTURE OF THE EPIPHYTE MOSS COVER ON THE TREES IN MIDDLE TAIGA BLUEBERRY SPRUCE FOREST

R. P. Obabko^{a,b,#} and A. M. Kryshen^a

^aForest Research Institute of Karelian Research Centre RAS
Pushkinskaya Str., 11, Petrozavodsk, Republic of Karelia, 185910, Russia

^bPetrozavodsk State University
Lenin Str., 33, Petrozavodsk, Republic of Karelia, 185910, Russia

#e-mail: romaparrot@mail.ru

The paper presents the results of a study of the spatial structure of the distribution of epiphytes on the sample plot, and on the trunk of *Picea abies* (L.) H. Karst. The distribution of all trees and individual species on the sample plot, as well as most species of epiphytic mosses, does not differ from random. Only one species, namely *Dicranum fuscescens* Turner, which in this community grows only on the trunks of living trees, has an aggregated distribution, while all other epiphytic moss species are also found in the ground cover and their distribution in the communities is random. The epiphytic cover on the trunk of a spruce tree, in the conditions of the middle taiga blueberry spruce forest, has a structure consisting of stripes and spots of various types distributed along the humidity gradient.

Keywords: bryophytes, epiphytes, spatial structure, birch, spruce

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was supported by RFBR grant (No. 20-34-90031/20) and partly carried out within the framework of the state assignment of the Forest Research Institute of Karelian Research Centre RAS (project No. 0185-2021-0018) and the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No. 0752-2020-0007).

Assistance in the field work was provided by I.V. Romashkin and A.V. Kikeeva.

REFERENCES

- Akhavan R., Sagheb-Talebi Kh., Zenner E.K., Safavianesh F. 2012. Spatial patterns in different forest development stages of an intact old-growth Oriental beech forest in the Caspian region of Iran. — *European Journal of Forest Research*. 131 (5): 1355–1366. <https://doi.org/10.1007/s10342-012-0603-z>
- Ashton D.H. 1986. Ecology of bryophytic communities in mature *Eucalyptus regnans* F Muell forest at Wallaby Creek, Victoria. — *Australian Journal of Botany*. 34 (2): 107–129. <https://doi.org/10.1071/BT9860107>
- Baddeley A., Rubak E., Turner R. 2015. Spatial point patterns: methodology and applications with R. CRC press. 828 p.
- Baddeley A., Turner R. 2005. Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns. — *Journal of Statistical Software*. 2 (12): 1–42. <https://doi.org/10.18637/jss.v012.i06>
- Barkman J.J. 1958. Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes. Van Gorcum, Assen. 628 p.
- Belinchón R., Martínez I., Aragón G., Escudero A., De la Cruz M. 2011. Fine spatial pattern of an epiphytic lichen species is affected by habitat conditions in two forest types in the Iberian Mediterranean region. — *Fungal Biology*. 115 (12): 1270–1278. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2011.09.003>
- Billings W.D., Drew W.B. 1938. Bark factors affecting the distribution of corticolous bryophytic communities. — *American Midland Naturalist*. 20 (2): 302–330.
- Bush K.K., Abolin' A.A. 1968. Stroenie i izmenenie rastitel'nogo pokrova vazhneyshikh tipov lesa pod vliyaniem osusheniya [The structure and change of the vegetation cover of the most important types of forest under the influence of drainage]. — In: *Issues of hydroforestry*. Riga. P. 67–89 (In Russ.).
- Cain S.A., Sharp A.J. 1938. Bryophytic unions of certain forest types of the Great Smoky Mountains. — *American Midland Naturalist*. 20 (2): 249–301.
- Coppins B.J. 1984. Epiphytes of birch. — *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Section B: Biological Sciences*. 85 (1–2): 115–128.
- Degtyareva S.I. 2012. Kolichestvennye uchety epifitnykh gruppirovok [Quantitative records of epiphytic groups]. — In: *Vosproizvodstvo, monitoring i okhrana prirodnykh, prirodno-antropogennykh i antropogennykh landshaf-tov*. P. 51–56 (In Russ.).
- Ezer T., Alataş M., Batan N. 2019. Successional trends of some epiphytic bryophytes in Mediterranean Basin. — *Acta Biologica Turcica*. 32 (4): 181–193.
- Gorshkov V.V. 1986. Epifitnye likenosinuzii sosnovykh lesov Kol'skogo poluoostrova (Formirovanie, ekologiya, vliyanie antropogennykh faktorov) [Epiphytic lichenosynusia in pine forests of the Kola Peninsula (Formation, ecology, influence of anthropogenic factors): Abstr. ... Diss. Kand. Sci. Leningrad. 21 p. (In Russ.).
- Gustafsson L., Eriksson I. 1995. Factors of importance for the epiphytic vegetation of Aspen *Populus tremula* with special emphasis on bark chemistry and soil chemistry. <https://doi.org/10.2307/2405107>
- Hedenås H., Bolyukh V.O., Jonsson B.G. 2003. Spatial distribution of epiphytes on *Populus tremula* in relation to dispersal mode. — *Journal of Vegetation Science*. 14 (2): 233–242. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02148.x>
- Ignatenko R.V., Tarasova V.N., Obabko R.P. 2018. Prostranstvennaya struktura tsenopopulyatsiy lishaynika *Lobaria pulmonaria* v lesnykh soobshchestvakh Karelii [Spatial structure of coenopopulations of the lichen *Lobaria pulmonaria* in the forest communities of Karelia]. — In: *Trudy XIV s'yezda russkogo botanicheskogo obshchestva i konferentsii "Botanika v sovremennom mire"* Vol. 3. Makhachkala. P. 105. (In Russ.).
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V.,

- Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. 2007. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. — *Arctoa*. 15: 1–130. <https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
- Ignatov M.S., Milyutina I.A. 2007. A revision of the genus *Sciuro-hypnum* (Brachytheciaceae, Bryophyta) in Russia. — *Arctoa*. 16: 63–86. <https://doi.org/10.15298/arctoa.16.07>
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Zolotov V.I., Koponen T., Chernyad'eva I.V., Doroshina G.Ya., Tubanova D.Ya., Bell N.E. 2018. Moss flora of Russia. Vol 4. Bartramiales – Aulacomniales. Moscow. 543 p. (In Russ.).
- Ignatova E.A., Fedorova A.V., Kuznetsova O.I., Ignatov M.S. 2019. Taxonomy of the *Plagiothecium laetum* complex (Plagiotheciaceae, Bryophyta) in Russia. — *Arctoa*. 28: 28–45. <https://doi.org/10.15298/arctoa.28.05>
- Ipatov V.S., Kirikova L.A. 1997. Fitotsenologiya [Phytocenology]. St. Petersburg. 316 p. (In Russ.).
- Isakova N.A. 2009. Vidovoe i sinuzial'noe raznoobrazie listostebel'nykh mkhov vostochnogo sklona Il'menskikh gor. Il'men [Species and Synusial Diversity of Leafy Mosses on the Eastern Slope of the Ilmen Mountains]. Ekaterinburg, Miass. 128 p. (In Russ.).
- Kermit T., Gauslaa Y. 2001. The vertical gradient of bark pH of twigs and macrolichens in a *Picea abies* canopy not affected by acid rain. — *The Lichenologist*. 33 (4): 353–359.
- Mežaka A., Brūmelis G., Piterāns A. 2008. The distribution of epiphytic bryophyte and lichen species in relation to phorophyte characters in Latvian natural old-growth broad leaved forests. — *Folia Cryptogamica Estonica*. 44: 89–99.
- Mežaka A., Brūmelis G., Piterāns A. 2010. Epiphytic bryophyte and lichen communities in relation to tree and forest stand variables in *Populus tremula* forests of south-east Latvia. — *Acta Biol. Univ. Daugavp.* 2: 1–8.
- Mežaka A., Brūmelis G., Piterāns A. 2012. Tree and stand-scale factors affecting richness and composition of epiphytic bryophytes and lichens in deciduous woodland key habitats. — *Biodiversity and Conservation*. 21 (12): 3221–3241. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0361-8>
- Moe B., Botnen A. 1997. A quantitative study of the epiphytic vegetation on pollarded trunks of *Fraxinus excelsior* at Havrå, Osterøy, western Norway. — *Plant Ecol.* 129 (2): 157–177.
- Molchanov A.A. 1961. Les i klimat [Forest and climate]. Moscow. 279 p. (In Russ.).
- Obabko R.P., Tarasova V.N. 2021. Epiphytic bryoflora of southern Karelia. — *Transactions of KarRC RAS*. 8: 41–49 (In Russ.).
- Øvstedal D.O. 1980. Lichen communities on *Alnus incana* in north Norway. — *Lichenologist*. 12 (2): 189–197.
- Patino J., Gómez-Rodríguez C., Pupo-Correia A., Sequeira M., Vanderpoorten A. 2018. Trees as habitat islands: Temporal variation in alpha and beta diversity in epiphytic laurel forest bryophyte communities. — *Journal of Biogeography*. 45 (8): 1727–1738. <https://doi.org/10.1111/jbi.13359>
- Putna S., Mežaka A. 2014. Preferences of epiphytic bryophytes for forest stand and substrate in North-East Latvia. — *Folia Cryptogamica Estonica*. 51: 75–83. <https://doi.org/10.12697/fce.2014.51.08>
- Rykovskij G.F., Mal'ko M.S., Sakovich A.A. 2020. Epifitnyy komponent brioflory Poles'skogo regiona [Epiphytic component of the bryoflora of the Polissya region]. — *Prirodnye resursy*. 1: 49–57 (In Russ.).
- Sales K., Kerr L., Gardner J. 2016. Factors influencing epiphytic moss and lichen distribution within Killarney National Park. — *Bioscience Horizons: The international journal of student research*. 9. <https://doi.org/10.1093/biohorizons/hzw008>
- Savel'ev A.A., Muharamova S.S., Chizhikova N.A., Pilyugin A.G. 2014. Teoriya prostranstvennykh tochechnykh processov v zadachakh ekologii i prirodopol'zovaniya (s primeneniem paketa R) [Theory of spatial point processes in problems of ecology and nature management (using the R package)]. Kazan. 146 p. (In Russ.).
- Shi X.M., Song L., Liu W.Y., Lu H.Z., Qi J.H., Li S., Chen X., Wu J.F., Liu S., Wu C.S. 2017. Epiphytic bryophytes as bio-indicators of atmospheric nitrogen deposition in a subtropical montane cloud forest: Response patterns, mechanism, and critical load. — *Environmental Pollution*. 229: 932–941. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2017.07.077>
- Smith A.J.E. 1982. Epiphytes and epiliths. — In: *Bryophyte ecology*. Springer. Dordrecht. P. 191–227.
- Snäll T., Ehrlén J., Rydin H. 2005a. Colonization-extinction dynamics of an epiphyte metapopulation in a dynamic landscape. — *Ecology*. 86 (1): 106–115. <https://doi.org/10.1890/04-0531>
- Snäll T., Pennanen J., Kivistö L., Hanski I. 2005b. Modelling epiphyte metapopulation dynamics in a dynamic forest landscape. — *Oikos*. 109 (2): 209–222. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13616.x>
- Söderström L., Hagborg A., von Konrat M., Bartholomew-Began S., Bell D., Briscoe L., Brown E., Cargill D.C., Costa D.P., Crandall-Stotler B.J., Cooper E.D., Dauphin G., Engel J.J., Feldberg K., Glenn D., Gradstein S.R., He X., Heinrichs J., Hentschel J., Ilkiu-Borges A.L., Katagiri T., Konstantinova N.A., Larrain J., Long D.G., Nebel M., Pócs T., Puche F., Reiner-Drehwald E., Renner M.A., Sass-Gyarmati A., Schäfer-Verwimp A., Moragues J.G., Stotler R.E., Sukkharak P., Thiers B.M., Uribe J., Váňa J., Villarreal J.C., Wiggin M., Zhang L., Zhu R.L. 2016. World checklist of hornworts and liverworts. — *PhytoKeys*. 27 (59): 1–828. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.59.6261>
- Stepanova V.I. 2004. Epifitnyy lishajnikovyy pokrov eli evropeyskoy (*Picea abies* (L.) Karst) v elovykh lesakh Yuzhnoy Karelii [Epiphytic lichen cover of European spruce (*Picea abies* (L.) Karst) in spruce forests of South Karelia: Abstr. ... Diss. Kand. Sci.]. St. Petersburg. 29 p. (In Russ.).
- Strazdina L. 2010. Bryophyte community composition on an island of Lake Cieceres, Latvia: dependence on forest stand and substrate properties. — *Environmental and Experimental Biology*. 8: 49–58.
- Tarasova V.N., Obabko R.P., Himelbrant D.E., Boychuk M.A., Stepanchikova I.S., Borovichev E.A. 2017. Diversity and distribution of epiphytic lichens and bryophytes on aspen (*Populus tremula*) in the middle boreal forests of Republic of Karelia (Russia). — *Folia Cryptogamica Estonica*. 54: 125–141.
- Tarhova T.N., Ipatov V.S. 1975. Vliyanie osveshchennosti i opada na razvitie nekotorykh mhov [The influence of lighting and bedding on the development of some mosses]. — *Ekologiya*. 1: 58–65 (In Russ.).

ЛЕСОВОССТАНОВИТЕЛЬНЫЙ ПРОЦЕСС ПОСЛЕ НИЗОВОГО ПОЖАРА И СПЛОШНОЙ РУБКИ В ЛИАНОВО-РАЗНОКУСТАРНИКОВЫХ ШИРОКОЛИСТВЕННО-ТЕМНОХВОЙНО-КЕДРОВЫХ ЛЕСАХ ЮЖНОГО СИХОТЭ-АЛИНЯ

© 2023 г. Т. А. Комарова^{1,*}, Н. В. Терехина^{2,**},
Н. Б. Прохоренко^{3,***}, С. Г. Глушко^{4,****}

¹Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН
пр. 100-летия Владивостоку, 159, Владивосток, Приморский край, 690022, Россия

²Институт наук о Земле СПбГУ
10-я линия Васильевского о-ва, 33/35, Санкт-Петербург, 199178, Россия

³Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, 18, Казань, 420008, Россия

⁴Казанский государственный аграрный университет
ул. К. Маркса, 65, Казань, 420015, Россия

*e-mail: mata41@mail.ru

**e-mail: n.terehina@spbu.ru

*** e-mail: nbprokhorenko@mail.ru

****e-mail: glushkosg@mail.ru

Поступила в редакцию 15.06.2022 г.

После доработки 07.01.2023 г.

Принята к публикации 17.01.2023 г.

Проведен сравнительный анализ формирования и естественного хода развития сообществ на двух участках, пройденных устойчивым низовым пожаром и сплошной экспериментальной рубкой в лианово-разнокустарниковых широколиственно-темнохвойно-кедровых лесах среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня. Рассмотрены особенности естественного возобновления, хода роста, и динамики численности у древесных растений в первые 35 лет лесовосстановительного процесса. Дана таксационная характеристика древостоев до нарушения их пожаром и рубкой, а также на первых этапах формирования древесных молодняков. Рассмотрена динамика видового состава и массы надземных частей растений кустарникового и кустарничково-травяного ярусов.

Ключевые слова: низовой пожар, сплошная рубка, лесовосстановительный процесс, скорость роста древесных растений, динамика численности растений, фитомасса

DOI: 10.31857/S0006813623020059, EDN: EXGRQI

Лесообразовательный процесс в горных районах Приморского края в настоящее время находится под влиянием интенсивного процесса лесозаготовок и часто возникающих пожаров. В связи с этим вопросы лесовозобновления, формирования древесных молодняков и сохранения биоразнообразия лесных экосистем становятся все более актуальными (Sovremennoe..., 2009; Kovalev et al., 2019; Kuuluvainen et al., 2019; и др.).

Сведения о ходе естественного лесовосстановительного процесса в кедрово-широколиственных лесах Дальнего Востока после пожаров и рубок содержатся во многих публикациях (Solodukhin, 1954; Soloviev, 1963; Man'ko, Voroshilov, 1966, 1967; и др.). Несмотря на общую разра-

ботанность естественного хода восстановления лесов Дальнего Востока остались недостаточно изученными особенности формирования и последовательного хода развития древесных молодняков после пожаров и рубки древостоев.

Цель настоящей работы – провести сравнительный анализ особенностей формирования и последующего развития растительных сообществ в первые 35 лет их развития после сплошной экспериментальной рубки и устойчивого низового пожара в лианово-разнокустарниковых широколиственно-темнохвойно-кедровых лесах Южного Сихотэ-Алиня.

ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования лесовосстановительного процесса после сплошной экспериментальной рубки и после устойчивого низового пожара проводили в течение 36 лет (1975–2011 гг.) в лианово-разнокустарниковых широколиственно-темнохвойно-кедровых лесах на территории Верхнеуссурийского биогеоценотического стационара, расположенного в верхней части бассейна р. Соколовка (правый приток р. Уссури в ее верхнем течении, Чугуевский район, Приморский край).

Ранее нами (Glushko et al., 2022) был проведен сравнительный анализ характера и темпов восстановления древесных молодняков в первые 33 года их развития после разных способов рубки и устойчивого низового пожара в кедрово-темнохвойных осоково-папоротниковых лесах Южного Сихотэ-Алиня. Как было отмечено, наиболее быстрое восстановление коренных лесов (около 30 лет) проходило после зимней выборочной рубки. Самый длительный процесс восстановления кедрово-темнохвойных лесов проходил после сплошной рубки с использованием тяжелой техники, сильно нарушающей напочвенный покров, подстилку и молодое поколение древесных пород. При сохранении подростка предварительной генерации во время сплошной экспериментальной рубки древостоя было отмечено успешное формирование и развитие хвойных молодняков.

Подобная сплошная экспериментальная рубка была проведена летом 1976 г. на территории Верхнеуссурийского биогеоценотического стационара в лианово-разнокустарниковом широколиственно-темнохвойно-кедровом лесу. В таком же типе леса нами проводились длительные стационарные исследования после устойчивого низового пожара. В настоящей работе проведен сравнительный анализ характера формирования и последующего развития сообществ после экспериментальной рубки и устойчивого низового пожара в названном типе леса. Согласно разработанной нами классификационной схеме сукцессионных рядов после пожаров и рубок для среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня (Komarova, 1992a; Komarova et al., 2017) изучаемые сообщества относятся к широколиственно-темнохвойно-кедровому лианово-кустарниковому разнотравно-папоротниково-осоковому типу сукцессионных рядов. Развиваются они на достаточно богатых, хорошо дренированных свежих, периодически влажных бурых горно-лесных почвах на пологих и средней крутизне теневых склонах на высотах от 450 до 750 м над ур. м.

Благоприятные условия среды и достаточное плодородие почв обеспечивают большое разнообразие видового состава и сложную структуру сообществ. Для коренных лесов характерны хорошо выраженные древесный, кустарниковый и

кустарничково-травяной ярусы. Верхний подъярус коренных древостоев образуют сосна корейская (*Pinus koraiensis* Siebold et Zucc.) и ель аянская (*Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.) с примесью липы Таке (*Tilia taquetii* C.K. Schneid.), дуба монгольского (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.), березы желтой (*Betula costata* Trautv.) и других видов. Во втором подъярусе обычно преобладает пихта белокорая (*Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim.) с примесью клена мелколистного (*Acer mono* Maxim.) и других видов. Для производных древостоев характерно высокое участие берез (*Betula costata* и *B. platyphylla* Sukacz.), осины (*Populus tremula* L.), ив (*Salix caprea* L., *S. taraiensis* Kimura), черемухи Маака (*Padus maackii* (Rupr.) Kom.) и других видов.

В составе кустарникового яруса основное значение принадлежит мезо- и эутрофным неморальным видам крупных (*Acer barbinerve* Maxim., *Corylus mandshurica* Maxim.) и средних (*Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim., *Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim., *Euonymus pauciflora* Maxim. и др.) размеров. Среди деревянистых лиан активно развиваются лимонник китайский (*Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill.) и актинидия коломикта (*Actinidia kolomikta* Maxim.).

Травяной покров со средним проективным покрытием 50–70% представлен мезофитными осоками (*Carex campylorhina* V. Krecz., *C. xuphium* Kom.), папоротниками (*Pseudocystopteris spinulosa* (Maxim.) Ching., *Adiantum pedatum* L., *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm. и др.) и невысокими растениями (*Thalictrum filamentosum*, *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Oxalis acetosella* L., *Galium davuricum* (Turcz.) ex Ledeb., *Viola selkirkii* Pursh ex Goldie) и др.

По своим экологическим и фитоценотическим особенностям лесные сообщества рассматриваемого типа сукцессионных рядов близки фитоценозам группы типов свежих кедровников с липой (*Tilia taquetii* C.K. Schneid.) и березой желтой (*Betula costata* Trautv.) на маломощных делювиально-элювиальных почвах умеренно инсолируемых местопроизрастаний (Kolesnikov, 1956a) и типу желтоберезовых кедровых лесов с развитым кустарниковым ярусом по крутым и покатым склонам гор разных экспозиций (Soloviev, 1958).

Характеристика исследуемых сообществ. Выбранная для исследования гарь образовалась в результате устойчивого низового пожара в период летней засухи 1973 г. на месте 140-летнего леса, пройденного в конце 60-х годов прошлого столетия выборочной рубкой с изъятием крупномерных стволов сосны корейской (*Pinus koraiensis*) и ели аянской (*Picea ajanensis*). На второй год после пожара здесь была заложена пробная площадь 6–1975, размером 50 × 50 м. Расположена она в средней части пологого склона (15–20°) на вытянутом

участке водораздела между р. Правая Соколовка и ручьем Медвежий. Исследуемый послепожарный участок относился к типу гарей с уничтоженными нижними ярусами и сильной степенью повреждения древесного яруса (Soloviev, Solodukhin, 1953). После пожара сохранили жизнеспособность только единичные деревья *Tilia taquetii*, *Quercus mongolica* и *Acer mono*. Источниками семян служили сохранившиеся участки коренных лесов, примыкавшие к гари в верхней части склона.

Летом 1976 г. заложена пробная площадь 12-1976, секция 2, на которой были проведены детальное геоботаническое описание, перечеты древостоя и подроста, а также установлено количественное участие растений нижних ярусов. Летом следующего года на этой пробной площади была проведена сплошная экспериментальная рубка. При этом у всех деревьев были установлены возраст и биометрические показатели (высота, диаметр, ширина кроны и др.). Отдельные деревья *Pinus koraiensis* достигали возраста 350 лет, но большая часть крупных деревьев этого вида была сгнилой сердцевиной, поэтому точный возраст древостоя установить не удалось. Вырубка была расположена в верхней пологой части склона в бассейне ключа Елового и находилась примерно в 1 км от исследуемого послепожарного участка. Оба участка, образовавшихся после пожара и после рубки древостоя, находились в сходных местообитаниях — на среднекрутых склонах (15–20° крутизны) западной экспозиции на высоте 560–580 м над ур. м.

Сравнительный анализ лесных сообществ, бывших до пожара и до рубки древостоя, показал значительные различия в их структуре и видовом составе, что было связано главным образом со значительным отличием возраста их древостоев — 140 лет в допожарном лесу и примерно 350 лет до экспериментальной рубки. При этом состав и структура допожарного древостоя была восстановлена по учету деревьев на следующий год после пожара, а коренной древостой, бывший до экспериментальной рубки, охарактеризован еще до проведения рубки.

В коренном древостое до рубки абсолютно господствовали деревья *Pinus koraiensis* (табл. 1). В подросте всех высотных категорий, общей численностью 16,2 тыс. экз., также преобладали растения этого вида (40–50% от всего их числа). Мелкий подрост (до 50 см), представленный преимущественно *P. koraiensis*, имел средний возраст 15 лет. В среднем подросте (51–150 см) *P. koraiensis* имел средний возраст 25 лет, а присутствующие в незначительном числе *Abies nephrolepis* и *Picea ajanensis* имели в среднем возраст 20 лет. В крупном подросте (151–200 см) средний возраст у *Pinus koraiensis* составлял 45 лет, а у *Abies nephrolepis*

и *Picea ajanensis* — 60–65 лет. Кроме хвойных пород во всех категориях подроста в незначительном количестве присутствовали *Tilia taquetii* и *Betula costata*.

Преобладание *Pinus koraiensis* в древостое и подросте дорубочного старовозрастного леса связано, прежде всего, с большой продолжительностью жизни их особей (до 350 и редко до 450 лет в исследуемом районе). Длительность жизни деревьев *Picea ajanensis* составляет в среднем 200–220 лет, а у *Abies nephrolepis* — 130–140 лет (Комарова et al., 2017).

В допожарном древостое (табл. 1) в первом и втором подъярусах преобладали деревья *Tilia taquetii* и в меньшей степени *Abies nephrolepis* и *Picea ajanensis*, а количество *Pinus koraiensis* не превышало 10% от всей численности деревьев, что, очевидно, было связано с изъятием здесь крупных стволов этого вида во время выборочной рубки, проведенной до пожара. Тонкомер и подрост хвойных пород на этом участке почти полностью уничтожены огнем и поэтому они не были учтены.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

При закладке пробных площадей и характеристике фитоценозов были использованы общепринятые в геоботанике и лесоведении методики (Sukachev et al., 1957; Sukachev, Zonn, 1961; Korchagin, 1976; Kolesnikov, 1956аb). На исследуемых пробных площадях проводили детальные геоботанические описания. Перечет древостоя проводили по 2-сантиметровым ступеням толщины для деревьев менее 12 см в диаметре и по 4-сантиметровым ступеням для более крупных экземпляров. Для установления таксационных показателей древостоев использовали “Справочник для таксации лесов Дальнего Востока” (Spravochnik..., 1990). Учет подроста проводили по трем градациям высоты (до 50 см; 51–150 см и более 150 см) на двух учетных лентах 50 × 4 м, расположенных по диагоналям пробных площадей. Количество скелетных осей кустарников устанавливали на этих же лентах по определенным ступням высоты, а деревянистые лианы — по ступням длины. Количество надземных побегов травянистых растений определяли на 50 закрепленных постоянных площадках 1 × 1 м. На этих же площадках фиксировали также годовичные приросты в высоту у молодых древесных растений.

Для представителей нижних ярусов устанавливали массу надземных частей растений по методу “модельных экземпляров” (Sochava et al., 1962; Ignat'eva, 1966; Komarova, 1992b). С этой целью для каждого вида отдельно устанавливали средние статистические показатели массы в абсолютно сухом состоянии у модельных побегов (скелетных

Таблица 1. Таксационная характеристика древостоев на пробных площадях 6-1975 и 12-1976
Table 1. Taxation characteristics of forest stands on trial plots 6-1975 and 12-1976

1	Породный состав (по запасу) / Species composition (by stock)	2	3	4	5	Средние для преобладающей породы / Average values for the dominant species	
						высота, м / Height, m	диаметр, см / Diameter, cm
Пр.пл. / Trial plots 6-1975							
140	I 4Лт2Еа2Бж 1К1Дм+ П	148	0.9	15.2	198.5	21.5	28.5
	II 3Лт3П2Еа1К1Км	516		7.8	70.1	14.3	16.9
13	I 7Бп3Ос	1425	0.9	4.6	18.7	8.7	6.5
	II 6Бж2Бп2Ивк+Ос	7399		5.6	26.9	5.9	5.8
30	I 8Бп2Ос	857	0.8	11.2	72.3	21.3	20.6
	II 5Бп3Бж1Ос1Ик+Чм,Ит	1219		4.6	21.4	14.2	12.8
	III 5 Км3Лт1Д1Кз+ К,П,Еа	1076		2.1	14.2	6.2	6.0
Пр.пл. / Trial plots 12-1976							
340	I 7К2Бж1Д+Лт,Еа,П	173	0.9	23.3	289.1	27.5	45.2
	II 3К3Еа2П1Лт1Д+Бж	300		8.7	75.7	17.3	19.4
	III 4П3К2Лт1Еа+Бж,Д	259		1.8	9.1	9.1	8.7
13	I 4П3Бп2К1Д+Е,Км,Бж	783	0.9	3.4	13.7	8.2	7.4
	II 4К4П1Бп1Д+Лт,Бж,Чм	9230		5.8	20.6	5.6	5.2
30	I 5Бп2Д1П1К1Бж	383	0.67	6.84	55.86	18.1	15.2
	II 5К3П1Д1Бж +Бп	1818		11.37	66.63	9.1	9.8
	III 3К2Лт2П1Еа1Д1Клж	2064		1.66	5.87	3.5	3.8
35	I 5Бп2Д2П1К +Бж	549	0.73	11.47	93.98	18.8	16.4
	II 4К3П2Д1Бж +Еа,Бб	1802		11.42	57.33	9.2	9.9
	III 3К2П2Лт1Еа1Д1Клж	2023		1.65	5.44	3.7	4.0

Примечание. 1 – Возраст древостоя, лет. 2 – Живых стволов, экз./га. 3 – Полнота относительная. 4 – Сумма площадей сечения, м²/га. 5 – Запас древесины, м³/га.

Note. 1 – Stand age, years. 2 – number of live trunks per 1 ha. 3 – relative density. 4 – Sum of cross-sectional area, m²/ha. 5 – Timber stock, m³/ha.

See text (p. 7) for abbreviations.

осей) по определенным ступеням высоты (длины). Затем показатели модельных экземпляров перемножали на общее количество экземпляров соответствующих высотных ступеней.

На пробной площади 6-1975 ежегодно проводили ревизии в течение 14 лет; на пробной площади 12-1976 ревизии проводили ежегодно в течение 7 лет, а в последующие годы – через разные интервалы. Ревизии на пробных площадях проводили теми же методами, что и при первом исследовании, что обеспечивало достоверность сравнительных оценок.

Для изучения запасов всхожих семян в подстилке и почве был использован метод “проращивание семян в почве” (Rabotnov, 1982). При этом на послепожарном участке и на вырубке вы-

бирали по 15–20 точек, расположенных регулярно по диагоналям пробных площадей, и вырезали там монолиты размером 20 × 20 см из подстилки и гумусового горизонта почвы до перехода в иллювиальный горизонт. Для проращивания семян были использованы пластиковые кюветы, размером 20 × 20 см, на дно которых помещался прокаленный песок слоем в 2–3 см, а сверху размещали образцы из разных подгоризонтов подстилки и слоев почвы. Почвенные образцы содержали в специально оборудованном неотапливаемом лабораторном корпусе на Верхнеуссурийском стационаре в условиях достаточного света. Образцы постоянно поддерживали во влажном состоянии (около 60%). В зимний период почвенные образцы не поливали.

Численность всхожих семян устанавливали по числу появившихся всходов. Более подробная методика проращивания семян в почвенных образцах содержится в работах, опубликованных ранее (Комарова, 1986, 1992а; Komarova et al., 2021).

Для краткого обозначения древесных растений в таксационной таблице нами были использованы следующие обозначения: **Бж** – береза желтая или ребристая (*Betula costata*), **Бп** – береза плосколистная (*Betula platyphylla*), **К** – сосна корейская или кедр (*Pinus koraiensis*), **Еа** – ель аянская (*Picea ajanensis*), **П** – пихта белокорая (*Abies nephrolepis*), **Д** – дуб монгольский (*Quercus mongolica*), **Л** – липа Таке (*Tilia taquetii*), **Км** – клен мелколистный (*Acer mono*), **Ивк** – ива козья (*Salix caprea*), **Ивп** – ива поронайская (*Salix taraiensis*), **Ос** – осина (*Populus tremula*), **Р** – рябина сибирская (*Sorbus sibirica*), **Ч** – черемуха Маака (*Padus maackii*).

Названия растений приведены по сводке “Сосудистые растения Советского Дальнего Востока” (Sosudistye..., 1985–1996).

Формирование и развитие растительных сообществ после низового пожара и после сплошной рубки

Характер формирования и развития растительных сообществ после пожаров и после рубки древостоя зависит от степени нарушения растительности и почвы, площади гари и вырубki, кроме того определяется численностью сохранившихся растений деревьев и подроста, а также близостью обсеменителей. Состав формирующихся сообществ обусловлен видовым составом исходных фитоценозов, поступлением диаспор с соседних участков и наличием жизнеспособных семян в почве, на что указывали разные исследователи (Карпов, 1969; Rabotnov, 1975; Komarova, 1992а; Kwiatkowska-Falińska et al., 2014; и др.).

Сходные особенности развития в ходе лесовосстановительного процесса после пожаров и после рубки древостоев отмечаются у выделенных Т.А. Комаровой инициальных, серийных и климаксовых видов (Komarova, 1992а), отличающихся по характеру жизненных стратегий, фитоценотической роли, темпам роста и динамике численности их растений на разных этапах сукцессий.

Инициальные виды имеют простые и короткие жизненные циклы и активно развиваются только на первых этапах лесовосстановительных сукцессий. К числу их биологических особенностей относятся высокая плодовитость, хорошая всхожесть и быстрое прорастание семян, высокие темпы роста и развития. Вместе с тем низкая конкурентоспособность, светолюбие и ограничен-

ные возможности возобновляться семенным путем на заселенных участках обеспечивают устойчивые позиции только первому их поколению, сформированному в условиях достаточной освещенности и ослабленной конкуренции. В целом, для инициальных видов характерны высокая реактивность, связанная с быстрым освоением нарушенных биогеоценозов, и низкая толерантность, обусловленная коротким периодом развития в производных сообществах. В лесах южного Сихотэ-Алиня к ним принадлежат травянистые растения (*Chelidonium asiaticum* (Hara) Krachulko-va, *Sonchus arvensis* L. и др.) и кустарники (*Sambucus racemosa* L., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br. и др.).

Серийные виды характеризуются отсутствием сбалансированного воспроизведения молодых поколений. Как и у инициальных видов, наиболее успешно развивается первое их поколение, сформировавшееся на нарушенных участках. По мере приближения к завершающим стадиям сукцессий фитоценотическая роль и численность их ценопопуляций снижается. В целом, ценопопуляции серийных видов обладают чертами как реактивности, благодаря быстрым темпам разрастания и захвату освобожденных участков, так и толерантности, связанной с постоянным присутствием их растений в ходе всего сукцессионного процесса. В лесах Сихотэ-Алиня серийные виды представлены травянистыми растениями (*Carex campylorhina*, *Pseudocystopteris spinulosa* и др.), кустарниками (*Philadelphus tenuifolius*, *Eleutherococcus senticosus* и др.), деревянистыми лианами (*Schisandra chinensis*, *Actinidia kolomikta* и др.) и древесными растениями (*Populus tremula*, *Betula platyphylla*, *Salix caprea* и др.). Высокие темпы роста у древесных растений серийных видов на первых этапах их жизненного цикла и быстрое достижение жизненной кульминации обеспечивают их первому поколению устойчивые позиции и возможность образовывать производные древостои с их доминированием.

Для климаксовых видов характерно длительное и устойчивое воспроизведение молодых поколений и способность доминировать на поздних этапах сукцессий и в климаксовых сообществах. В ходе сукцессий постепенно возрастает фитоценотическая значимость и численность их ценопопуляций. Это обеспечивает им высокую степень конкурентоспособности и толерантности. В лесах Сихотэ-Алиня к климаксовым видам относятся все основные лесобразующие виды коренных лесов (*Pinus koraiensis*, *Picea ajanensis*, *Tilia taquetii* и др.), ряд кустарников (*Corylus mandshurica*, *Acer barbinerve* и др.) и травянистых растений (*Leptorhiza amurensis* (Christ) Tzvel., *Carex xyphium* и др.).

Начальные стадии лесовосстановительного процесса после пожара и после рубки

Исследуемый нами послепожарный участок отличался быстрой и кратковременной начальной стадией зарастания. На второй год после пожара произошло полное смыкание растений, и образовался неустойчивый пионерный ценоз с большим флористическим разнообразием — 87 видов высших растений на площади 0.25 га. Среди них 29 видов относились к инициальным видам. Среди инициальных видов кустарников доминировали растения бузины кистистой (*Sambucus racemosa*), масса надземных частей которых в абсолютно сухом состоянии достигала на 2-летней гари 381 кг/га или 87% от всей массы кустарников и деревянистых лиан. Ей сопутствовали другие инициальные виды кустарников: *Aralia elata* Miq. Seem., *Sorbaria sorbifolia*, *Rubus komarovii* Nakai и др. К основным доминантам в травяном покрове относился чистотел азиатский (*Chelidonium asiaticum*). В меньшей степени в травяном покрове были представлены другие инициальные виды: *Artemisia rubripes* Nakai, *Lamium barbatum* Siebold et Zucc., *Chamerion angustifolium* (L.) Holub, *Sonchus arvensis* и др.

Жизненный цикл растений *Chelidonium asiaticum*, доминирующих в первые годы после пожара, обычно составляет 4 года. Тип чистотеловых гарей является одним из наиболее характерных в течение первых трех лет после устойчивых низовых пожаров в мезофитных и ксеромезофитных широколиственно-кедровых лесах исследуемого района. На второй год после пожара основная часть особей этого вида пребывала в средневозрастном генеративном состоянии и достигала 120–140 см выс. Общая масса их надземных частей достигала 1737.5 кг/га в абсолютно сухом состоянии, что составляло 72% от общей массы травяного покрова и 60% от фитомассы надземных частей всего сообщества. Семена чистотела, формирующиеся в первый же год развития его молодых генеративных растений, рассеиваются барохорно под влиянием силы тяжести рядом с материнскими растениями. При этом барохория сочетается с длительным покоем его семян в почве. Быстрое освоение послепожарных участков растениями этого вида связано именно со значительными запасами его всхожих семян в почве, способных сохранять жизнеспособность в почве более 200 лет (Комарова, 1984).

Сплошная вырубка отличалась совсем иным характером зарастания. Сохранившиеся здесь на основной площади напочвенный покров и подстилка препятствовали активному заселению вырубки инициальными видами травянистых растений и кустарников, а также не способствовали прорастанию всхожих семян из почвенных банков. На второй год после рубки было отмечено

65 видов высших растений на площади 0.25 га, среди которых 17 видов относились к инициальным. В травяном покрове и кустарниковом ярусе преобладали растения климаксовых видов. Среди крупных кустарников доминировали *Acer barbinerve* и *Corylus mandshurica*, масса надземных частей которых в абсолютно сухом состоянии составляла 866.7 кг/га, или 84% от всей массы кустарников. Среди деревянистых лиан преобладали растения *Actinidia kolomikta*, масса надземных частей которых достигала 71.6 кг/га абс. сух. Общая масса надземных частей растений у немногочисленных инициальных видов кустарников (*Sambucus racemosa*, *Aralia elata*, *Sorbaria sorbifolia*, *Rubus komarovii* и др.) составляла всего 22.5 кг/га абс. сух.

В кустарничково-травяном ярусе на 2-летней вырубке доминировали климаксовые ксеромезофитные и мезофитные осоки *Carex ussuriensis* Kom., *C. reventa* V. Krecz., *C. xuphium*, *C. siderosticta* Нансе, общая масса которых составляла 230.0 кг/га или 79.6% от общей массы травяного покрова. Общая масса надземных частей у травянистых растений 12 инициальных видов (*Artemisia rubripes*, *Sonchus arvensis*, *Epilobium davuricum* Fisch., *Chamerion angustifolium* и др.) на 2-летней вырубке составляла всего 29.0 кг/га абс. сух. вещества. При этом *Chelidonium asiaticum*, основной доминант травяного покрова на 2-летней гари, здесь полностью отсутствовал. Также не были обнаружены всхожие семена этого вида и в почвенном банке семян этого участка.

Видовой состав и численность почвенных банков семян на послепожарном участке и на вырубке

Для установления различий между почвенными банками семян на послепожарном участке и на вырубке, а также в коренном старовозрастном лесу (пробная площадь 12-1976, секция 1), примыкающем к вырубке, нами был проведен сравнительный анализ видового состава и численности всхожих семян в образцах, взятых в коренном лесу на девятый год на участке после пожара и на девятый год на участке после рубки. В результате наблюдений за прорастанием всхожих семян в почвенных образцах, взятых на 9-й год после пожара, было выявлено 7306 семян на 1 м², относящихся к 47 видам (Комарова, 1986, 1992а). При этом численность всхожих семян *Chelidonium asiaticum* составляла 2604 экз./м² или 35.6% от общего числа проросших семян. В значительном количестве содержались семена других инициальных видов травянистых растений и кустарников (*Artemisia rubripes*, *Erigeron canadensis* L., *Sambucus racemosa*, *Aralia elata* и др.). Среди серийных видов наибольшая численность всхожих семян была отмечена у деревьев *Betula costata* (301 экз./м²) и

B. platyphylla (77 экз./м²), кустарника — *Philadelphus tenuifolius* (673 экз./м²), деревянистой лианы — *Actinidia kolomikta* (31 экз./м²) и травянистого вида — *Carex campylorhina* (431 экз./м²). Семена у климаксовых видов были отмечены только в верхнем слое подстилки и в незначительном количестве. Обычно они быстро теряют всхожесть и хранятся в почве не более 2–3 лет.

В почвенных образцах, взятых на 9-летней вырубке, было отмечено 1428 семян на 1 м², относящихся к 29 видам. По количеству семян доминировали два инициальных вида (*Epilobium davuricum* и *Artemisia rubripes*), совместная численность всхожих семян которых составляла 726 экз./м², или 51% от общего числа проросших семян. Низкая численность всхожих семян отмечалась и у других инициальных видов (*Erigeron canadensis*, *Sonchus arvensis*, *Lactuca triangulata* Maxim., *Cirsium pendulum* Fisch. и др.).

Для установления причины низких показателей видовой состава и численности в почвенном банке семян на вырубке, нами были проведены исследования почвенного банка семян в коренном лесу, примыкающем к данной вырубке. В нем были отмечены всхожие семена только 19 видов, имевших общую численность семян 946 экз./м². Инициальные виды были представлены здесь только 5 видами (*Sambucus racemosa*, *Artemisia rubripes*, *Saussurea ussuriensis* Maxim., *Epilobium davuricum* и *Erigeron canadensis*) с общей численностью всхожих семян 114 экз./м². Хранились они преимущественно в нижних слоях гумусового горизонта почвы. Семена *Chelidonium asiaticum*, как и на вырубке, полностью отсутствовали. Отсутствие здесь всхожих семян у этого вида и других инициальных и серийных видов, представленных в значительном количестве в почвенном банке семян на 9-летней послепожарном участке, вероятно, объясняется тем, что долговечность их семян в почве значительно меньше, чем возраст коренного насаждения, составлявшего не менее 350 лет. Возможно, это связано также с действием многочисленных фитотоксических веществ — антибиотиков, выделяемых плесневыми грибами, актиномицетами, водорослями и другими микроорганизмами, а также токсичными продуктами выделения надземных и подземных частей растений, которые обильно скапливаются в старовозрастных насаждениях (Vublitz, 1953a, b; Grodzinskiy, 1965), что приводит к известному явлению — почвенного утомления.

Динамика хода роста и численности растений древесных видов на послепожарном участке и на вырубке

Сравнительный анализ годовых приростов по высоте у молодых древесных растений, произрас-

тающих на послепожарном участке и на вырубке, позволил выделить три группы древесных растений — серийные, климаксовые широколиственные и климаксовые хвойные породы.

Темпы роста у древесных растений на послепожарном участке. Наиболее высокими темпами роста на послепожарном участке отличались растения серийных видов (*Populus tremula*, *Betula platyphylla*, *B. costata*, *Salix caprea* и др.). Средний годичный прирост в высоту в первые 8 лет их развития изменялся от 29 до 97 см (рис. 1А). У климаксовых широколиственных пород (*Tilia taquetii*, *Acer mono*, *Quercus mongolica* и др.) средний годичный прирост в эти годы варьировал от 3.2 до 28 см. Наименьший прирост в высоту имели климаксовые хвойные породы (*Picea ajanensis*, *Pinus koraiensis* и *Abies nephrolepis*), который составлял от 1 до 4.8 см.

Молодые растения климаксовых видов из-за медленного их роста и задержки развития на ранних стадиях их жизненного цикла часто угнетаются быстрорастущими растениями инициальных и серийных видов. У некоторых сеянцев *Pinus koraiensis*, *Picea ajanensis* и *Abies nephrolepis* вообще не наблюдался прирост в высоту в течение первых 3–4 лет их развития на послепожарном участке из-за пышного разрастания инициальных травянистых и кустарниковых растений, что было зафиксировано при учете годичных приростов на постоянных метровых площадках. По мере изреживания травяного покрова и кустарникового яруса эти растения начали нормально развиваться.

Среди серийных древесных видов наиболее высокой скоростью роста отличались молодые растения *Populus tremula* и *Betula platyphylla*, большая часть которых принадлежала к группе с усиленным ростом. На 5-летней гари было отмечено 76% растений с усиленным ростом у *Populus tremula* и 67% у *Betula platyphylla*. Следует подчеркнуть, что растения *Populus tremula* вегетативного воспроизведения от корневых отпрысков значительно опережают в росте растения семенного происхождения, поэтому учет их проводили отдельно. Самые низкие темпы роста были у молодых растений *Betula costata*, что обусловило преобладание в ее ценопопуляции угнетенных растений с замедленным ростом. На 5-летней гари 86% особой березы принадлежали группе замедленного роста, высота которых не превышала 70 см. В то же время растения с усиленным ростом, приуроченные к освещенным участкам и достигавшие 2.5 м выс., составляли всего 14%.

После достижения максимума в среднегодовых приростах у семенных растений *Populus tremula* на 4-й год, у растений *Betula platyphylla* и *B. costata* на 3-й год их развития на послепожарном участке наблюдалось постепенное снижение

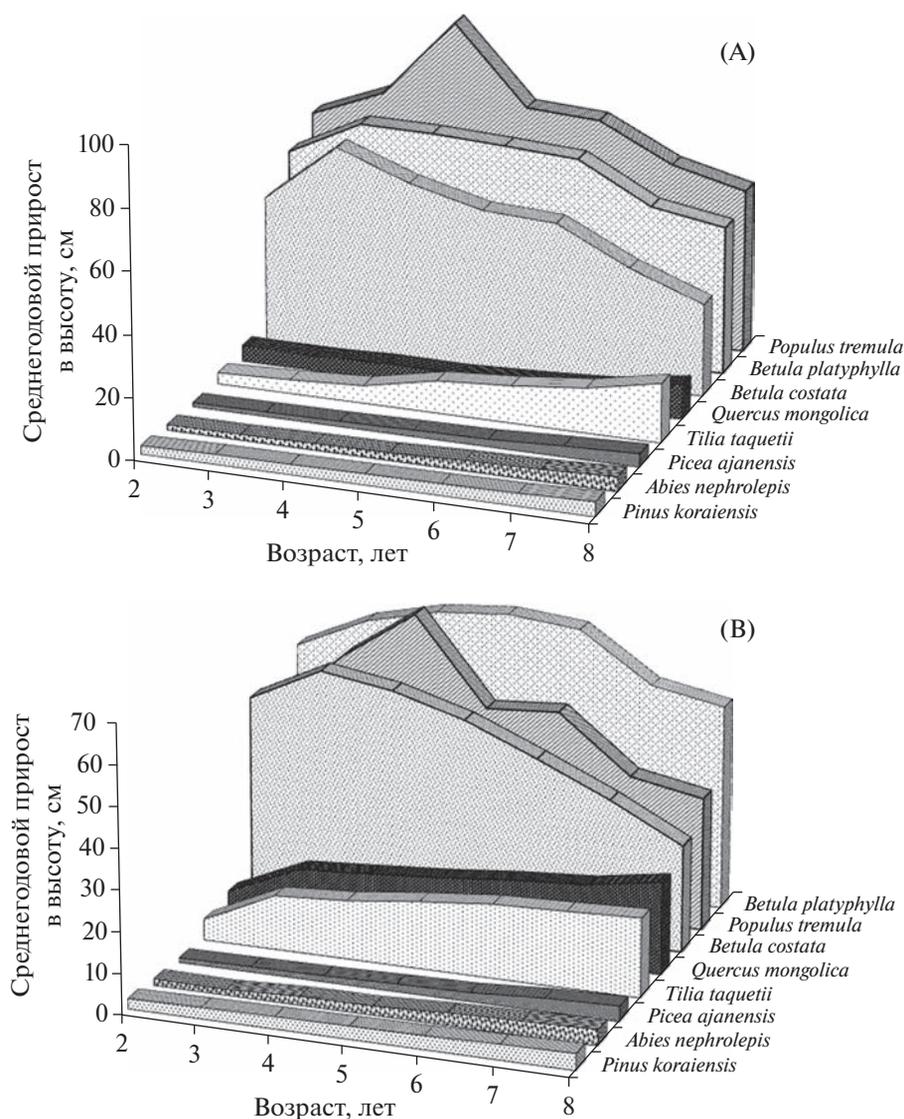


Рис. 1. Скорость роста древесных растений в первые 8 лет их развития: А – после пожара (пр.пл. 6-1975), В – после сплошной рубки (пр.пл. 12-1976).

Fig. 1. Growth rate of woody plants in the first 8 years of their development: А – after a fire (sample plot 6-1975), В – after clear cutting (sample plot 12-1976).

темпов их роста в высоту. В то же время у всех растений климаксовых видов в течение первых 8 лет их развития на послепожарном участке, напротив, отмечалось постепенное увеличение показателей среднегодовых приростов в высоту.

Темпы роста у древесных растений на вырубке. Наиболее высокими приростами в высоту в первые 8 лет развития на вырубке, также, как и на послепожарном участке, отличались *Betula platyphylla* и *Populus tremula* (рис. 1В). Вместе с тем, молодые растения *Populus tremula* несколько уступали в росте *Betula platyphylla* и имели значительное число угнетенных особей с замедленным ростом (53% на 5-летней вырубке). Наименьшие приросты в высоту среди серийных видов также

имели молодые растения *Betula costata*, что определило преобладание в ценопопуляции растений с замедленным ростом.

В целом, показатели среднегодового прироста в высоту у молодых растений всех древесных видов, произраставших на вырубке, были в различной степени ниже, чем на послепожарном участке. Это обусловлено более плодородными почвами, обогащенными зольными веществами после сгорания растений, грубого гумуса и подстилки после низового пожара. На обогащение почв после низовых пожаров указывают многочисленные исследования почвоведов (Ahlgren, Ahlgren, 1960; Aref'eva, 1963; П'ина, 2003; и др.).

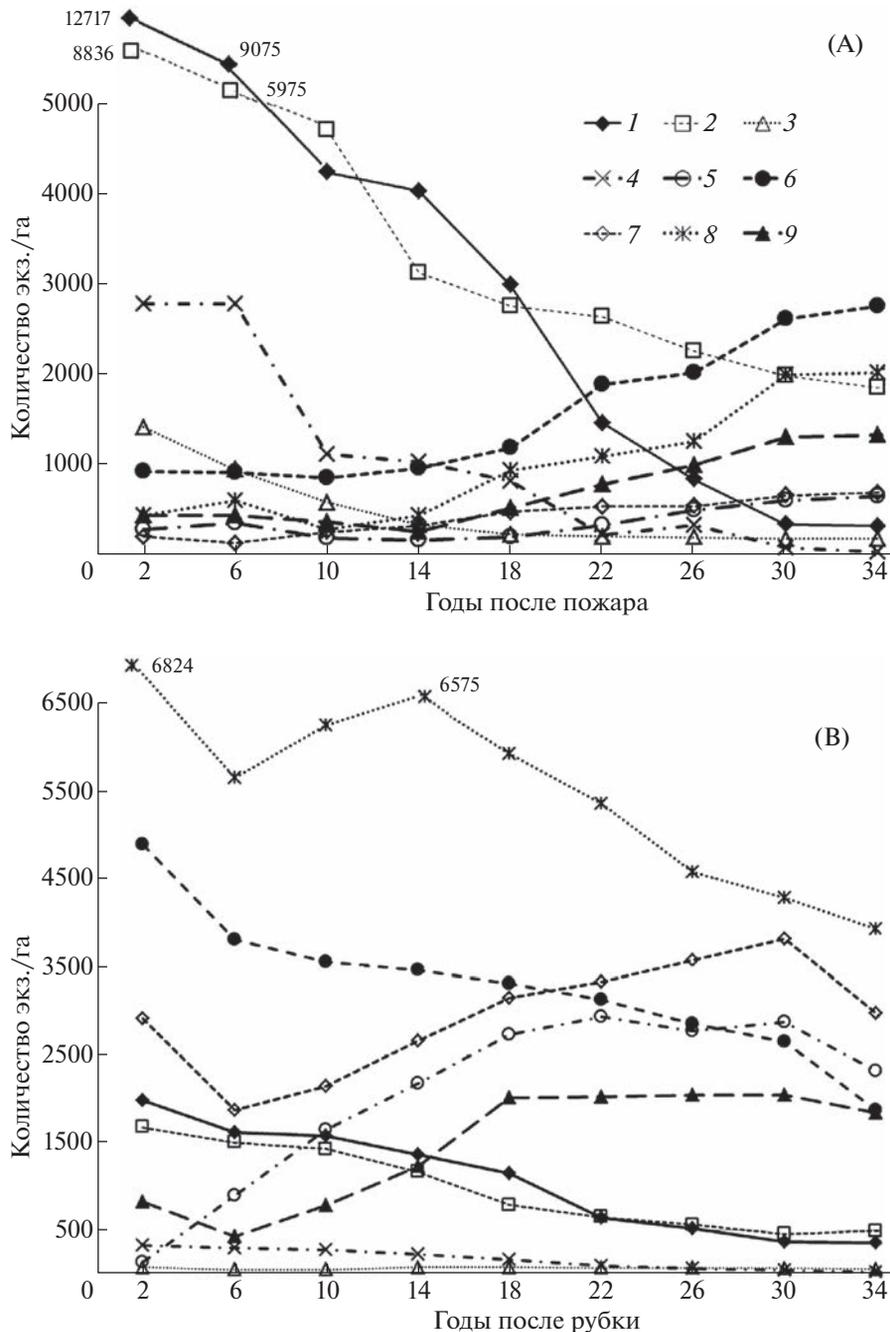


Рис. 2. Динамика численности древесных растений в первые 35 лет развития: А – после пожара, В – после сплошной рубки. Условные обозначения: 1 – *Betula costata*, 2 – *Betula platyphylla*, 3 – *Populus tremula*, 4 – *Salix caprea*, 5 – *Quercus mongolica*, 6 – *Tilia taqueti*, 7 – *Abies nephrolepis*, 8 – *Pinus koraiensis*, 9 – *Picea jezoensis*.

Fig. 2. Dynamics of the number of woody plants in the first 35 years of development: А – after a fire, В – after clear cutting. Legend: 1 – *Betula costata*, 2 – *Betula platyphylla*, 3 – *Populus tremula*, 4 – *Salix caprea*, 5 – *Quercus mongolica*, 6 – *Tilia taqueti*, 7 – *Abies nephrolepis*, 8 – *Pinus koraiensis*, 9 – *Picea jezoensis*.

Динамика численности древесных растений на послепожарном участке. На свежей гари почти полностью отсутствовало молодое поколение климаксовых древесных видов предварительной или допожарной генерации и активно развивались растения только последующей или послепожарной генерации. На 2-летней гари преобладали

молодые растения серийных видов (*Betula costata*, *B. platyphylla*, *Populus tremula*, *Salix caprea* и др.) (рис. 2А), общая численность которых составляла 25.7 тыс. экз./га или 93% от всего количества древесных растений. Быстрое освоение послепожарного участка растениями *Betula costata* и *B. platyphylla* связано с большими запасами их покоя-

щихся семян в почве, способных сохранять жизнеспособность в течение нескольких десятилетий. При этом их семена в большом обилии прорастают только в первые два года после пожара (Комарова, 1986).

Активное заселение свежей гари отмечалось также растениями серийных видов из семейства Salicaceae (*Populus tremula*, *Salix caprea*, *S. taraiensis* и др.) благодаря массовому распространению их мелких и легких семян с помощью ветра и быстрому их прорастанию. На обнаженной поверхности почвы при наличии достаточной влаги в почве их семена могут прорасти уже на 2-й день. На второй год после пожара было отмечено 5.0 тыс. экз./га молодых растений трех названных представителей сем. Salicaceae.

Численность молодых растений последующей генерации у климаксовых хвойных видов (*Pinus koraiensis*, *Abies nephrolepis*, *Picea ajanensis*) на 2-летней гари составляла всего 1.05 тыс. экз./га, а у 7 широколиственных пород (*Quercus mongolica*, *Tilia taquetii*, *Acer mono*, *Fraxinus mandshurica* и др.) семенного происхождения — 2.01 тыс. экз./га. Активному развитию молодых растений хвойных и широколиственных видов на гари препятствовали пышно развитые здесь травяной покров, кустарники и древесные лианы.

Вегетативную поросль от сохранившихся спящих почек в основании стволов на второй год после пожара образовали в небольшом количестве (0.8 тыс. экз./га) некоторые широколиственные породы (*Quercus mongolica*, *Tilia taquetii*, *Acer mono* и др.).

Динамика численности древесных растений на вырубке. В отличие от послепожарного участка, на вырубке растения климаксовых видов предварительной генерации, сохранившиеся во время рубки, значительно преобладали по численности над растениями последующей генерации, образовавшихся после рубки древостоя. На 2-летней вырубке наибольшая численность молодых растений принадлежала хвойным и широколиственным климаксовым видам (*Pinus koraiensis*, *Abies nephrolepis*, *Picea ajanensis*, *Quercus mongolica*, *Tilia taquetii* и др.) предварительной генерации (рис. 2В). При этом численность молодых растений у *Pinus koraiensis* всех высотных категорий подроста составляла 6.8 тыс. экз./га или 31.6% от всего количества древесных растений. Молодые растения *Abies nephrolepis* также были активно представлены во всех высотных категориях и составляли 2.9 тыс. экз./га или 13.4% от общего числа древесных растений. Растения *Picea ajanensis* также были представлены во всех высотных категориях подроста, но их численность составляла всего 0.82 тыс. экз./га или 3.8% от всего количества древесных растений.

Роль растений серийных видов в формировании древесного молодняка на вырубке была незначительна. По численности среди серийных видов на 2-летней вырубке преобладали молодые растения *Betula costata* (1.97 тыс. экз./га) и *Betula platyphylla* (1.62 тыс. экз./га), в то время как численность этих видов на 2-летней гари составляла соответственно 12.7 и 8.8 тыс. экз./га. Успевшие сформироваться в первые годы после рубки многочисленные растения других серийных видов (*Populus tremula*, *Salix caprea*, *S. taraiensis* и др.), развивались главным образом на участках с нарушенным напочвенным покровом и подстилкой и составляли совместно всего 0.5 тыс. экз./га.

По мере смыкания крон древесного молодняка как на послепожарном участке, так и на вырубке усиливалась конкуренция между растениями за жизненное пространство (свет, влагу, элементы минерального питания). При этом слабые растения, отстававшие в росте, подавлялись более крупными растениями и в дальнейшем многие из них погибали.

Смыкание крон древесного молодняка в отдельных куртинах на послепожарном участке началось уже в возрасте 3—4 лет, а на 5—6 годы после пожара растения серийных видов (*Populus tremula*, *Betula platyphylla*, *Salix caprea* и др.) образовали отдельные сомкнутые группы 3—4 м выс., в которых происходил активный отпад отставших в росте растений.

На 7-й год после пожара растения *Betula platyphylla*, *Populus tremula* и *Salix caprea* с усиленным ростом сформировали верхний полог 4.5—6.0 м выс. Отставшие в росте растения *Betula costata*, *B. platyphylla*, *Salix caprea* и др. образовали нижний полог 1.0—2.0 м выс. В ходе дальнейшего развития наиболее активный отпад растений происходил в нижнем пологе древостоя. На 10-й год после пожара жизнедеятельность сохранили только 21% молодых растений *Salix taraiensis*, 33% растений у *Betula costata*, 40% растений у *Salix caprea*, 41% растений у *Populus tremula* и столько же у *Padus maackii*. Наименьший отпад растений отмечался у *Betula platyphylla*, сохранившей жизнедеятельность у 53.2% деревьев от числа растений, отмеченных на 2-й год после пожара.

В результате дифференциации растений по высоте на 13-й год после пожара в структуре древостоя, с общей сомкнутостью крон 0.6—0.8, четко выделились два подъяруса, состоящих из серийных видов (табл. 1). Все растения климаксовых видов не превышали 200 см выс. и входили только в состав подроста.

Процесс отпада у серийных древесных видов продолжался и в последующие годы. Так, на 30 год после пожара в составе древостоя остались жизнеспособными всего 1.0% растений *Salix caprea*, 2.6% — *Betula costata*, 2.9% — *Salix taraiensis*,

11.9% — *Populus tremula*. В наибольшем числе (22.4%) сохранили жизнеспособность деревья *Betula platyphylla* (рис. 2А).

В отличие от активного процесса отпада растений у серийных видов, численность молодых растений климаксовых видов на послепожарном участке постепенно возрастала (рис. 2А). Так, на 30-й год после пожара численность растений *Tilia taquetii* возросла в 2.8 раза, *Picea ajanensis* — в 3.1 раза, *Abies nephrolepis* — в 3.4 раза, *Pinus koraiensis* — в 4.6 и *Acer mono* — в 9.7 раза по сравнению с их количеством на 2-летней гари.

Растения климаксовых широколиственных видов (*Acer mono*, *Tilia taquetii* и *Quercus mongolica*) начали входить в состав нижнего подъяруса древостоя только через 25–28 лет, а хвойные породы — через 30 лет после пожара. Это определило формирование трех подъярусов в составе древостоя на 30 год после пожара (табл. 1). Верхние два подъяруса древостоя сформировали представители серийных видов, в то время как нижний подъярус образовали растения климаксовых широколиственных видов (*Acer mono*, *Tilia taquetii*, *Quercus mongolica*) 6–7 м выс. с незначительной примесью хвойных пород (*Pinus koraiensis*, *Abies nephrolepis*, *Picea ajanensis*) 2.5–3 м выс.

На 35-й год после пожара в составе и структуре древостоя не произошло заметных изменений, кроме увеличения таксационных показателей (высоты и диаметра стволов, запасов древесины и суммы площадей сечения).

На вырубке также происходил отпад древесных растений с замедленным ростом у серийных видов, в то время как у климаксовых видов наблюдался более сложный процесс в изменении численности растений (рис. 2В).

К 7-му году после рубки сформировался одноярусный древесный полог преимущественно из представителей климаксовых видов предварительной генерации 2.5–4.0 м выс. и сомкнутостью 0.2–0.4, имевший состав по численности стволов: 4К3Лт2П1Д+Бп,Бж,Ик. К этому времени мелкий хвойный подрост предварительной генерации переместился в группу среднего подроста, а средний хвойный подрост перешел в категорию крупного подроста. Хвойные растения последующей генерации, образовавшиеся после рубки древостоя, развивались значительно медленнее и к 7-му году были представлены в незначительном числе (100–300 экз./га) только в мелком подросте.

На 13-й год после рубки в сформировавшемся древесном молодняке по запасу и численности также преобладали растения климаксовых видов (*Pinus koraiensis* и *Abies nephrolepis*) предварительной генерации (табл. 1). Среди серийных видов в первом подъярусе древостоя принимали незначительное участие только растения *Betula platy-*

phylla с усиленным ростом, а во втором подъярусе участвовали отставшие в росте растения этого вида. Остальные серийные виды не играли заметной роли в составе древостоя.

Начиная с 10–12 лет после рубки, в структуре древостоя стали формироваться сомкнутые группы с различными доминирующими видами. Отдельные группы образовали растения *Betula platyphylla* и *B. costata*, под пологом которых успешно развивались все представители климаксовых видов. Сохранившиеся растения хвойных пород предварительной генерации к этому времени начали образовывать свои сомкнутые группы (6.5–8.0 м выс.), под сильно затененным пологом которых начали отпадать молодые растения всех древесных видов, включая и хвойные. Это обусловило снижение численности растений последующей генерации у *Pinus koraiensis*, начиная с 18–20 лет после рубки, а у менее чувствительных к затенению темнохвойных пород (*Abies nephrolepis*, *Picea ajanensis*) заметный отпад молодых растений начался под сильно сомкнутым пологом темнохвойных групп через 30–35 лет после рубки.

На 30-й год после рубки в результате значительного отпада древесных растений серийных видов в составе древостоя сохранили жизнедеятельность только 18.8% растений *Betula costata* и 28.2% растений *Betula platyphylla*. Растения остальных серийных видов встречались только в незначительном числе. К этому времени сформировался трехъярусный древостой. В составе первого подъяруса, с сомкнутостью крон 0.5 и высотой 17–19 м, доминировали растения *Betula platyphylla* с меньшим участием *Quercus mongolica* и хвойных пород (табл. 1). Вторым подъярусом, с сомкнутостью крон 0.7 и высотой 8–10 м, сформировали хвойные породы (*Pinus koraiensis*, *Abies nephrolepis*) предварительной генерации, а также семенные и порослевые растения *Quercus mongolica* и отставшие в росте растения *Betula platyphylla* и *B. costata*. В третьем подъярусе, с сомкнутостью крон 0.6 и 3–4 м выс., также доминировали хвойные породы, сформировавшиеся преимущественно из мелкого подроста предварительной генерации, а также семенные и порослевые растения *Tilia taquetii* и *Quercus mongolica*.

К 35 году после рубки древостой, состоявший из 3-х подъярусов, лишь незначительно отличался по составу и структуре от 30-летнего древостоя, но возросли все таксационные показатели — в наибольшей степени в первом подъярусе (табл. 1).

Подрост к этому времени был представлен преимущественно растениями последующей генерации. По численности (7.4 тыс. экз./га) преобладал мелкий подрост, в составе которого доминировали растения широколиственных пород (*Quercus mongolica*, *Tilia taquetii*, *Acer tegmentosum*, *A. ukurunduense*) и принимали участие все хвой-

ные породы с одинаковой, но меньшей численностью. В среднем подросте, численностью 2.5 тыс. экз./га, среди хвойных пород наибольшее участие принимали растения *Picea ajanensis*, а в крупном подросте, с численностью 0.6 тыс. экз./га, доминировали растения *Abies nephrolepis*.

Развитие и продуктивность травянистых растений, кустарников и деревянистых лиан на послепожарном участке и на вырубке

На послепожарном участке максимальные запасы общей фитомассы надземных частей у травянистых растений, кустарников и деревянистых лиан отмечалась в первые годы после пожара. Наибольшая продукция (2387.4 кг/га абс. сух.) надземных частей в травяном покрове была отмечена на 2-й год после пожара. При этом около 75% от всей массы травяного покрова приходилась на долю *Chelidonium asiaticum*. У кустарников и деревянистых лиан максимальная масса надземных частей (2497.9 кг/га абс. сух.) была отмечена на четвертый год после пожара. При этом 65% от общей фитомассы кустарникового яруса приходилась на долю *Sambucus racemosa*.

Растения травянистых инициальных видов, имеющих короткие жизненные циклы, постепенно исчезали после смыкания полога молодого поколения быстрорастущих серийных древесных видов. После периода жизненной кульминации, отмечавшегося у *Chelidonium asiaticum* на 2-й год, *Lamium barbatum* — на 3-й, *Chamerion angustifolium*, *Urtica angustifolia* и *Sonchus arvensis* — на 4-й годы жизни, происходило последующее снижение их численности. У инициальных видов кустарников после периода жизненной кульминации, отмечавшейся у *Aralia elata* на 5–6-й годы, у *Sorbaria sorbifolia* — на 6–7-й, у *Sambucus racemosa*, *Rosa acicularis* и *Rubus komarovii* — на 8–10-й годы, резко снизилась численность их растений, и сократились общие запасы их фитомассы. Оставшиеся их единичные экземпляры находились преимущественно в возрастном состоянии старых генеративных и постгенеративных растений. К 13-му году после пожара закончился жизненный цикл у основной части травянистых растений инициальных видов, и к этому времени полностью исчезли из состава травяного покрова растения 19 инициальных видов из 23, присутствовавших в первые годы после пожара. Общая масса надземных частей травяного покрова при этом составляла 494.7 кг/га абс. сух., а у всех кустарников и деревянистых лиан — 557.9 кг/га абс. сух.

На освободившихся участках стали более активно разрастаться кустарники и деревянистые лианы серийных видов. Наибольшей численностью скелетных осей и массой надземных частей отличались четыре серийных вида (*Philadelphus tenuifolius*, *Eleutherococcus senticosus*, *Schisandra*

chinensis и *Actinidia kolomikta*), общая масса их надземных частей на 14 год после пожара составляла 332.1 кг/га абс. сух. или 67.8% от всей массы надземных частей кустарников и деревянистых лиан. В просветах между сомкнутым пологом древостоя и зарослями кустарников обильно разрастались в травяном покрове мезофитные папоротники (*Pseudocystopteris spinulosa*, *Adiantum pedatum*, *Dryopteris sichotensis* Kom. и др.), осоки и разнотравье (*Carex campylorhina*, *Thalictrum filamentosum*, *Scutellaria ussuriensis* (Regel) Kudo и др.). Общая масса надземных частей травяного покрова на 14 год после пожара составляла 403.8 кг/га абс. сух., при этом наибольшая доля надземной массы (56.5%) приходилась на долю разных видов осок (*Carex campylorhina*, *C. reventata* и *C. ussuriensis* и др.).

Минимальная масса надземных частей травяного покрова (250–300 кг/га абс. сух.), а также у кустарников и деревянистых лиан (350–400 кг/га абс. сух. вещества) на послепожарном участке отмечалась в сомкнутых осиново-березовых молодняках 20–30-летнего возраста.

Иначе происходило развитие травянистых растений, кустарников и деревянистых лиан на вырубке. На 7-й год после рубки в травяном покрове из 12 инициальных видов, отмеченных на 2-й год после рубки, встречались растения только 5 видов, среди которых преобладали растения *Chamerion angustifolium*. Масса их надземных частей составляла 19.7 кг/га абс. сух. или 87.5% от общей массы у растений всех инициальных видов. В кустарниковом ярусе из присутствовавших 4 инициальных видов активно развивались только растения *Sambucus racemosa* и *Aralia elata*, масса надземных частей у которых составляла 18.6 кг/га абс. сух. вещества. У двух других инициальных видов (*Rubus komarovii* и *Sorbaria sorbifolia*) единичные растения не превышали 50–75 см выс.

На 13 год после рубки резко возросла мозаичность травяного покрова: от 15–20% проективного покрытия под сомкнутым пологом хвойного молодняка до 70–80% под разреженным пологом деревьев *Betula platyphylla*. При этом травянистые растения и кустарники инициальных видов полностью исчезли, а возросло участие климаксовых видов кустарников (*Corylus mandshurica*, *Acer barbinerve*, *Euonymus pauciflora*) и серийного вида деревянистой лианы *Actinidia kolomikta*, составившие совместно 860 кг/га абс. сух. В травяно-кустарничковом ярусе более пышно разрослись растения осок (*Carex ussuriensis*, *C. reventata*, *C. ху-phi-um*), общая масса которых составляла 285.0 кг/га или 81.5% от общей массы травяного покрова.

К 35 году после рубки в кустарниковом ярусе, с общим проективным покрытием 20–30%, доминировали климаксовые крупные кустарники (*Corylus mandshurica* и *Acer barbinerve*) до 6–7 м выс., имеющие совместно массу надземных ча-

стей 744.5 кг/га абс. сух. или 92.8% от общей массы всех кустарников и деревянистых лиан.

В кустарничково-травяном ярусе, с общим проективным покрытием 20–40%, как и в предыдущие годы, преобладали растения осок, но резко возросла численность и масса надземных частей у растений *Carex ussuriensis*, составившая 116.4 кг абс. сух./га, или 53.8% от общей массы травяного покрова.

Последующие этапы лесовосстановительного процесса и заключительные стадии демулационных сукцессий после пожаров в рассматриваемом типе сукцессионных рядов опубликованы ранее (Котаргова et al., 2007; 2008). Сплошные рубки с сохранением молодого поколения древесных пород были проведены лишь в качестве единичных экспериментов, поэтому информация об их заключительных стадиях лесовосстановительного процесса отсутствует.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительный анализ лесовосстановительного процесса в течение 35 лет после устойчивого низового пожара и после экспериментальной сплошной рубки с сохранением молодого поколения древесных пород в широколиственно-темнохвойно-кедровых лианово-разнокустарничковых лесах Южного Сихотэ-Алиня показал значительные различия в характере и скорости их зарастания и в последующем развитии сообществ.

Прежде всего, была отмечена существенная разница в возрастном состоянии их насаждений до пожара и до рубки древостоя. Допожарный лес был пройден выборочной рубкой на хвойные породы и имел возраст верхнего полога древостоя около 140 лет, а возраст насаждения до рубки составлял около 350 лет. Большая разница в возрасте исходных лесных биогеоценозов определила существенные различия в составе и численности их почвенных банков семян. На 9 год после пожара было выявлено 7306 всхожих семян на м², относящихся к 47 видам, в то время как на вырубке такого же возраста было выявлено 1428 семян на м², относящихся к 29 видам, а в коренном биогеоценозе, примыкающем к вырубке, отмечено всего 946 семян на м², относящихся к 19 видам.

Обогащение почвы минеральными и органическими веществами в результате сгорания растительного материала и подстилки после пожара обусловило пышное разрастание на свежей гари растений инициальных (*Chelidonium asiaticum*, *Artemisia rubripes*, *Sambucus racemosa* и др.) и серийных (*Philadelphus tenuifolius*, *Betula costata*, *B. platyphylla* и др.) видов, образовавшихся из всхожих семян, хранившихся в почве. На 2-й год после пожара на площади 0.25 га было отмечено 87 видов

высших растений, из которых 29 видов относились к инициальным. В то же время на 2-летней вырубке на такой же площади было отмечено 65 видов высших растений, среди которых 17 видов относились к инициальным.

Существенные отличия между сравниваемыми биогеоценозами были связаны с характером естественного возобновления древесных растений. На гари полностью отсутствовал подрост климаксовых хвойных и широколиственных пород предварительной или допожарной генерации. В течение всех 35 лет наблюдений в составе формирующегося древесного молодняка доминировали растения серийных видов (*Betula costata*, *B. platyphylla* и др.). В то же время ведущую роль в формировании и последующем развитии древесного молодняка на вырубке играли климаксовые хвойные (*Pinus koraiensis*, *Abies nephrolepis*, *Picea ajanensis*) и широколиственные виды (*Tilia taquetii*, *Quercus mongolica*). Успешному лесовосстановительному процессу на вырубке способствовал сохранившийся подрост предварительной генерации у хвойных и широколиственных пород всех высотных категорий. Быстрорастущие деревья серийных видов (*Betula costata*, *B. platyphylla* и др.) сформировали верхний сравнительно разреженный подъярус древостоя только через 30–35 лет после рубки древостоя. Однако по численности и запасам древесины эти серийные виды значительно уступали климаксовым хвойным и широколиственным породам.

Таким образом, сохранение напочвенного покрова и подстилки, а также молодого поколения хвойных и широколиственных пород во время сплошной экспериментальной рубки позволяет значительно сократить сроки восстановления коренного леса примерно на 60–80 лет. Однако и в этом случае должно пройти еще не менее 80–100 лет для полного восстановления широколиственно-темнохвойно-кедрового леса. Для полного восстановления коренного леса после устойчивого низового пожара требуется не менее 180 лет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ahlgren T.F., Ahlgren C.E. 1960. Ecological effects of forest fires. — Bot. Rev. Vol. 26 (4): 483–533.
- [Aref'eva] Арефьева З.Н. 1963. Влияние огня на некоторые биохимические процессы в лесных почвах. — Тр. ин-та биологии УФ АН СССР. Свердловск. 36: 39–55.
- Bublitz W. 1953a. Über den Einfluss von Außenfaktoren auf die Keimung und ihre Bedeutung für die Naturverjüngung. — Allg. Forstzeitschrift 8 (53): 594–596.
- Bublitz W. 1953b. Über die keimhemmende Wirkung der Fichtenstein. — Naturwissenschaften. 40 (9): 275–276.
- [Grodzinskiy] Гродзинский А.М. 1965. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. Основы химического взаимодействия растений. Киев. 200 с.

- [Glushko et al.] Глушко С.Г., Комарова Т.А., Прохоренко Н.Б. 2022. Формирование древесных молодых после разных способов рубки и воздействия пожара в кедрово-темнохвойных осоково-папоротниковых лесах Южного Сихотэ-Алиня. — Лесоведение. 2: 144–156.
- [Ignat'eva] Игнат'ева Л.А. 1966. Продуктивность травостоя лесных ценозов Приобья. — Бот. журн. 51 (2): 196–209.
- [Irina] Ильина Т.М. 2003. Динамика восстановления лесных подстилок после пожара в кедрово-широколиственном лесу Южного Сихотэ-Алиня. — Мониторинг растительного покрова охраняемых территорий российского Дальнего Востока. Владивосток. С. 152–155.
- [Karpov] Карпов В.Г. 1969. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л. 335 с.
- [Kolesnikov] Колесников Б.П. 1956а. Кедровые леса Дальнего Востока. М.; Л. 261 с.
- [Kolesnikov] Колесников Б.П. 1956б. Конспект лесных формаций Приморья и Приамурья. — В кн.: Академику В.Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л. С. 286–305.
- [Komarova] Комарова Т.А. 1984. Развитие *Chelidonium asiaticum* (Papaveraceae) при восстановлении кедрово-широколиственных лесов Южного Сихотэ-Алиня после пожара. — Бот. журн. 69 (8): 1052–1062.
- [Komarova] Комарова Т.А. 1986. Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток. 222 с.
- [Komarova] Комарова Т.А. 1992а. Послепожарные сукцессии в лесах Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток. 224 с.
- [Komarova] Комарова Т.А. 1992б. Развитие и продуктивность травянистых и кустарниковых ценопопуляций. Леса Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток. 184 с.
- Komarova T.A., Sibirina L.A., Lee D.K., Kang H.S. 2007. The restoration process after fire in the broadleaved-dark coniferous-Korean pine forest of the South Sikhote-Alin Mountains. — Forest science and technology. 2 (1): 17–25.
- [Komarova et al.] Комарова Т.А., Сибирица Л.А., Ли Д.К., Кан Х.С. 2008. Демутационные сукцессии после пожаров в лианово-разнокустарниковых широколиственно-кедровых лесах Южного Сихотэ-Алиня. — Лесоведение. 4: 10–19.
- [Komarova et al.] Комарова Т.А., Прохоренко Н.Б., Глушко С.Г., Терехина Н.В. 2017. Послепожарные сукцессии в лесах Сихотэ-Алиня с участием *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc. СПб. 402 с.
- [Komarova et al.] Комарова Т.А., Терехина Н.В., Орехова Т.П. 2021. Покой жизнеспособных семян в почве и их прорастание после пожаров в широколиственно-кедровых лесах южного Сихотэ-Алиня. — Бот. журн. 106 (3): 255–271.
- [Korzhagin] Корчагин А.А. 1976. Строение растительных сообществ. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 5. Л. 313 с.
- [Kovalev et al.] Ковалев А.П., Орлов А.М., Лашина Е.В., Грищенкова Ю.А. 2019. Состояние и перспективы использования лесных ресурсов Приморского края. — Сибирский лесной журнал. 5: 15–21.
- Kuuluvainen T., Lindberg H., Vanha-Majamaa I., Keto-Tokoi P., Punttila P. 2019. Low-level retention forestry, certification, and biodiversity: case Finland. — Ecological Processes. 8: 47.
- Kwiatkowska-Falińska A., Jankowska-Błaszczuk M., Jarszewicz B. 2014. Post-Fire changes of soil seed banks in the early successional stage of Pine forest. — Polish Journal of Ecology. 62 (3): 455–466.
- [Man'ko, Voroshilov] Манько Ю.И., Ворошилов В.П. 1966. Естественное возобновление на вырубках и гарях в лесах Приморского края. — В кн.: Проблемы биологии на Дальнем Востоке. Владивосток. С. 23–25.
- [Man'ko, Voroshilov] Манько Ю.И., Ворошилов В.П. 1967. Естественное возобновление на вырубках и гарях в кедрово-широколиственных лесах Приморского края. — В кн.: Итоги изучения лесов Дальнего Востока. Владивосток. С. 197–200.
- [Rabotnov] Работнов Т.А. 1975. Изучение ценологических популяций в целях выяснения “стратегии жизни” видов растений. — Бюл. МОИП. Отд. Биол. 80 (2): 5–17.
- [Rabotnov] Работнов Т.А. 1982. Жизнеспособные семена в почвах природных биогеоценозов СССР. — Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. М. С. 35–59.
- [Sochava] Сочава В.П., Липатова В.В., Горшков А.А. 1962. Опыт учета полной продуктивности надземной части травяного покрова. — Бот. журн. 42 (4): 473–484.
- [Solodukhin] Солодухин Е.Д. 1954. Естественное возобновление леса на лесосеках и гарях в елово-пихтовых лесах Дальнего Востока. — Лесн. хоз-во. 11: 40–42.
- [Soloviev] Соловьев К.П. 1958. Кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока и хозяйство в них. Хабаровск. 367 с.
- [Soloviev] Соловьев К.П. 1963. О динамике древостоев после рубок в Приморье. — Сб. тр. ДальНИИЛХ. 5: 29–39.
- [Soloviev] Соловьев К.П., Солодухин Е.Д. 1953. Классификация гарей на Дальнем Востоке. — Лесное хозяйство. 2: 45–48.
- [Sosudistye...] Сосудистые растения советского Дальнего Востока. 1985–1996. СПб. Т. 1–8.
- [Sovremennoe...] Современное состояние лесов российского Дальнего Востока и перспективы их использования. 2009. Хабаровск. 470 с.
- [Spravochnik...] Справочник для таксации лесов Дальнего Востока. 1990. Хабаровск. 526 с.
- [Sukachev et al.] Сукачев В.Н., Зонн С.В., Мотовилов Г.П. 1957. Методические указания к изучению типов леса. М. С. 9–63.
- [Sukachev, Zonn] Сукачев В.Н., Зонн С.В. 1961. Методические указания к изучению типов леса. М. 144 с.

REFORESTATION PROCESS AFTER A GROUND FIRE AND CLEAR CUTTING IN LIANA-VARIED-SHRUB BROAD-LEAVED-DARK-CONIFEROUS-KOREAN-PINE FORESTS OF SOUTHERN SIKHOTE-ALIN

T. A. Komarova^{a,#}, N. V. Terekhina^{b,##}, N. B. Prokhorenko^{c,###}, and S. G. Glushko^{d,####}

^aFederal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity of the Far Eastern Branch of RAS
100-letiya Vladivostoka Ave., 159, Vladivostok, 690022, Russia

^bInstitute of Earth Sciences, St. Petersburg State University
10th Line of Vasilyevskiy Island, 33/35, St. Petersburg, 199178, Russia

^cKazan (Volga region) Federal University
Kremliovskaya Str., 18, Kazan, Republic of Tatarstan, 420008, Russia

^dKazan State Agrarian University
K. Marks Str., 65, Kazan, Republic of Tatarstan, 420008, Russia

#e-mail: mata41@mail.ru

##e-mail: n.terehina@spbu.ru

###e-mail: nbprokhorenko@mail.ru

####e-mail: glushkosg@mail.ru

A comparative analysis of the formation and natural course of development of plant communities was carried out in two plots: (1) passed through by a stable ground fire and (2) subjected to experimental clear cutting with preserving young generation of tree species in liana-varied-shrub broad-leaved-dark-coniferous-Korean-pine forests of the mid-mountain belt of the Southern Sikhote-Alin. The features of natural recovery, course of growth, development and dynamics of the number of woody plants in the first 35 years of the reforestation process are considered. Taxation characteristic of the forest stands before their destruction by the fire and cutting, as well as at the first stages of the formation of young tree stands, are given. The dynamics of the species composition and phytomass of the aboveground parts of plants of the shrub and low-shrub-herb layers is considered.

Keywords: ground fire, clear cutting, reforestation successions, growth rate of woody plants, dynamics of woody plants number, phytomass

REFERENCES

- Algren T.F., Algren C.E. 1960. Ecological effects of forest fires. — *Bot. Rev.* 26 (4): 483–533.
- Arefieva Z.N. 1963. Vliyaniye ognya na nekotorye biokhimi-cheskie process v lesnykh pochvakh [Influence of fire on some biochemical processes in forest soils]. — *Proceedings of the Institute of Biology UF AS USSR. Sverdlovsk.* 36: 39–55 (In Russ.).
- Bublitz W. 1953a. Uber den Einfluss von AuBenfaktoren auf die keimung und ihre Bedeutung fur die Naturver- jungung. — *Allg. Forstzeitschrift.* 8 (53): 594–596.
- Bublitz W. 1953b. Uber die keimhemmende Wirkung der Fichtenstrei. — *Naturwissenschaften.* 40 (9): 275–276.
- Glushko S.G., Komarova T.A., Prokhorenko N.B. 2022. Young forests forming after fellings and fires in dark coniferous sedge-fern forests of the southern Sikhote-Alin. — *Russian Journal of Forest Science.* 2: 144–156 (In Russ.).
- Grodzinskiy A.M. 1965. Allelopatiya v zhizni rasteniy i ikh soobshchestv. Osnovy khimicheskogo vzaimodeistviya rasteniy [Allelopathy in the life of plants and their communities. Fundamentals of the chemical interaction of plants]. Kiev. 200 p. (In Russ.).
- Ignat'eva L.A. 1966. Productivity of the herbage of the forest cenoses near the Ob river. — *Bot. Zhurn.* 51 (2): 196–209 (In Russ.).
- Il'ina T.M. 2003. Dinamika vosstanovleniya lesnykh pod-tilok posle pozhara v kedrovo-shirokolistvennom lesu Yuzhnogo Sikhote-Alinya [Dynamics of restoration of forest litter after a fire in the cedar-broad-leaved forest of the Southern Sikhote-Alin]. — *Monitoring of vegeta- tion cover of protected areas of the Russian Far East. Vladivostok.* P. 152–155 (In Russ.).
- Karpov V.G. 1969. Experimental'naya fitotsenologiya tem- nokhvoynoy tayga [Experimental phytocenology of the dark coniferous taiga]. Leningrad. 335 p. (In Russ.).
- Kolesnikov B.P. 1956a. Synopsis of forest formations of Pri- morye and Amur Region. — In: Academician V.N. Su- kachev on his 75th birthday. Moscow; Leningrad. P. 286–305 (In Russ.).
- Kolesnikov B.P. 1956b. Cedar forests of the Far East. Mos- cow; Leningrad. 261 p. (In Russ.).
- Komarova T.A. 1984. The development of *Chelidonium asi- aticum* (Papaveraceae) in the course of the post-fire re- covery of *Pinus koraiensis* broad-leaved forests in the Southern Sikhote-Alin. — *Bot. Zhurn.* 69 (8): 1052–1062 (In Russ.).
- Komarova T.A. 1986. Regeneration by seed in fresh burns (forests of the Southern Sikhote-Alin). Vladivostok. 222 p. (In Russ.).
- Komarova T.A. 1992a. Poslepozharanye suksessii v lesakh Yuzhnogo Sikhote-Alin'a [Post-fire successions in the

- forests of Southern Sikhote-Alin]. Vladivostok. 224 p. (In Russ.).
- Komarova T.A. 1992b. Razvitiye i produktivnost' travyanistykh i kustarnikovykh populatsiy [Development and productivity of herbaceous and shrub coenopopulations]. Lesa Yuzhnogo Sikhote-Alin'a. Vladivostok. 184 p. (In Russ.).
- Komarova T.A., Sibirina L.A., Lee D.K., Kang H.S. 2007. The restoration process after fire in the broadleaved-dark coniferous-Korean pine forest of the South Sikhote-Alin Mountains. — Forest science and technology. 2 (1): 17–25.
- Komarova T.A., Sibirina L.A., Lee D.K., Kang H.S. 2008. Demutation Successions after Fires in Liana-Shrub Broad-Leaved Forests of the Sikhote-Alin. — Russian Journal of Forest Science. 4: 10–19 (In Russ.).
- Komarova T.A., Prokhorenko N.B., Glushko S.G., Terekhina N.V. 2017. Post-fire successions in the Sikhote-Alin forests with *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc. participation. St. Petersburg. 402 p. (In Russ.).
- Komarova T.A., Terekhina N.V., Orekhova T.P. 2021. Dormancy of viable seeds in soil and their germination after fires in broadleaved-korean-pine forests of southern Sikhote-Alin. — Bot. Zhurn. 106 (3): 255–271 (In Russ.).
- Korchagin A.A. 1976. Stroenie rastitel'nykh soobshchestv [Structure of plant communities]. — Poleyaya geobotanika. Vol. 5. Leningrad. 313 p. (In Russ.).
- Kovalev A.P., Orlov A.M., Lashina E.V., Grishchenova Yu.A. 2019. The prospects of using forest resources in Primorsky kraj. — Sibirskiy Lesnoy Zhurnal. 5: 15–21 (In Russ.).
- Kuuluvainen T., Lindberg H., Vanha-Majamaa I., Keto-Tokoi P., Punttila P. 2019. Low-level retention forestry, certification, and biodiversity: case Finland. — Ecological Processes. 8: 47.
- Kwiatkowska-Falińska A., Jankowska-Błaszczuk M., Jaroszewicz B. 2014. Post-Fire changes of soil seed banks in the early successional stage of Pine forest. — Polish Journal of Ecology. 62 (3): 455–466.
- Man'ko Yu.I., Voroshilov V.P. 1966. Estestvennoye vozobnovlenie na vyrubkakh i gariyakh v lesakh Primorskogo kraya [Natural regeneration in clearings and burnt areas in the forests of Primorsky Krai]. — In: Problemy biologii na Dal'nem Vostoke. Vladivostok. P. 23–25 (In Russ.).
- Man'ko Yu.I., Voroshilov V.P. 1967. Estestvennoye vozobnovlenie na vyrubkakh i gariyakh v kedrovo-shirokolistvennykh lesakh leshnorskogo Kraya [Natural regeneration in clearings and burnt areas in the cedar-deciduous forests of Primorsky Krai]. — In: Itogi izucheniya lesov Dal'nego Vostoka. Vladivostok. P. 197–200 (In Russ.).
- Rabotnov T.A. 1975. Izuchenie tsenoticheskikh populatsiy v tseliakh vyiasneniya "strategii zhizni" vidov rasteniy [The study of coenotic populations in order to clarify the "strategy of life" of plant species]. — Bull. MOIP. Dep. Biol. 80 (2): 5–17 (In Russ.).
- Rabotnov T.A. 1982. Zhiznesposobnost' semian v pochvah prirodnykh biogeocenozah SSSR [Viable seeds in soils of natural biogeocenoses of the USSR] — Theoretical and applied aspects of biogeography. Moscow. P. 35–59 (In Russ.).
- Sochava V.P., Lipatova V.V., Gorshkov A.A. 1962. Experience of accounting of the total productivity of the above-ground part of the grass cover. — Bot. Zhurn. 42 (4): 473–484 (In Russ.).
- Solodukhin E.D. 1954. Natural reforestation in cutting areas and burnt areas in the spruce-fir forests of the Far East. — Forest Household. 11: 40–42 (In Russ.).
- Soloviev K.P., Soloduchin E.D. 1953. Classification on burnt forests at the Far East. — Forest Regeneration. 2: 45–48 (In Russ.).
- Soloviev K.P. 1958. Cedar-broad-leaved forests of the Far East and management in them. Khabarovsk. 367 p. (In Russ.).
- Soloviev K.P. 1963. O dinamike drevostoev posle rubok v Primor'e [On the dynamics of forest stands after felling in Primorye]. — Sb. Tr. Dal'NIILH. (5): 29–39 (In Russ.).
- Sosudistye rasteniya sovetского Dal'nego Vostoka. [Vascular plants of the Soviet Far East]. 1985–1996. Saint-Petersburg. Vol. 1–8 (In Russ.).
- Sovremennoye sostoyaniye lesov rossiskogo Dal'nego Vostoka i perspektivy ikh ispol'zovaniya [The current state of the forests of the Russian Far East and the prospects for their use]. 2009. Khabarovsk. 470 p. (In Russ.).
- Spravochnik dlya taksatsii lesov Dal'nego Vostoka [Handbook for the taxation of forests of the Far East]. 1990. Dal'NIILH. Khabarovsk. 526 p. (In Russ.).
- Sukachev V.N., Zonn S.V., Motovilov G.P. 1957. Guidelines for the study of forest types. Moscow. P. 9–63 (In Russ.).
- Sukachev V.N., Zonn S.V. 1961. Metodicheskie ukazaniya k izucheniyu tipov lesa. [Guidelines for the study of forest types]. Moscow. 144 p. (In Russ.).

МОНИТОРИНГ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЗАБОЛАЧИВАЮЩИХСЯ МАЛЫХ ОЗЕР В ЛОМОНОСОВСКОМ РАЙОНЕ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2023 г. В. А. Смагин^{1,*}, М. А. Бойчук^{2,**}

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

²Институт биологии Карельского научного центра РАН

ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, 185910, Россия

*e-mail: smagin.mire@gmail.com

**e-mail: boychuk@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 04.07.2022 г.

После доработки 15.12.2022 г.

Принята к публикации 17.01.2023 г.

Приведены результаты мониторинга растительности двух заболачивающихся озер в Ломоносовском районе Ленинградской области. Заболачивание вызвано понижением уровня воды при лесосушительной мелиорации во второй половине XX века. Впервые исследование растительности этих озер проведено В.А. Смагиным в 1982–1983 гг., повторное – в 2004, 2014 и 2020 гг. Состав бриофлоры в описаниях 2014 и 2020 гг. определен М.А. Бойчук. За период исследований на приозерных болотах отмечены сукцессии, приведшие к образованию типичной для приозерного болота растительности, утратившей первоначальную пестроту и более или менее однообразную по всему профилю, мало отличимую от “естественных” приозерных болот. Между тем в ряде мест отмечено образование древесного яруса. По берегам исследуемых озер поселились бобры. На одном озере поселение бобров оказалось кратковременным и последствий не имело, на втором – более продолжительным и повлияло на направленность сукцессий и изменение окружающего ландшафта.

Ключевые слова: современное заболачивание озер, сукцессии, мониторинг за период 35 лет

DOI: 10.31857/S0006813623020096, EDN: EXKFRH

Статья продолжает публикации, посвященные современному, вызванному антропогенным воздействием, заболачиванию малых озер (Smagin, 1984, 1985, 2003; Smagin, Boychuk, 2022). Заболачивание происходит из-за понижения уровня воды в озерах при осушении окружающих их болот для торфодобычи или при лесомелиорации. В 1982–1983 гг., среди прочих озер (Smagin, 1985), были обследованы два озера в Ломоносовском районе Ленинградской области – оз. Калищенское (рис. 1: 1), находящееся к востоку от г. Сосновый Бор, и оз. Черное (рис. 1: 2), расположенное на юг от пос. Черная Лахта. Результаты мониторинга растительности этих озер публикуются впервые. Названия сосудистых растений даны по Czerepanov, 1995; мхов – по: Ignatov et al., 2006; Hassel et al., 2018.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Озеро Калищенское расположено в 400 м на восток от г. Сосновый Бор. Из озера вытекает ручей,

впадающий в р. Коваши. Площадь акватории 10.61 га, почти со всех сторон окружено приозерным болотом и сплавинами, площадь которых 6.12 га, на них заложено 5 профилей разной протяженности (рис. 2). На профилях выполнялись геоботанические описания по классической методике на временных площадках площадью от 5 до 10 м² в центральных частях выделенных сообществ.

С юга к нему подходит гряда песчаных холмов, поросших сосновым лесом. Западный и восточный берега низкие, поросшие смешанным лесом. С севера к озеру прилегает верховое болото, подвергшееся осушению, ставшее низким сосново-сфагновым лесом с высотой древесного яруса 10–12 м (рис. 2).

Озеро Черное (площадь – 30.24 га), в отличие от оз. Калищенского, уже к 1982 г. было заболочено на 40–50% (площадь приозерного болота и сплавин – 18.3 га). Понижение воды в озере вызвано густой сетью лесосушительных каналов, подходящих к его краю и соединенных с вытека-



Рис. 1. Расположение оз. Калищенского и оз. Черного в Ленинградской области. Точка 1 – Озеро Калищенское, площадь акватории 10.61 га, приозерного болота – 6.12 га. Координаты центра озера: 59°57'35,0676" N; 29° 15' 29,3364" E. Точка 2 – Озеро Черное, площадь акватории 30.24 га, заболоченной – 18.3 га. Координаты озера: 59°54'36,025" N; 29°7'23,16" E.

Fig. 1. Location of Kalishchenskoye and Chernoye Lakes in the Leningrad Region. 1 – Kalishchenskoye Lake, water surface area is 10.61 ha, lakeside mire area is 6.12 ha. Coordinates of the lake center: 59°57'35,0676" N; 29° 15' 29,3364" E. 2 – Chernoye Lake, water surface area is 30.24 ha, lakeside mire area is 18.3 ha. Coordinates of the lake center: 59°54'36.025" N; 29°7'23.16" E.

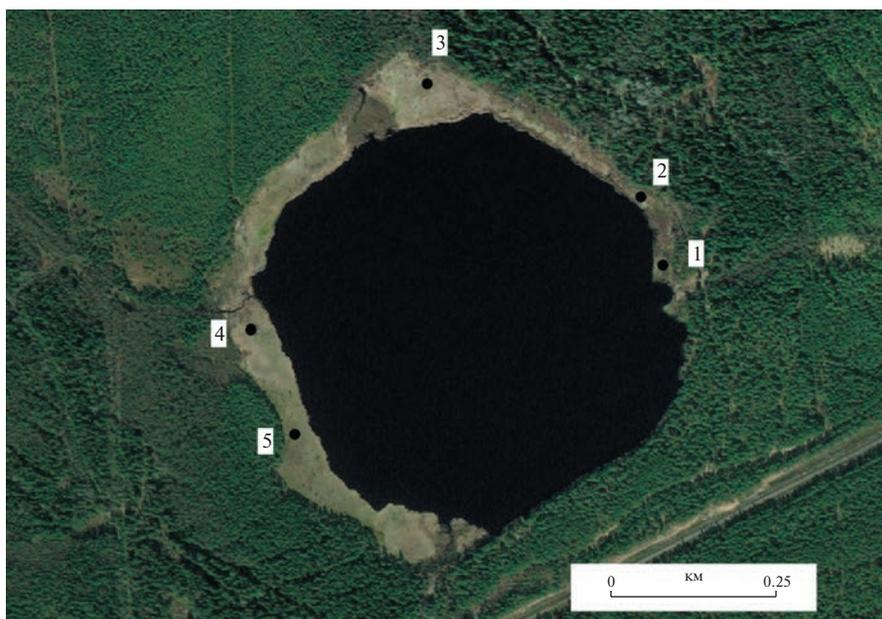


Рис. 2. Озеро Калищенское. Точками и арабскими цифрами показаны места прохождения профилей

Fig. 2. Lake Kalishchenskoye. Dots and numerals indicate the sites of vegetation monitoring.

ющей из него р. Черной. Каналы осушили и прилегающее к озеру верховое болото, покрытое сейчас низким сфагновым сосняком. По всему периметру озера образовалось переходное осоково-сфагновое болото, на нем заложено 6 профилей (рис. 3), где были выполнены описания по вышеупомянутой методике. На образовавшихся сообществах лесных болот описания выполнялись на площадках 400 м².

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Озеро Калищенское

В 1982 г. на акватории озера не было воздушно-водных растений. Песчаный пляж по всему южному берегу был незаросшим. Таковым он остается и по сию пору, но в юго-восточной части начинается постепенное заболачивание. Практически не имеющие торфа узкие болотца, образу-

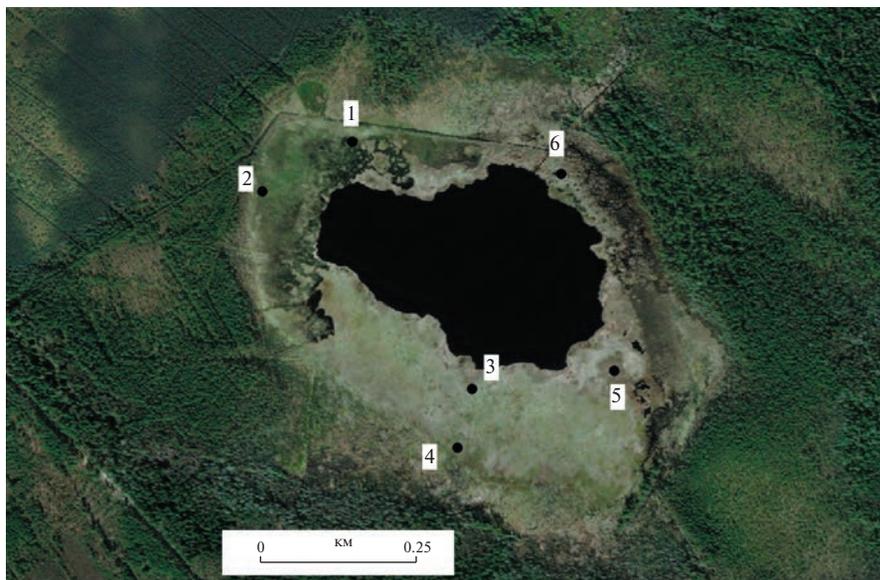


Рис. 3. Озеро Черное. Точками и арабскими цифрами показаны места прохождения профилей.

Fig. 3. Lake Chernoye. Dots and numerals indicate the sites of vegetation monitoring.

ющиеся по варианту, описанному ниже, к 2020 г. достигали местами ширины 3 м.

По восточному берегу в 1982 г. наблюдались начальные стадии зарастания озера “от дна” (Nitsenko, 1967). При пологом уклоне дна глубина воды нарастала плавно, и образовавшееся после снижения уровня воды в озере мелководье покрылось растительностью на полосе шириной 25 м. Здесь появилось приозерное болото. Торф только начинал откладываться, собственно, он еще не успел сформироваться, образовался лишь слой “очеса” из неразложившихся остатков растений мощностью 0.2 м. Под находящимися ближе к берегу сообществами с сомкнутым сфагновым ярусом верхний слой очеса был травяно-сфагновым. Посреди формирующегося болота лежали стволы упавших в озеро деревьев, немногочисленные валуны. Крупные валуны заметны и в 2020 г., торфяная “залежь” увеличила мощность до 0.35 м слоя неразложившегося травяно-сфагнового очеса, вблизи от края сплавины подстилаемого 0.15 м слоем сапропеля. Пространственный ряд растительности в сторону акватории озера на профиле, заложенном в юго-восточной части (рис. 2.1), где проявился к тому времени процесс заболачивания, состоял из двух звеньев. Первым звеном было осоково-сabelьниково-сфагновое сообщество, занимавшее участок шириной 16 м. Внутри него различались числом и покрытием видов вариации, выраженные в виде разнотравья, удаленных от берега полос шириной по 8 м (табл. 1). Вторым звеном было сообщество с доминированием той же осоки (*Carex rostrata*), но относящееся к прибрежно-водной растительности. Оно рас-

полагалось в 16–25 м от берега на глубине 30–40 см на слабо перекрытом растительными остатками песке. К 2004 г. ширина первого звена пространственного ряда растительности и, соответственно, прибрежного болота увеличилась до 20 м. Видовой состав при этом изменился мало. Сменился лишь доминант мохового яруса, вместо *Sphagnum riparium* им стал *S. obtusum*. Полоса прибрежно-водной растительности, сместившись к центру озера (на запад), расширилась до 15 м, и теперь внутри нее были вариации, отличающиеся доминантами травяного яруса, на первых 10 м содоминировали *Carex rostrata* и *Equisetum fluviatile*, на последних 5 м монодоминантом был *Equisetum fluviatile*. Моховой ярус состоял из *Warnstorfia fluitans* (табл. 1), он простирался по дну озера и далее хвощовой заросли. На границе осоково-сфагнового и осоково-хвощово-гипнового сообществ в составе последнего в небольшом количестве был отмечен редкий вид сфагнового мха *Sphagnum subfulvum*. Еще через 10 лет протяженность пространственного ряда растительности не изменилась, однако, соотношение между прибрежно-водной и болотной растительностью сместилось в пользу последней. Осоково-сфагновая болотная растительность простиралась на 30 м от берега. Внутри нее дифференцировались полосы с разным покрытием видов болотного широколиственно-разнотравья, подъярус из *Comarum palustre* и *Calla palustris* был в сообществе, занимающем 5 м полосу по внешнему краю болота. Моховой ярус состоял из *Sphagnum riparium*. *S. subfulvum* обнаружен не был. Ширина прибрежно-водной растительности сократилась до 5 м полосы, причем воздушно-водных растений в ней не было, ее

представляло кубышково-гипновое сообщество (табл. 1). Однако к этому времени почти по всей акватории озера разрослась *Glyceria fluitans*, редкие стебли которой отстояли друг от друга и сообщества не образовывали, но зеленый аспект заросшего озера издали создавали. Заросли манника сохраняются по сию пору. К 2020 г. осоково-сабельниково-сфагновое сообщество, уже вполне однородное на всем протяжении профиля, расширилось еще на несколько метров. Пояс прибрежно-водной растительности как таковой исчез, если не считать разреженно произрастающий манник. Двухметровую полосу по внешнему краю болота занимало вейниково-сабельниковое сообщество, относящееся к болотной растительности.

В середине восточного берега озера (рис. 2: 2) картина образования и развития приозерного болота близка вышеописанной, отличаясь, однако, заметной ролью *Phragmites australis* и проявлением при последнем наблюдении зоогенного фактора. В 1982 г. образующееся болото простиралось на 20 м в сторону озера. На первых 5 м располагалось осоково-сабельниково-сфагновое сообщество, за ним на протяжении 15 м простиралось тростниково-сабельниково-сфагновое, о недавнем образовании сфагнового яруса, в котором свидетельствовал обильный *Hippuris vulgaris*, сфагновым болотам никак не свойственный. Завершало пространственный ряд растительности разреженное тростниково-гипновое сообщество шириной 3 м (табл. 2). В 2004 г. болото расширилось в сторону озера на 5 м и было занято однородным тростниково-сабельниковым сообществом. Далее следовала 20 м полоса кубышково-гипнового сообщества. Спустя 10 лет на всей протяженности занятое тростниково-сабельниково-сфагновым сообществом болото резко граничило с акваторией озера, где произрастал разреженный *Glyceria fluitans*. В 2020 г. в этом месте, на границе болото—озеро, появилась высокая бобровая хатка, все болото в этой части пересекали бобровые каналы для транспортировки деревьев из ближайшего леса. Канавы дренируют поверхность болота, к тому же поднявшуюся вверх за счет отложения слабо разложившегося торфа, мощность слоя которого увеличилась с 0.2 до 0.35 м, что способствует более низкому уровню стояния болотных вод. На данном участке этот дренаж пока не сказался на состоянии растительности (табл. 2), а при посещении его два года спустя хатка была заброшена, покинута и разрушена.

Тростниково-сабельниково-сфагновые сообщества занимают большую часть площади приозерного болота и вдоль северо-восточного и северо-восточного берегов озера. В полосе шириной 10 м от северо-восточного берега (рис. 2: 3) к 2004 г. появились *Betula pubescens* и *Alnus glutinosa*, вокруг их стволов образовались высокие кочки, покрытые *Polytrichum commune*. Высота деревьев к 2020 г. до-

стигла 6 м, отдельных берез — до 10 м. Заболачивание в этой части озера началось раньше. Протяженность приозерного болота в 1982 г. достигала 40 м, в 2020 г. — 75 м. Мощность торфяной залежи в 1982 г. была 1 м, вся верхняя половина состояла из неразложившегося (5%) сфагнового очеса. Северный берег озера граничит с осушенным верховым болотом, ставшим низкорослым сосновым лесом. Соседство с олиготрофным болотом сказало и на прилегающей сплаvine. Центральную часть ее в 2020 г. занимало тростниково-клюквенно-сфагновое сообщество с низким (1 м) и разреженным (покрытие 30%) ярусом тростника, обильной (покрытие 50%) клюквой и моховым покровом из *Sphagnum angustifolium*. В нижнем травяном подъярусе преобладал *Eriophorum vaginatum* (покрытие 5%), *Carex rostrata* встречалась единично (+). Таким сообществом было и в 1982 г., лишь покрытие осоки составляло 5% и отсутствовал подрост сосны и березы.

Вдоль западного берега (рис. 2: 4) ширина сплавины со сплошным сфагновым покровом достигала 80 м уже в 1982 г. На большей части ее площади располагались вейниково-сфагновые сообщества, как имеющие подъярус из сабельника, так и без него. Растительности была свойственна мозаичность, видовой состав и покрытие отдельных видов заметно варьировали в разных частях сплавины. Осоково-сфагновое сообщество с обильной клюквой занимало узкую полосу вдоль минерального берега. В 2004 г. оно располагалось уже по всей сплаvine. *Calamagrostis neglecta* стало заметно меньше, уменьшилось и покрытие *Comarum palustre*. Появился в составе сообщества *Eriophorum vaginatum*. Направленность сукцессий от растительности низинного болота к растительности переходного, пусть и с реверсом, прослеживается и при дальнейших наблюдениях (табл. 3). К 2020 г. стал заметен рост *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens*, ранее единично представленных подростом, но к этому времени достигших высоты в 2–3 м и общего покрытия в 10%. Чуть поодаль от профиля проведения мониторинга на участке почти по всей ширине сплавины образовалось сообщество с древесным ярусом высотой до 5 м, в равных долях состоящим из *Betula pubescens* и *Pinus sylvestris*. Сомкнутости крон они еще не создали, но покрытие подроста достигло 20%. В травяном ярусе преобладает *Eriophorum vaginatum*. В середине сплавины мощность торфяной залежи достигала метра. Верхние полметра образовывал неразложившийся сфагновый очес, под ним лежал полуметровый слой разложившегося травяного торфа. Ниже торфа располагался метровый слой сапропеля.

У юго-западного берега озера (рис. 2: 5) большую часть приозерного болота опять занимают сообщества с доминированием *Phragmites australis*. Полуметровым уступом нависающий над при-

Таблица 1. Сукцессионный ряд на сплавах оз. Калищенское (профиль 1). 59°54'38.5"N 29°07'41.4" E
Table 1. Succession series on the floats of Lake Kalishchenskoe (profile 1). 59°54'38.5" N; 29°07'41.4" E

Годы наблюдений. Years of observations	1982		2004	2014	2020	
Протяженность на профиле, м / Length of mire site, m	0–8	8–15	0–20	0–20	0–30	
Уровень воды, см / Water level, sm	–5	0–(–5)	0–(–5)	–5	–5	
Виды / Species	Проективное покрытие, % / Coverage, %					
<i>Carex rostrata</i>	25	20	25	30	20	
<i>Calamagrostis neglecta</i>	5	3	2	5	15	
<i>Comarum palustre</i>	20	12	1	5	15	
<i>Naumburgia thyrsoiflora</i>	15	.	10	+	1	
<i>Calla palustris</i>	2	1	2	.	+	
<i>Hippuris vulgaris</i>	3	3	.	.	.	
<i>Cicuta virosa</i>	.	.	+	.	.	
<i>Typha latifolia</i>	.	.	+	.	+	
<i>Salix myrsinifolia</i>	.	.	.	1	.	
<i>Agrostis canina</i>	.	.	.	1	.	
<i>Utricularia intermedia</i>	.	.	.	2	.	
<i>Equisetum fluviatile</i>	.	.	5	1	+	
<i>Phragmites australis</i>	.	.	+	+	5	
<i>Thysetium palustre</i>	.	.	.	+	2	
<i>Eriophorum angustifolium</i>	.	.	.	3	2	
<i>Alnus glutinosa</i> всходы	+	
<i>Sphagnum riparium</i>	90	70	.	.	.	
<i>S. obtusum</i>	.	.	70	95	90	
Число видов / Number of species	7	6	10	12	12	
Протяженность на профиле, м / Length of mire site, m	15–25	20–25	25–30	20–25	25–30	30–31
Уровень воды, см / Water level, sm	+30–40	+10	+30–40	–3	+30	–1–+5
Виды / Species	Проективное покрытие, % / Coverage, %					
<i>Carex rostrata</i>	25	20	3	40	.	5
<i>Eleocharis palustris</i>	5
<i>Equisetum fluviatile</i>	.	15	15	1	.	.
<i>Calla palustris</i>	.	1	.	15	.	2
<i>Comarum palustre</i>	.	.	.	20	.	20
<i>Naumburgia thyrsoiflora</i>	.	.	.	+	.	10
<i>Galium palustre</i>	.	.	.	+	.	+
<i>Phragmites australis</i>	.	.	.	+	.	10
<i>Iris pseudacorus</i>	.	.	.	2	.	1
<i>Lythrum salicaria</i>	.	.	.	+	.	.
<i>Calamagrostis neglecta</i>	25
<i>Thysetium palustre</i>	3
<i>Agrostis canina</i>	2
<i>Carex cinerea</i>	3
<i>Salix phylicifolia</i>	+
<i>Utricularia intermedia</i>	.	15
<i>Nuphar lutea</i>	.	.	1	.	15	.
<i>Glyceria fluitans</i>	.	.	2	.	.	.

Таблица 1. Окончание

Годы наблюдений. Years of observations	1982		2004	2014	2020	
<i>Warnstorfia fluitans</i>	.	80	80	.	80	15
<i>Sphagnum subfulvum</i>	.	10
<i>S. riparium</i>	.	.	.	90	.	.
Число видов / Number of species	2	6	5	10	2	13

Примечание к таблицам 1–7. Полужирным шрифтом даны годы наблюдений и проективное покрытие видов-доминантов. Отсутствие в клетках значений означает отсутствие вида в год наблюдения.

Note to Tables 1–7. The years of observations and the projective coverage of dominant species are given in bold. The absence of values in the cells means the absence of a species in the year of observation.

озерным болотом берег озера покрыт сосново-чернично-сфагновым лесом. Прилегающий к берегу участок болота шириной 15 м уже в 1982 г. отличался растительностью от остальной части болота. На нем отсутствовал *Phragmites australis*, было много *Oxycoccus palustris*, произрастали *Pinus sylvestris*, *Eriophorum vaginatum* и *Chamaedaphne calyculata*. При наблюдении в последующие годы их покрытие увеличивалось, видов же, свойственных болоту низинного типа, не стало к 2004 г. Мощность слоя слабо разложенного сфагнового очеса достигает 0.6 м, на глубине 0.6–1.5 м лежит слой сильно разложенного травяного торфа, ниже следует полуметровый слой сапропеля, подстилаемый жидкой глиной более метра. Далее в сторону озера на протяжении 40 м распространены тростниково-сфагновые сообщества – преимущественно олигомезотрофные, со временем расширяющиеся, лишённые видов низинных болот, с постоянно произрастающими *Eriophorum vaginatum* и *Oxycoccus palustris*. Тростниково-сабельниково-сфагновые сообщества прилегают к акватории озера. В 1982 г. их ширина составляла 20 м, при последующих наблюдениях сократилась до 2–5 м (табл. 4). Строение торфяной залежи: верхние полметра состоят из неразложившегося травяного торфа, ниже следует метровый слой сильно разложенного низинного травяного торфа, подстилаемый жидкой глиной. Заболачивание в западной части озера началось давно, понижение уровня воды в озере стимулировало его возобновление.

Общая картина расположения и площадного соотношения сплавин на озере сохраняется за все годы наблюдений. Наибольшие изменения растительности отмечены вдоль восточного берега, где процесс заболачивания начался на рубеже 1970–80-х гг. Вдоль западного и северного берега заболачивание началось ранее.

Озеро Черное

В отличие от оз. Калищенского, оз. Черное уже к 1982 г. заболотилось на 40–50% площади. Понижение воды в озере вызвано густой сетью лесо-

осушительных каналов, подходящих к его краю и соединенных с вытекающей из него р. Черной. Каналы осушили и прилегающее к озеру верховое болото, ставшее низким сфагновым сосняком. По всему периметру озера образовалось переходное осоково-сфагновое болото (рис. 3). В последующие годы происходящие на нем сукцессии характеризовали не столько дальнейшее заболачивание озера, акватория которого наоборот расширилась, сколько разнонаправленные процессы, обусловленные повышением уровня воды в озере. При этом начались сукцессии, характеризующие заболачивание прилегающего к озеру леса.

В 1982 г. приозерное болото вокруг оз. Черного покрывали однообразные сообщества асс. *Carex rostrata* – *Sphagnum fallax*, местами с высоким обилием *Oxycoccus palustris*. Несколько отличался более топкий участок у восточного края озера с небольшим озерком посередине между акваторией озера и берегом. К этой части заболачивающегося озера примыкал заболоченный лес, соседствующий с находящимся на востоке переходным березово-осоково-сфагновым болотом. Видовой состав этой части сплавины был богаче за счет *Cotmarum palustre*, *Naumburgia thyrsoiflora*, *Eriophorum angustifolium*. Поверх воды в озере и маленьком озерке располагались листья *Nymphaea candida* с одинаковым покрытием 40% по всей акватории.

Растительность приозерного болота в 1983 г. была описана на густой сети профилей, пересекающих его во всех частях. В дальнейшем повторно описать растительность оказалось возможным далеко не везде. В 2004 г. акватория озера расширилась, многие участки приозерного болота стали непроходимы. Вода в озере помутнела, *Nymphaea candida* исчезла. Произошли изменения в состоянии болота и покрывающих его растительных сообществах.

В северо-западной части (рис. 3: 1) ширина приозерного болота достигала 120 м. По всей поверхности располагались осоково-сфагновые сообщества (*Carex rostrata* – *Sphagnum fallax*). В средней части болота уровень воды находился на глубине 15 см и поверхность сфагнома обильно

Таблица 2. Сукцессионный ряд на сплавинах оз. Калищенское (профиль 2)

Table 2. Succession series on the floats of Lake Kalishchenskoe (profile 2)

Координаты (coordinates): 59°54'44.5" N; 29°07'32.4" E

Годы наблюдений / Years of observations	1982		2004	2014	2020
Протяженность на профиле, м / Length of mire site m	0–5	5–20	0–25	0–25	0–25
Уровень воды, см / Water level, sm	–15	–5	–3	–5	–5
Виды / Species	Проективное покрытие, % / Coverage, %				
<i>Carex rostrata</i>	40	1	3	2	.
<i>Calamagrostis neglecta</i>	8	.	25	2	1
<i>Phragmites australis</i>	2	40	40	60	60
<i>Comarum palustre</i>	15	25	25	25	25
<i>Carex cinerea</i>	3	.	3	+	.
<i>Naumburgia thyrsoiflora</i>	+	.	1	+	+
<i>Thysetium palustre</i>	.	.	+	+	3
<i>Calla palustris</i>	+	.	.	1	.
<i>Typha latifolia</i>	+	.	.	+	.
<i>Hippuris vulgaris</i>	.	15	.	.	.
<i>Cicuta virosa</i>	.	+	.	.	.
<i>Alnus glutinosa</i>	.	.	.	+ (1.5 м)	+ (1.5 м)
<i>Galium palustre</i>	+
<i>Viola palustris</i>	+
<i>Sphagnum flexuosum</i>	95	95	.	.	.
<i>S. obtusum</i>	.	.	30	.	.
<i>S. riparium</i>	.	.	.	90	95
Число видов / Number of species	9	6	8	11	9
Год описания / Years of observations	1982		2004		2020
Протяженность на профиле, м / Length of mire site, m	20–23		25–45		25–26
Уровень воды, см / Water level, sm	+40		+40		+15
Виды / Species	Проективное покрытие, % / Coverage, %				
<i>Phragmites australis</i>	20		.		90
<i>Equisetum fluviatile</i>	.		5		.
<i>Glyceria fluitans</i>	.		3		.
<i>Nuphar lutea</i>	2		20		.
<i>Wernstorfia fluitans</i>	40		75		40
<i>Calla palustris</i>	.		.		10
<i>Comarum palustre</i>	.		.		5
<i>Scutellaria galericulata</i>	.		.		5
<i>Galium palustre</i>	.		.		3
<i>Thysetium palustre</i>	.		.		3
<i>Lysimachia vulgaris</i>	.		.		1
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	.		.		1
<i>Carex cinerea</i>	.		.		+
<i>Lycopus europaeus</i>	.		.		+
<i>Bidens tripartita</i>	.		.		+
Число видов / Number of species	3		4		12

Таблица 3. Сукцессионный ряд на сплавинах оз. Калищенское (профиль 3)

Table 3. Succession series on the floats of Lake Kalishchenskoe (profile 3)

Координаты (coordinates): 59°90'94.5" N; 29°11'81.5" E

Годы наблюдений / Years of observations	1982			2004	2014	2020
	Протяженность на профиле, м / Length of mire site, m	5	5–25	25–40	0–40	0–40
Уровень воды, см / Water level, sm	–8	0–5	0–5	–5	–8	–10
Виды / Species	Проективное покрытие, % / Coverage, %					
<i>Calamagrostis neglecta</i>	3	5	+	+		3
<i>Naumburgia thyrsoiflora</i>	15	3	2	.	.	1
<i>Thyselium palustre</i>	3	3	2	.	.	.
<i>Comarum palustre</i>		30	30	5		3
<i>Calla palustris</i>	3	5	1	8		.
<i>Carex rostrata</i>	10		+	12	25	25
<i>Oxycoccus palustris</i>	25			15	15	40
<i>Typha latifolia</i>	.	.	+	.	.	.
<i>Menyanthes trifoliata</i>	1
<i>Eriophorum angustifolium</i>	.	.	.	5	+	.
<i>E. vaginatum</i>	.	.	.	5	1	.
<i>Drosera rotundifolia</i>	+
<i>Betula pubescens</i>	1	+	1	2	+	8 (1.5–3.0 м)
<i>Pinus sylvestris</i>	.	.	.	+	+	2 (1–1.5 м)
<i>Sphagnum angustifolium</i>	95
<i>S. riparium</i>	.	90
<i>S. fallax</i>	.	.	95	95	95	95
<i>Polytrichum commune</i>	1	.
Число видов / Number of species	9	7	9	10	8	9
Протяженность на профиле, м / Length of mire site, m		40–50	50–60	40–60	40–60	50–60
Уровень воды, см / Water level, sm		0–5	0–2	–4	–5	–5
Виды / Species	Проективное покрытие, % / Coverage, %					
<i>Carex cinerea</i>		2	15	.	.	5
<i>Cicuta virosa</i>		2	1	.	.	.
<i>Thyselium palustre</i>		3	3	+	.	.
<i>Epilobium palustre</i>		.	+	.	.	.
<i>Calamagrostis neglecta</i>		15	10	5	2	.
<i>Typha latifolia</i>			5	5	+	.
<i>Calla palustris</i>		5	5	.	1	8
<i>Comarum palustre</i>		2	1	15	+	5
<i>Eriophorum angustifolium</i>		.	3	10		2
<i>Phragmites australis</i>		.	.	.	2	10
<i>Naumburgia thyrsoiflora</i>		.	.	+		5
<i>Carex rostrata</i>		15	.	15	25	20
<i>Oxycoccus palustris</i>		.	.	25	10	5
<i>Salix myrtilloides</i>		1
<i>S. cinerea</i>		.	.	+	+	+
<i>Betula pubescens</i>		3	.	+	1	2
<i>Sphagnum riparium</i>		.	.	95	.	95
<i>S. fallax</i>		90	80	.	95	.
Число видов / Number of species		10	10	11	10	11

Таблица 4. Сукцессионный ряд на сплавинах оз. Калищенское (профиль 4)
Table 4. Succession series on the floats of Lake Kalishchenskoe (profile 4)
 Координаты (coordinates): 59°54'27.0" N; 29°07'13.3" E

Годы наблюдений / Years of observations	1982		2004	2014	2020
Протяженность на профиле, м / Length of mire site, m	0–15		0–15	0–15	0–10
Уровень воды, см / Water level, sm	–5		–8	–8	–10
Виды / Species	Проективное покрытие, % / Coverage, %				
<i>Carex cinerea</i>	5		.	.	.
<i>Calla palustris</i>	2		.	.	.
<i>Охысoccus palustris</i>	10		3	+	1
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	1		10	3	15
<i>Eriophorum vaginatum</i>	1		15	5	15
<i>E. angustifolium</i>	.		+	+	3
<i>Carex rostrata</i>	.		.	+	.
<i>Drosera rotundifolia</i>	.		.	+	.
<i>Pinus sylvestris</i>	5		+	+	1 (1 м)
<i>Betula pubescens</i>	10		.	.	+
<i>Polytrichum commune</i>	.		15	2	30
<i>Sphagnum riparium</i>	95		.	95	.
<i>S. angustifolium</i>	.		90	.	90
Число видов/Number of species	8		7	9	8
Протяженность на профиле, м / Length of mire site, m	15–25	25–40	15–50	15–50	10–50
Уровень воды, см / Water level, sm	–6	–6	–10	–8	–12
Виды / Species	Проективное покрытие, % / Coverage, %				
<i>Phragmites australis</i>	25	25	50	50	50
<i>Охысoccus palustris</i>	2	5	5	10	40
<i>Carex cinerea</i>	.	1	2	.	+
<i>C. rostrata</i>	.	1	.	.	.
<i>Calla palustris</i>	+
<i>Eriophorum vaginatum</i>	.	.	10	.	25
<i>E. angustifolium</i>	.	.	3	.	.
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	1	.	.	1	.
<i>Pinus sylvestris</i>	3	+	+	.	+
<i>Betula pubescens</i>	8	3	.	.	+
<i>Populus tremula</i>	.	+	.	.	.
<i>Sphagnum riparium</i>	95	.	95	95	.
<i>S. fallax</i>	.	95	.	.	95
<i>Polytrichum commune</i>	.	.	+	.	.
Число видов/Number of species	6	8	8	4	8
Протяженность на профиле, м / Length of mire site, m	40–50	50–51	50–52	50–52	50–52
Уровень воды, см / Water level, sm	–5	–5–(+5)	–3	–3	–5
Виды / Species	Проективное покрытие, % / Coverage, %				
<i>Phragmites australis</i>	40	60	50	60	15
<i>Comarum palustre</i>	10	10	15	5	+
<i>Calla palustris</i>	5	5	+	10	5
<i>Naumburgia thyrsoiflora</i>	3	+	5	+	5
<i>Calamagrostis neglecta</i>	5	.	10	.	1

Таблица 4. Окончание

Годы наблюдений / Years of observations	1982		2004	2014	2020
<i>Thysetium palustre</i>	3	.	.	1	+
<i>Carex rostrata</i>	+	.	.	10	10
<i>C. cinerea</i>	.	15	.	.	3
<i>Cicuta virosa</i>	.	2	.	.	.
<i>Typha latifolia</i>	+	.	1	.	.
<i>Iris pseudacorus</i>	.	.	.	+	.
<i>Salix myrtilloides</i>	1
<i>Oxycoccus palustris</i>	.	.	.	+	1
<i>Betula pubescens</i>	2	.	.	.	1 (1 м)
<i>Sphagnum fallax</i>	95
<i>S. riparium</i>	.	25	90	90	95
Число видов/Number of species	11	7	7	9	11

покрывала клюква. Мощность торфяной залежи достигала метра. Верхние полметра состояли из неразложившегося сфагнового очеса, далее вниз следовал полуметровый слой полужидкого осокового торфа, под которым располагался полуметровый слой сапропеля. Растительность болота низинного типа представлял лишь узкий 25 см бордюр по краю акватории: *Calamagrostis neglecta* + *Carex rostrata* – *C. limosa* – *Calla palustris*. В 2004 г. зайти на болото было невозможно, торф стал полужидким и вес человека не выдерживал. Повторное описание удалось сделать лишь на прибрежном участке (табл. 5). На нем состав растительного сообщества изменился мало. Однако с 2014 г. стали заметны структурные изменения в растительности, которая стала комплексной. Посреди ровной поверхности образовались небольшие замкнутые западины, где при сохранении доминанта мохового яруса – *Sphagnum fallax* – изменился доминант травяного яруса, им стал *Carex limosa*. На удалении от берега такого же размера понижения были залиты водой, начался процесс образования озерков.

В западной части болота (рис. 3: 2) в 1983 г. растительность была такой же, как на вышеописанном участке. В 2004 г. в прибрежной части сменился доминант мохового яруса (*Sphagnum riparium*) и увеличилась доля *Carex limosa* в травяном ярусе. До середины болота было не дойти, а в последующие годы не зайти стало и в прибрежную часть.

С юга от озера (рис. 3: 3), где большую часть болота покрывали те же осоково-сфагновые сообщества, в 2004 г. образовалась плавающая на воде сплавина (качалась под ногой человека). Произошло всплытие мощного слоя торфяной залежи. При этом дренаж поверхностного слоя стал лучше, уровень воды находился на 30 см ниже поверхности, что проявилось в росте березы и

сосны (табл. 6, Б). В остальном же состав растительности в этой части болота оставался стабильным. В 2014 г. создалось впечатление, что образуется микрорельеф, наметились покрытые *Polytrichum commune* кочки. Однако наблюдения 2020 г. это не подтвердили. Бурение на этом участке выявило наличие водной прослойки в торфяной залежи. Под 70 см слоем слабо разложившегося сфагнового торфа находится почти метровая водная прослойка, ниже на глубине 1.6–2.8 м лежит слой сапропеля, подстилаемый глиной. На участке, граничащем с акваторией озера, к 2004 г. осоково-вейниково-сфагновое сообщество сменилось осоково-сфагновым (табл. 6, В), при этом исчез ряд видов болот низинного типа. В 2014 г. отмечен “посеянный” птицами *Aronia mitschurinii*, с тех пор там растущий. Верхний 0.7 м слой залежи состоит из полужидкого слабо разложившегося сфагнового торфа, под которым на глубине 0.7–1.5 м лежит слой жидкого неразложившегося травяного торфа, далее следует полуметровый слой сильно разложившегося низинного торфа, смешанного с сапропелем. Подстилает залежь 0.6 м слой сапропеля. На глубине 2.6 м – глина. На соседнем участке вместо *Carex rostrata* в травяном ярусе доминирует *Phragmites australis*, при этом покрытие *Oxycoccus palustris* под ним достигает 50–60%. На участке, прилегающем к минеральному берегу, осоково-вейниково-сабельниково-сфагновое сообщество сменилось осоково-вахтово-сфагновым. С тех пор это сообщество остается стабильным по видовому составу, претерпевая лишь слабо выраженные флуктуации (табл. 6, А). Верхние полметра залежи состоят из неразложившегося сфагнового торфа, затем вниз следует полуметровый слой неразложившегося полужидкого травяного торфа. Далее следует полуметровый водный слой с травяными остатками, подстилаемый придонным полуметровым слоем разложившегося

Таблица 5. Сукцессионный ряд на сплаvine оз. Черное. На участке у северо-западного края озера
Table 5. Succession series on the float of Lake Chernoe. On the site near the northwest edge of the lake
 Координаты (coordinates): 59.958804° N; 29.254246° E

Годы наблюдений / Years of observations	1983	2004	2014	2020	2014	2020
Протяженность на профиле, м / Length of mire site, m	0–20	0–20	0–20	0–20	Западины (concavity)	
Уровень воды, см / Water level, sm	–6	–5	–3	–3	–2–(+3)	–2(+2)
Виды / Species	Проективное покрытие, % / Coverage, %					
<i>Carex rostrata</i>	20	12	30	25	3	5
<i>C. limosa</i>	.	2	5	.	15	15
<i>Eriophorum angustifolium</i>	2	.	1	.	.	2
<i>Oxycoccus palustris</i>	+	+	.	3	.	.
<i>Calla palustris</i>	3
<i>Phragmites australis</i>	.	.	+	.	.	.
<i>Eriophorum vaginatum</i>	.	.	.	5	.	.
<i>Drosera rotundifolia</i>	.	.	.	+	.	.
<i>Pinus sylvestris</i>	.	.	.	+	.	.
<i>Sphagnum fallax</i>	95	95	90	95	90	90
Число видов / Number of species	5	4	5	6	3	4

низинного торфа. Сообщество перестало занимать пограничный с минеральным берегом участок. В 2004 г. по южному краю болота (рис. 3: 4) из-за подтопления погиб древостой, и на бывшем участке леса шириной 50 м образовалась белокрыльниковая топь (табл. 7). Дальнейшие изменения растительности свелись к формированию древесного яруса. Через 10 лет подрост березы достигал высоты 3 м, черной ольхи – 2.5 м. В 2020 г. древесный ярус с сомкнутостью крон 0.2 и высотой 7–10 м образовался по всему участку, растительность при этом разделилась на два сообщества, занимающие разноудаленные от берега части. При этом доминантом древесного яруса стала не преобладавшая в подросте в 2004 г. *Betula pubescens*, а *Alnus glutinosa*. Обращенную к болоту часть занимало сообщество со сплошным сфагновым покровом из *Sphagnum fallax*, черноольховым сообществам несвойственного. В травяном ярусе стали заметны также чуждые черноольшаникам *Carex lasiocarpa* и *Menyanthes trifoliata*. Сфагновые черноольшаники вообще встречаются редко. В европейских синтаксономических сводках такой ассоциации нет, на северо-западе России за 35 лет сделано не более 15 их описаний, поэтому представляется интересным проследить дальнейший ход сукцессий на этом участке. Прилегающая к минеральному берегу полоса занята

черноольшаником без мохового яруса, поверхность торфа в нем залита водой. Под ней располагается 75 см слой полужидкого слабо разложившегося травяного торфа. Белокрыльник образует сомкнутый ярус.

В восточной части прилегающий к акватории озера участок подобен таковому к югу от озера. Обращают на себя внимание лишь круглые куртины диаметром до 3 м с доминированием *Chamaedaphne calyculata*. По остальному видовому составу и покрытию видов они не отличаются от окружающей части, находясь на одном с ней уровне. Остальная площадь болота покрыта осоково-сфагновыми сообществами. Озерко, бывшее в 1983 г., исчезло, но топкие участки с сообществом *Carex limosa*–*Menyanthes trifoliata*–*Sphagnum fallax* (рис. 3: 5) вкраплены в общий фон болота.

Северная часть болота (рис. 3: 6) в 1983 г. не отличалась от остальных его частей, ее занимали те же сообщества *Carex rostrata*–*Sphagnum fallax*. В 2004 г. ситуация изменилась, верхние слои торфяной залежи всплыли, прогибались под ногой человека. Пройти этот участок удалось с большим трудом, а в последующие годы это стало возможным только зимой. В 2004 г. растительность стала комплексной, сфагновый ковер был разорван, посреди него образовались залитые водой пони-

Таблица 6. Сукцессионный ряд на сплавах оз. Черное. На участке у южного края озера
Table 6. Succession series on the float of Chernoye Lake. On the south from lake

Годы наблюдений / Years of observations	1983	2004	2014	2020
А. Прибрежный участок сплавины шириной 25 м / Mire site on the edge of the float facing the shore 25 m wide				
Уровень воды, см / Water level, sm	–15	–15	–10	–10
Координаты (coordinates): 59.956941° N; 29.257754° E				
Виды / Species	Проективное покрытие, % / Coverage, %			
<i>Carex rostrata</i>	25	30	25	25
<i>Calamagrostis neglecta</i>	15	.	.	.
<i>Comarum palustre</i>	15	.	.	.
<i>Calla palustris</i>	3	.	.	.
<i>Охыцoccus palustris</i>	3	15	15	20
<i>Menyanthes trifoliata</i>	8	10	30	20
<i>Carex limosa</i>	.	2	2	15
<i>Eriophorum angustifolium</i>	.	3	+	.
<i>Equisetum fluviatile</i>	.	.	.	+
<i>Agrostis canina</i>	.	.	.	+
<i>Pinus sylvestris</i>	.	.	+	+
<i>Betula pubescens</i>	.	.	+	+
<i>Sphagnum riparium</i>	95	.	.	.
<i>S. angustifolium</i>	.	95	.	.
<i>S. fallax</i>	.	.	95	95
Число видов/Number of species	7	6	8	9
Б. Участок шириной 70 м посередине сплавины / 70 m wide mire site in the middle of the float				
Уровень воды, см / Water level, sm	–15	–35	–35	–35
Координаты (coordinates): 59.958063° N; 29.258778° E				
Виды / Species	Проективное покрытие, % / Coverage, %			
<i>Carex rostrata</i>	25	15	15	20
<i>Охыцoccus palustris</i>	15	15	10	15
<i>Drosera rotundifolia</i>	.	1	+	+
<i>Carex limosa</i>	.	1	1	+
<i>Eriophorum angustifolium</i>	.	1	2	.
<i>E. vaginatum</i>	.	.	1	2
<i>Menyanthes trifoliata</i>	.	+	.	.
<i>Pinus sylvestris</i>	.	2 (0.5 м)	8 (0.5–2 м)	15 (1–3 м)
<i>Betula pubescens</i>	1	8 (1 м)	5 (2 м)	5 (1–3 м)
<i>Sphagnum fallax</i>	95	95	95	90
<i>Polytrichum strictum</i>	.	.	3	5
<i>P. commune</i>	.	.	.	3
Число видов/Number of species	4	9	9	10
В. Участок по краю сплавины шириной 20 м / Mire site along the edge of the float 20 m wide				
Уровень воды, см / Water level, sm	–15	–30	–30	–30
Координаты (coordinates): 59.958071° N; 29.258817° E				
Виды / Species	Проективное покрытие, % / Coverage, %			
<i>Carex rostrata</i>	25	30	40	40
<i>Охыцoccus palustris</i>	30	25	30	40
<i>Calamagrostis neglecta</i>	10	+	1	3

Таблица 6. Окончание

Годы наблюдений / Years of observations	1983	2004	2014	2020
<i>Phragmites australis</i>	5	.	.	.
<i>Typha latifolia</i>	1	.	.	.
<i>Calla palustris</i>	3	.	5	.
<i>Comarum palustre</i>	1	.	1	.
<i>Menyanthes trifoliata</i>	.	5	3	25
<i>Carex limosa</i>	.	1	+	.
<i>Thysetium palustre</i>	.	+	.	3
<i>Drosera rotundifolia</i>	.	1	.	+
<i>Eriophorum angustifolium</i>	.	1	.	.
<i>Thelypteris palustris</i>	.	.	+	.
<i>Naumburgia thyrsoiflora</i>	.	.	+	.
<i>Chamaedaphne calyculata</i>	.	3	3	.
<i>Aronia mitschurinii</i>	.	.	1	1
<i>Sorbus aucuparia</i>	.	.	.	+
<i>Salix aurita</i>	.	1	.	.
<i>Betula pubescens</i>	.	+	+	5 (1 м)
<i>Pinus sylvestris</i>	.	+	.	3 (0.5–2 м)
<i>Sphagnum riparium</i>	95	.	.	.
<i>S. fallax</i>	.	95	95	90
<i>Polytrichum commune</i>	.	.	1	2
Число видов/Number of species	8	13	14	12

жения. *Carex rostrata* сохранила доминирующую позицию, в состав сообществ на обеих формах микрорельефа добавились *Carex limosa* и *Menyanthes trifoliata*. В понижениях стала обильной *Utricularia intermedia*, исчез сомкнутый сфагновый ярус, в небольшом количестве встречался *Sphagnum squarrosum*. Именно за счет этой части болота в дальнейшем происходило увеличение акватории озера.

Причиной подъема воды в озере послужила деятельность бобров, освоивших и где-то перекрывших вытекающую из озера р. Черную, о чем свидетельствует подтопленный лес по ее берегам с почти полностью погибшим древостоем. Плотин и хаток вблизи озера обнаружить не удалось, но следы на снегу в марте и погрызенные деревья свидетельствуют о том, что зверьки освоили реку и ряд осушительных каналов. В дальнейшем возможны изменения и на близлежащем осушенном верховом болоте.

Заболачивание озера началось давно, понижение уровня воды после лесосушительной мелиорации стимулировало его ускорение, расширение площади сплавин. Проявление зоогенного фактора внесло коррективы в болотообразовательный процесс. Болото стало расширяться не за счет озера, а за счет окружающего леса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Процесс заболачивания малых озер, как показано и на примере озер во Всеволожском районе (Smagin, Boychuk, 1922), протекает с неодинаковой скоростью. Наиболее интенсивно зарастание “от дна” происходит сразу после обмеления, после чего сукцессии и процесс отложения торфа замедляются.

Такого типа процессы заболачивания малых озер характерны для всей таежной зоны, для тех ее областей, где функционировали торфодобывающие предприятия. Подтверждение этого можно получить просмотром космических снимков территорий Ленинградской и Псковской областей.

По мере нарастания сплавины вверх ее поверхность все более приподнимается над уровнем воды, верхние слои дренируются, что способствует разрастанию болотных кустарничков и деревьев, образующих древесный ярус на отдельных участках.

На обоих рассмотренных озерах поселились бобры. На одном из них жизнедеятельность бобров не сказалась на состоянии ни озера, ни образующегося болота. На втором же вызвала реверс в процессе заболачивания. Произошедший из-за деятельности бобров подъем уровня воды на одних участках болота вызвал насыщение водой

Таблица 7. Участок к югу от озера Черное. На месте погибшего леса
Table 7. Site south of the lake Chernoye. On the place of a dead forest
 Координаты (coordinates): 59.956776° N; 29.257639° E

Годы наблюдений / Years of observations	2004	2014	2020	2020
Протяженность на профиле, м / Length of mire site, m	50	50	30–50	0–30
Уровень воды, см / Water level, sm	+8–(–2)	–3	–5	+15
Виды / Species	Проективное покрытие, % / Coverage, %			
<i>Carex rostrata</i>	10	20	3	3
<i>C. cinerea</i>	3	.	.	3
<i>Calamagrostis canescens</i>	5	10	.	.
<i>Oxycoccus palustris</i>	3	5	3	.
<i>Calla palustris</i>	40	25	60	75
<i>Comarum palustre</i>	.	3	1	+
<i>Eriophorum angustifolium</i>	.	1	.	.
<i>Equisetum fluviatile</i>	.	.	1	1
<i>Naumburgia thyrsoiflora</i>	.	.	+	1
<i>Carex lasiocarpa</i>	.	.	10	.
<i>Menyanthes trifoliata</i>	.	.	10	.
<i>Calamagrostis neglecta</i>	.	.	1	.
<i>Thyselium palustre</i>	.	.	1	.
<i>Vaccinium vitis idaea</i>	.	.	.	+
<i>Betula pubescens</i>	.	10 (1.5–3 м)	5 (4–7 м)	2 (10 м)
<i>Alnus glutinosa</i>	.	1 (2–2.5 м)	15 (6–10 м)	20 (7–10 м)
подпочв				20
<i>Picea abies</i>	.	.	.	+
<i>Frangula alnus</i>	.	.	.	1
<i>Salix aurita</i>	+	8	.	.
<i>S. cinerea</i>	.	.	5	.
<i>S. phylicifolia</i>	.	.	3	.
<i>Sphagnum riparium</i>	90	2	.	10
<i>S. fallax</i>	.	85	95	15
<i>S. squarrosum</i>	.	.	.	10
<i>Polytrichum commune</i>	.	10	.	5
Число видов / Number of species	7	12	15	15

торфяной залежи и ее постепенный размыв, на других — всплытие слоев залежи. Последствия всплытия зависят от мощности всплывших слоев. Тонкие слои фрагментируются и затем размываются. Подъем воды в озере ведет к заболачиванию прилегающего леса, причем на его месте образуются сообщества лесного болота.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках госзаданий Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (тема № 121032500047-1) и Института биологии КарНЦ РАН (тема № 122031700449-3). Авторы выражают благодарность В.К. Антипину за выполнение рисунков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Czerepanov] Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. 990 с.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al. 2006. Checklist of mosses of East Europe and North Asia. — *Arctoa*. 15: 1–130.
- Hassel K., Kyrkjeeide M.O., Yousefi N., Prestø T., Stenøien H.K., Shaw J.A., Flatberg K.I. 2018. *Sphagnum divinum* (sp. nov.) and *S. medium* Limpr. and their relationship to *S. magellanicum* Brid. — *Journal of Bryology*. 40 (3): 197–222.
- [Nitsenko] Ниценко А.А. 1967. Краткий курс болото-ведения. М. 148 с.

- [Smagin] Смагин В.А. 1984. Смены растительности при зарастании мелких озер под влиянием антропогенных факторов. — Бот. журн. 69 (6): 827–833.
- [Smagin] Смагин В.А. 1985. Смены растительности при зарастании мелких водоемов под влиянием антропогенного фактора: Автореф. дис. ... канд биол наук. Л. 18 с.
- [Smagin] Смагин В.А. 2003. О сукцессиях при образовании и развитии болот на месте малых озер (Ленинградская область). — Бот. журн. 88 (1): 76–87.
- [Smagin, Boychuk] Смагин В.А., Бойчук М.А. 2022. Сукцессии при современном заболачивании озер Ленинградской области. — Бот. журн. 107 (3): 269–286. <https://doi.org/10.31857/S000681362203005X>

MONITORING OF VEGETATION IN PALUDIFYING SMALL LAKES IN THE LOMONOSOVSKY DISTRICT OF THE LENINGRAD REGION

V. A. Smagin^{a,#} and M. A. Boychuk^{b,##}

^aKomarov Botanical Institute RAS
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

^bInstitute of Biology of Karelian Research Centre of RAS
Pushkinskaya Str., 11, Petrozavodsk, Republic of Karelia, 185910, Russia

#e-mail: smagin.mire@gmail.com

##e-mail: boychuk@krc.karelia.ru

The results of the vegetation monitoring in two paludifying lakes in the Lomonosovsky District of the Leningrad Region are reported. The paludification is triggered by a decline in the water level provoked by forest drainage melioration in the late 20th century. The vegetation of the lakes was first studied by V.A. Smagin in 1982–83, and was re-examined in 2004, 2014 and 2020. The composition of the bryoflora in the descriptions of 2014 and 2020 was determined by M.A. Boychuk. During the period of research, the successions were noted in lakeside mires, which led to the formation of the vegetation typical of lakeside mires. The vegetation lost its original mosaic and became more or less uniform throughout the profile, hardly distinguishable from “natural” lakeside mires. Meanwhile, in a number of places, the formation of a tree layer was noted. Beavers settled along the shores of the studied lakes, with various consequences. At one lake, the settlement of beavers turned out short-term and had no consequences, at the second one it was longer and affected the direction of successions and changes in the surrounding landscape.

Keywords: modern paludification of lakes, successions, monitoring over 35 years

ACKNOWLEDGEMENTS

The article was written within the framework of the state assignment of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Science, theme no. 121032500047-1, and the Institute of Biology, Karelian Research Centre of the Russian Academy of Science, theme no. 122031700449-3. The authors are grateful to V.K. Antipin for making the illustrations.

REFERENCES

- Czerepanov S.K. 1995. Vascular Plants of Russia and Neighboring States. St. Petersburg. 990 p. (In Russ.).
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al. 2006. Checklist of mosses of East Europe and North Asia. — *Arctoa*. 15: 1–130.
- Hassel K., Kyrkjeeide M.O., Yousefi N., Prestø T., Stenøien H.K., Shaw J.A., Flatberg A.A. 2018. *Sphagnum divinum* (sp. nov.) and *S. medium* Limpr. and their relationship to *S. magellanicum* Brid. — *Journal of Bryology*. 40 (3): 197–222.
- Nitsenko A.A. 1967. Kratkiy kurs bolotovedeniya [Mire Science Short Course]. Moscow. 148 p. (In Russ.).
- Smagin V.A. 1984. Successions during overgrowth of small lakes under the influence of anthropogenic factors. — *Bot. Zhurn.* 69 (6): 827–833 (In Russ.).
- Smagin V.A. 1985. Smeny rastitel'nosti pri zarastanii melki-kh vodoemov pod vliyaniem antropogennogo faktora [Successions during overgrowth of shallow water bodies under the influence of anthropogenic factors]. Avtoref. dis. ...kand biol nauk. Leningrad. 18 p. (In Russ.).
- Smagin V.A. 2003. About successions during the formation and development of swamps in the place of small lakes (Leningrad region). — *Bot. Zhurn.* 88 (1): 76–87 (In Russ.).
- Smagin V.A., Boychuk M.A. 2022. Successions during modern swamping of lakes in the Leningrad region. — *Bot. Zhurn.* 107 (3): 269–286 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S000681362203005X>

ОСОБЕННОСТИ ПОБЕГОВ ОСЕЙ РАЗНЫХ ПОРЯДКОВ В СТРУКТУРЕ КРОНЫ ВИРГИНИЛЬНЫХ ОСОБЕЙ *ULMUS GLABRA* (ULMACEAE)

© 2023 г. И. С. Антонова^{1,*}, М. С. Телевинова¹, В. А. Барт^{1,2}

¹Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199004, Россия

²ФГБУ “НМИЦ им. В. А. Алмазова” Минздрава России
ул. Аккуратова, 2, Санкт-Петербург, 197341, Россия

*e-mail: ulmaceae@mail.ru

Поступила в редакцию 11.07.2022 г.

После доработки 10.01.2023 г.

Принята к публикации 17.01.2023 г.

Охарактеризована крона модельных особей, произрастающих в естественных местообитаниях. Предпринята попытка выявить наиболее консервативные и устойчивые признаки осей кроны разных порядков. Показана зависимость состава побегов осей второго порядка от положения на материнском приросте оси первого порядка. Выявлена связь длительности жизни осей и времени их израстания (старения). Скелетные оси второго порядка сходны по характеру изменения количества побегов из года в год, но различны по длине составляющих их побегов. Оси третьего, четвертого и пятого порядков определяют индивидуальные различия деревьев, подстраивая их под конкретные местообитания. Выявлено, что смена преобладания четвертого над третьим порядком в кроне отражает регуляцию развития кроны в конкретных условиях и скорость прохождения онтогенеза. Акротония в виде более сильного развития боковых побегов во втором и третьем положениях сверху на материнском побеге свойственна всем порядкам ветвления. С увеличением порядка ветвления проявление акротонии сглаживается. В связи с этим побеги высоких порядков все больше становятся похожи друг на друга, что связано, в частности, с проявлением эффекта израстания.

Ключевые слова: развитие побеговых комплексов ветвей, порядок ветвления, ось, побег, пространственно-временное развитие кроны, положение побегов на материнском приросте, варибельность побегов кроны

DOI: 10.31857/S0006813623020023, EDN: EXAIVC

Дерево – сложно организованная система, минимальной законченной и обладающей определенной целостностью единицей строения которой является побег. За уровнем побегов нередко рассматривается представление об осях, в которые складываются эти побеги, имея в виду, что оси могут состоять как из моноподиально, так и из симподиально нарастающих побегов (Serebryakov, 1952; Serebryakova, 1972; Suzuki, 2002; Barthelemy, Caraglio 2007). Известно, что число порядков ветвления осей у листопадных деревьев умеренных широт не велико, достигая к зрелому генеративному онтогенетическому состоянию количества 8–9 (Serebryakov, 1962; Chistyakova et al., 1989). Исследование количества и изменения роли в построении кроны побегов разных порядков так же заслуживает изучения. Оси разных порядков входят в состав ветвей, которые, в свою очередь, формируют крону. Не тривиален вопрос, является ли разнообразие побегов в осях

свойством самих побегов или определяется свойствами осей, которым они принадлежат.

Учитывая то, что деревья являются долгоживущими организмами со сложной структурой, понимание правил развития кроны от проростка до взрослого дерева представляет собой актуальную проблему (Serebryakov, 1952; 1962). Виргинильное онтогенетическое состояние важно при исследовании деревьев, так как именно этот этап является ключевым в становлении структуры кроны взрослой особи (Chistyakova et al., 1989). Структура кроны виргинильной особи отражает ее успешность и последующие способности к развитию, что важно для прогнозирования семенной и фотосинтетической продуктивности и может быть использовано в практических целях. Форма, как воплощение габитуса растения, объединяет множество внутренних компромиссов между генетическими возможностями, функциональными процессами и условиями, предоставляемыми средой. Интегративные исследования, учитыва-

ющие совместное использование морфо-анатомических маркеров, дают информацию для различных областей науки и практической деятельности, включая биологию растений и экологию (Heuret et al., 2016).

Современные исследования показывают, что онтогенез и топология оказались более важными факторами развития архитектуры взрослого дерева, чем изменчивость климатических условий, как на уровне крупных ветвей, так и более мелких веток (Buissart et al., 2018). Аналогичные исследования актуальны и для других, особенно для ранних онтогенетических стадий.

У голосеменных и лиственных деревьев рост осей в разных частях кроны происходит с разной скоростью (Serebryakov, 1952; 1962; Barthelemy et al., 1991). Это коррелирует с разнообразием осей разных порядков (Takenaka, 1994; Mikhalevskaya, 2002; Suzuki, Suzuki, 2009). На современном этапе активно развивается изучение формирования единиц роста и побеговых комплексов разных растений (Barthelemy, Caraglio, 2007; Gatsuk, 2008; Getmanets, 2008; Hover et al., 2017).

Сходство крон особей одного вида предполагает существование единой программы развития, при реализации которой и формируется это сходство. Цель исследования – обозначить проявление закономерностей строения кроны дерева *U. glabra* виргинильного онтогенетического состояния на разных уровнях организации: 1) уровне побегов, 2) побеговых комплексов, 3) ветвей от ствола, 4) кроны в целом.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в конце июля 2018 года в Белгородской области, в центральной части ареала, в естественных местообитаниях нагорной трехсотлетней дубравы заповедника “Белогорье”, в 8 квартале участка “Лес на Ворскле”. Спутниками *Quercus robur* L. наряду с *U. glabra* в данном сообществе являются *Fraxinus excelsior* L., *Tilia cordata* Mill., *Acer platanoides* L. (Neshataev, 1986). Исследуемые деревья произрастали на плакоре, примерно в двухстах метрах от верхней части заросшего лесом глубокого оврага, в условиях окон. В старовозрастных насаждениях, на вывалах деревьев 1-го и 2-го яруса, согласно исследованиям Н.А. Леоновой (Leonova, 1999), образуются оптимальные условия для подроста *U. glabra*. Наиболее активно подрост этого вида формируется в северной, центральной, и частично восточной частях окон. Высота групп подроста, среди которых произрастали выбранные особи, составляла в данных условиях 1.5–2.5 м. Почвы данного участка серые лесные (Kasatkina et al., 2012). Напочвенный покров в месте сбора представлен *Carex pilosa* Scop. с участками *Aegopodium podagraria* L. Также

присутствуют *Pulmonaria obscura* Dumort., небольшими пятнами представлены *Viola odorata* L., *V. mirabilis* L. Под пятнами подроста вяза в летнее время образуется мертвопокровник из листьев дуба с остатками опада клена и ясеня. Предельная высота древостоя окружающего окна леса составляет на месте произрастания исследуемых особей до 32 м. Древостой представлен тремя ярусами. Первый ярус выражен *Q. robur*, второй – *T. cordata*, *A. platanoides* и *F. excelsior*, третий состоит из подроста вяза и изредка клена. Согласно классификации Ю.Н. Нешатаева (Neshataev, 1986), данное сообщество можно отнести к ассоциации липо-дубняк снытево-осоковый.

Календарный возраст деревьев устанавливался по количеству приростов оси первого порядка и уточнялся подсчетом годичных колец в комлевой части ствола. Онтогенетическое состояние особей определено с учетом классификации “Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники” (Chistyakova et al., 1989). Согласно этой классификации, виргинильной считается особь *U. glabra* с хорошо сформированной кроной, достаточно большим диаметром ствола в сравнении с диаметрами ветвей, очищенной от боковых ветвей и покрытой коркой базальной частью ствола, листьями взрослого типа и корневой системой придаточного типа.

Исследованы растения семенного происхождения, раннего виргинильного онтогенетического состояния (v_1), нормальной жизненности. Все деревья произрастали в оптимальных условиях мелких окон дубравы, все переросли ярус подроста. Проведены геоботанические описания, составлены схемы размещения крон в сообществах, осуществлена фотофиксация и сделаны зарисовки естественно произрастающих растений. Всего проанализировано 83 особи. Отдельно отобранные особи измерены в лабораторных условиях, для каждой составлена подробная схема расположения побегов. Характеристики модельных особей представлены в таблице 1. Деревья 1 и 3 обладают достаточно широкими кронами, большим количеством ветвей от ствола. Деревья 4 и 5, которые имеют наибольший абсолютный возраст, характеризуются сильно оголенной нижней частью ствола. Самой узкой кроной обладает дерево 2, при этом оно имеет наибольшее количество ветвей, большинство из которых образовались в последние 2 года.

В ходе работы исследованы все 5514 побегов пяти деревьев. Рассмотрены признаки: порядок ветвления оси, которой принадлежит каждый побег; длина побега; количество листьев на побеге; положение побега на материнском побеге предыдущего года; количество боковых побегов на каждом побеге; длительность жизни побега. Для

Таблица 1. Характеристика исследованных особей *Ulmus glabra* Huds
Table 1. Characterization of the studied trees of *Ulmus glabra* Huds

Характеристика / Characteristic	Дерево / Tree				
	1	2	3	4	5
Возраст (лет) / Age (years)	10	13	16	18	18
Высота (м) * Ширина кроны (м) / Height (m) * Crown width (m)	4.3*3.4	4.5*1.6	5.5*3.3	4.8*2.1	4.7*2.3
Высота прикрепления нижней ветви (м) / Height of the lowest branch attachment (m)	0.7	1.0	1.0	1.5	1.6
Диаметр ствола на высоте 1.5 м (мм) / Trunk diameter at a height of 1.5 m (mm)	27	27	28	25	25
Общее количество побегов / Total number of shoots	971	990	1661	799	1093
Количество ветвей от ствола / Number of branches from the trunk	30	46	30	42	41

крупных побегов определены углы отхождения от материнских и диаметры.

Несмотря на то, что верхушка побега у симподиально нарастающих растений, к которым относится вяз шершавый, закономерно отмирает, ось ветви складывается из побегов, продолжающих раннее выбранное ею направление. В связи с этим в морфологии принято рассматривать такую ось, как ось одного порядка (Serebryakov, 1952; Suzuki, 2003). Для вяза характерен акротонный вариант бокового ветвления, как основной принцип построения кроны (Grudzinskaya, 1974). Появление боковых побегов из почек, расположенных ниже первого (сверху) бокового побега, продолжающего ось, дает начало осям следующего порядка ветвления. Здесь и далее под побегами определенных порядков подразумеваются побеги, входящие в состав осей соответствующих порядков.

Границы побегов разных лет у *U. glabra* определялись по следующим признакам. Для подавляющего большинства побегов самые крупные листовые рубцы остаются от верхних фотосинтезирующих листьев побега на той его части, которая сохраняется в составе осей. Именно она примыкает к зоне почечных чешуй следующего побега. У остальных побегов рубцы, примыкающие к следам от почечных чешуй, могут быть мелкими. Кроме того, два верхних боковых побега на вершине годичного прироста самые крупные. Таким образом, у *U. glabra* за 10–12 лет можно посчитать на имеющихся осях все листовые рубцы и выделить годичные приросты. В виргинильном онтогенетическом состоянии у осей, которые старше указанного возраста, границы приростов также можно отделить не только по приведенным выше признакам, но и по наличию следов опадения боковых побегов, так как следы опадения боковых побегов сохраняются дольше, чем листовые рубцы.

Основные метрические и количественные признаки были логарифмированы, после чего большинство из них оказались пригодными для однофакторного дисперсионного анализа (one-way ANOVA). Проверка на нормальность распределений и на однородность их дисперсий была проведена с помощью тестов Колмогорова–Смирнова и Левена соответственно. Для оценки независимости увеличения осей разных порядков от года применен критерий χ^2 . Статистическая обработка проведена на основе пакета STATISTICA 10 (StatSoft, Inc.).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

У исследованных растений в кроне хорошо прослеживается лидерная ось. Высота и другие характеристики крон деревьев приведены в таблице 1.

На проекции сверху крупные ветви распределены по сторонам света равномерно, образуя округлые очертания. В профиль деревья имеют форму, близкую к цилиндрической с заостренной верхушкой. Кроны особей можно назвать густыми, побеги двух последних лет составляют 75–80% от общего количества побегов особей.

Распределение длин побегов сильно смещено в сторону коротких побегов длиной от 2 до 20 мм. Минимальная длина побегов на всех деревьях равна 2 мм. Среднее значение – колеблется от 58 до 68 мм в зависимости от особи. Например, у дерева 3 побегов длиной менее 20 мм – 46% от всех побегов дерева. Побегов же длиной более 200 мм – 8% от общего количества. Медиана и среднее выборок не совпадают. Данные не подчиняются ни нормальному (критерий Шапиро–Уилка, $p < 0.05$), ни логнормальному (критерий $\chi^2 < 0.05$) распределению, имея выраженную положительную асимметрию.

По количеству листьев побеги характеризуются следующими параметрами: минимальное ко-

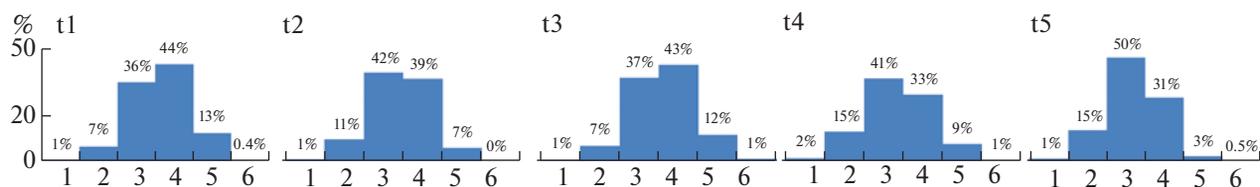


Рис. 1. Процентное соотношение количества побегов шести порядков ветвления пяти деревьев, t1–t5 – деревья 1–5 соответственно. (по оси абсцисс “Порядок ветвления”; по оси ординат “Процентное соотношение количества побегов в кроне”).

Fig. 1. The percentage of the number of shoots of six branching orders in five trees, t1–t5 – trees from 1 to 5, respectively. X-axis – branching order; Y-axis – percentage of the number of shoots in the crown.

личество листьев на побеге – 2, максимальное – 24. У всех деревьев распределение сильно сдвинуто в сторону малолистных побегов. Например, у третьего дерева побегов с количеством листьев меньше шести – 85%. Данные так же не описываются ни нормальным, ни логнормальным распределением.

Для построения графика на рисунке 1 использовались длины всех побегов осей всех порядков ветвления, имеющих в кронах. Сопоставлены характеристики побегов в составе осей разных порядков (рис. 1). Деревья расположены на графике от меньшего абсолютного возраста к большему.

У деревьев присутствуют оси 6-ти порядков ветвления. Наибольшее количество побегов каждого из деревьев принадлежит осям третьего и четвертого порядков. От второго к третьему порядку происходит резкое увеличение количества побегов, а от третьего к четвертому ветвление стабилизируется и возрастает слабо, от четвертого к пятому видно резкое снижение процесса ветвления. Появление шестого порядка – это, по-видимому, маркер определенной возрастной позиции; у всех исследуемых деревьев, кроме второго, он пройден. Процентное соотношение количества побегов пяти первых порядков первого и третьего дерева очень сходно. Преобладание в кроне побегов четвертого порядка, вероятно, отражает онтогенетическое состояние деревьев в данных экологических условиях. У первого и третьего дерева, кроме развития скелетной части кроны, энергично происходит заполнение ее мелкими побегами. Четвертое, пятое и второе деревья находятся на стадии развития скелетной части. Это говорит об их онтогенетическом запаздывании относительно первого и третьего деревьев.

Для того чтобы выявить присутствие различий длин побегов в составе осей разных порядков у разных деревьев, применен метод однофакторного дисперсионного анализа. Этот метод требует равенства дисперсий исследуемых выборок, в связи с этим проведена проверка гипотезы о равенстве дисперсий в пределах выборок длин побегов шести порядков для исследуемых деревьев.

Оказалось, что, согласно значению критерия Левена, использование однофакторного дисперсионного анализа применимо только к первому и второму порядкам, которые названы “скелетными” порядками. Среди побегов третьего, четвертого и пятого порядков существует разница дисперсий в выборках ($p < 0.05$). Согласно критерию Фишера, длины побегов у пяти деревьев значительно различаются в общей совокупности побегов первого порядка ($F_{2, 60} = 2.71, p < 0.05$) и в общей совокупности побегов второго порядка ($F_{2, 583} = 8.22, p < 0.05$). Все это говорит о выраженной индивидуальности каждого дерева по совокупности длин побегов третьего–пятого порядков. Оси шестого порядка в данном онтогенетическом состоянии встречаются в малом количестве, поэтому среди пяти деревьев выборки таких побегов для дисперсионного анализа оказалось недостаточно.

На диаграмме “ящики с усами” отражено распределение длин побегов разных порядков (рис. 2).

С увеличением порядка ветвления уменьшается длина и, соответственно, количество листьев на побегах. У деревьев под номерами два, четыре и пять ось развивалась медленно, вариаций длин побегов меньше, чем у деревьев один и три, длины побегов первого порядка составляют до 400 (570) мм без выбросов. И лишь в последние годы жизни у этих деревьев появились очень длинные побеги до 900 (1200) мм. У первого дерева развитие ствола шло гораздо более интенсивно, чем у остальных, о чем свидетельствует весь комплекс более длинных побегов первого порядка. Заметим при этом, что это самое молодое дерево, то есть переход в виргинильное состояние у него произошел раньше всех по абсолютному возрасту. Размерные характеристики побегов первого порядка у всех деревьев оригинальны. Ближе между собой 4 и 5 деревья. Оба они имеют абсолютный возраст 18 лет. Однако это не связано со сходством размеров побегов 1 порядка напрямую, а говорит о том, что эти два дерева развивались медленнее остальных.

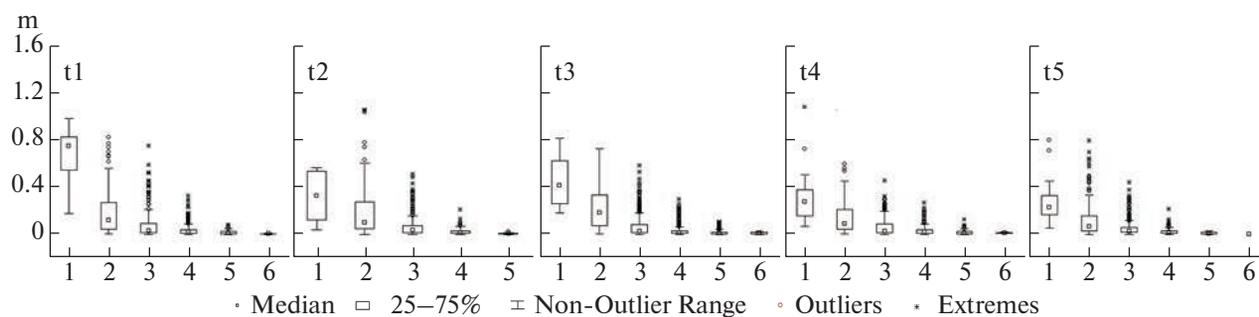


Рис. 2. Диаграммы “ящики с усами” для длин всех побегов определенных порядка ветвления пяти деревьев, t1–t5 – деревья от 1 до 5 соответственно (по оси абсцисс “Порядок ветвления”; по оси ординат “Длина побега (м)”);

Fig. 2. Charts “boxes and whiskers” for the length of the shoots of a certain branching order in five trees, t1–t5 – trees from 1 to 5, respectively. X-axis – branching order; Y-axis – shoot length (m).

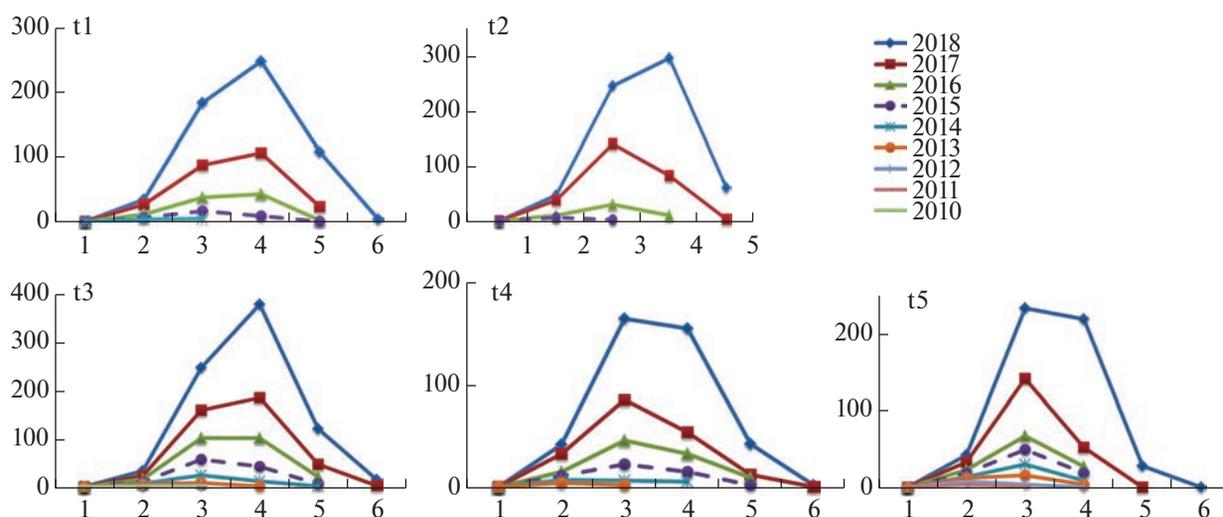


Рис. 3. Количества побегов разных порядков, образующихся по мере роста дерева, t1–t5 – деревья от 1 до 5 соответственно (по оси абсцисс “Порядок ветвления”, по оси ординат “Количество побегов”).

Fig. 3. The number of shoots of different orders formed as the tree grows, t1–t5 – trees from 1 to 5, respectively. X-axis – branching order, Y-axis – the number of shoots.

Побеги второго порядка у всех деревьев отчетливо меньше по размерным характеристикам, чем побеги первого порядка, 75% этих побегов не выходят за границу 370 мм. Наиболее короткие побеги 2 порядка характерны для четвертого, и особенно, для пятого деревьев. Наиболее молодые первое и второе деревья по длинам побегов второго порядка сходны.

Среди побегов третьего порядка 75% имеет длину до 100 мм, “ящики” всех деревьев пересекаются практически полностью, наибольший разброс имеет дерево 1 (рис. 2).

На рисунке 3 показана динамика количества побегов разных порядков ветвления для пяти деревьев (рис. 3).

Преобладание в кроне побегов определенного порядка ветвления у разных виргинильных расте-

ний отличается в ходе развития кроны, однако на периферии кроны присутствуют в основном побеги третьего или четвертого порядков. Преобладание в кроне побегов четвертого порядка у деревьев 1 и 3 наблюдается в течение нескольких последних лет жизни. У дерева 2 наблюдается резкий скачок в преобладании побегов 4 порядка только в последнем 2018 году. У деревьев 4 и 5 преобладание побегов третьего порядка продолжается в течение 6-ти последних лет для дерева 4 и 8-ми лет для дерева 5. В 2018 году у этих двух деревьев количество побегов 4 порядка заметно возрастает, но их все равно меньше, чем побегов 3 порядка. Можно предположить, что в дальнейшем и здесь четвертый порядок будет преобладать над третьим. Скорость, с которой меняется преобладание побегов 3 порядка на преобладание побегов 4-го, говорит о степени развитости кро-

Таблица 2. Количество побегов всех порядков ветвления пяти деревьев и значимость критерия χ^2 при сравнении прироста количества побегов в последние 3 года жизни дерева

Table 2. The number of shoots of all orders in five trees, and the significance of the χ^2 test when comparing the increase in the number of shoots over the last 3 years of a tree life

О	Т	N	p	О	Т	N	p	О	Т	N	p
1	t1	10	—	3	t1	333	0.0001	5	t1	135	0.0001
	t2	13			t2	418			t2	65	
	t3	16			t3	607			t3	198	
	t4	18			t4	330			t4	69	
	t5	18			t5	545			t5	30	
2	t1	85	0.6	4	t1	407	0.0001	6	t1	4	—
	t2	107			t2	389			t2	0	
	t3	107			t3	722			t3	19	
	t4	118			t4	264			t4	4	
	t5	166			t5	335			t5	1	

Примечание. t1–t5 – деревья 1–5 соответственно; О – порядок ветвления; Т – дерево; N – общее количество побегов дерева; p – значимость критерия χ^2 .

Note. t1–t5 – trees from 1 to 5, respectively; O – order; T – tree; N – total number of shoots on the tree; p – significance of the χ^2 test.

ны, увеличении фотосинтетической поверхности и более эффективном заполнении пространства кроны, что отражает жизненность (успешность) конкретного дерева в определенном онтогенетическом состоянии. У всех деревьев количество побегов пятого порядка запаздывает по отношению к четвертому независимо от того, каково соотношение предыдущих порядков. Пятый порядок ветвления в этом онтогенетическом состоянии еще не активен. С увеличением порядка ветвления угол отхождения любого бокового побега от материнского увеличивается, все больше приближаясь к 90° . Поскольку вязу свойственен плагиотропный рост ветвей, увеличение угла отхождения мелких побегов четвертого и пятого порядков способствует равномерному заполнению плоскости ветви листьями.

Таким образом, изучение динамики количества побегов разных порядков может показать скорость развития структуры кроны, а, следовательно, скорость прохождения онтогенетических стадий, что в свою очередь отражает реакцию особей на условия местообитаний и обуславливает индивидуальные особенности кроны каждого дерева.

Несмотря на разницу в абсолютном возрасте, за три года жизни (2016–2018), деревья образовали максимальное количество побегов, а процесс отмирания еще не изменил их состав. Каждый год образуется по 1 побегу первого порядка, форми-

рующих ствол. Применение теста хи-квадрат подтвердило отсутствие различий количества побегов по годам среди побегов осей второго порядка у всех деревьев за 3 последних года жизни (табл. 2).

Количества побегов третьего, четвертого и пятого порядков из года в год отчетливо различны. Это свидетельствует о том, что приспособление растения к конкретному местообитанию происходит не только при помощи длин, но и количества побегов третьего–пятого порядков. Именно поэтому габитуально деревья одного онтогенетического состояния имеют оригинальные кроны, то есть отличаются друг от друга. Количества побегов первого и второго порядков сходны, так как эти побеги составляют скелетную часть кроны и детерминированы видовой геометрией. Количество побегов второго порядка в меньшей степени определяется внешними факторами, чем их длина или количество листьев на них. В сравнении с результатами однофакторного дисперсионного анализа, приведенными выше, обнаруживается, что длины и количество листьев существенно более изменчивы, чем количество побегов, что отражает программный характер этого признака для дерева в целом.

На каждом годичном приросте ствола прослеживается эффект акротонии, проявляющийся в том, что первые сверху боковые побеги отчетливо больше всех остальных, расположенных ниже. При этом, акротонный эффект сохраняется из года в год. Верхние на годичных приростах ствола оси второго порядка и образующиеся на их основе ветви отчетливо больше остальных. При этом длинные ветви израстаются с разной скоростью, которая связана с возрастом дерева на момент возникновения оси второго порядка в кроне и жизненностью дерева. Чем ниже по стволу расположена ось 2 порядка, тем быстрее она израстается. Под процессом израстания имеется в виду постепенное уменьшение образующихся годичных приростов, входящих в состав оси, что со временем приведет к ее отмиранию. Углы отхождения осей второго порядка от ствола изменяются на годичных приростах сходным образом. Самые верхние и наиболее длинные оси второго порядка на годичных приростах ствола отходят под углами около $50\text{--}55^\circ$, а нижерасположенные ветви второго порядка под углом $85\text{--}98^\circ$. С увеличением возраста ветви угол ее отхождения постепенно увеличивается.

Побеги, длиной от 200 мм и более присутствуют в кроне каждого виргинильного дерева. Такие побеги входят в основном в оси 2-го порядка и в очень небольшом количестве в оси 3-го порядка. Количество побегов этого диапазона сходно у всех пяти деревьев и одинаково уменьшается в кронах с увеличением длины побега. В процент-

ном отношении количество таких побегов ко всем побегам дерева невелико, однако они важны для формирования долго живущего “скелета” кроны дерева. “Скелет” кроны виргинильного дерева, представленный побегами 1 порядка, составляет 1–2% от всех побегов. Кроме того, в “скелет” входят побеги осей второго порядка, занимающие 2 и 3 положения сверху на материнских приростах 1 порядка, что составляет 2.5–4.5%. В основании таких осей длительность жизни побегов превышает 9 лет. Остальные, примерно 93.0–96.5% – быстро сменяющиеся в кроне побеги меньшего диаметра. Роль в “скелете” кроны побегов третьего порядка нестабильна. В исследуемой выборке выделяются, по крайней мере, две градации побегов третьего порядка, отличающиеся длительностью жизни в кроне (одни от 1 до 3 лет, другие – до 7 лет).

Нижние части крон всех деревьев сходны между собой тем, что каждый годичный прирост ствола имеет только одну-две крупные боковые ветви, остальные ветви на настоящий момент элиминировались. Выше, в верхней (три верхних прироста ствола) и средней частях кроны у растений виргинильного онтогенетического состояния, количество ветвей от ствола на каждом годичном приросте значительно больше, так как мелкие оси второго порядка, состоящие только из коротких побегов, еще не отмерли. Для данного онтогенетического состояния все крупные ветки имеют примерно одинаковую длину (≈ 1.5 м), в результате этого общая форма кроны близка к цилиндрической (в основной и большей своей части) с острой верхушкой.

Полевые наблюдения показывают, что виргинильные особи *U. glabra* нередко проходят стадию зонтиковидного подростка, прежде чем им удастся выйти в лидирующее положение в группе подростка. Зонтиковидная стадия характеризуется присутствием в кроне двух практически равноценных почти плагиотропных верхних ветвей, которые накрывают соседние особи и тормозят их развитие. В определенный момент из одной из этих двух вершин в кроне оформляется лидирующая ось, и дерево становится прямостоячим. Вторая верхушечная ветка остается боковой и выделяется в кроне своими размерами (от 1.8 до 2.5 метра у исследованных деревьев). В связи с тем, что угол отхождения этой ветви более острый, она не нарушает общую цилиндрическую форму прямостоячего дерева. В онтогенезе дерева цилиндрическая форма кроны сменяет зонтиковидную форму.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Архитектурный подход выявляет концептуальную основу для отбора проб и изучения круп-

ных древесных организмов (Caraglio et al., 2016). По мнению ряда авторов, изучение дифференциации осей является ключом к пониманию архитектуры растения и специфики его экологии (Puntieri et al., 2018). А также основой для исследования жизнеспособности популяций в лесу в режиме промежуточных нарушений (Carvalho, Ribeiro, 2018) и создания основы для вегетативного управления фруктовыми деревьями в условиях садоводства (Prats-Llinas et al., 2019). Рассмотренные нами особи находились в одном онтогенетическом состоянии и в сходных естественных экологических условиях. Они имели примерно одинаковое положение в сообществе, их крона возвышалась над ярусом зонтиковидного подростка. После выполнения расчетов выяснилось, что они отличаются между собой по абсолютному возрасту, по длительности существования ствола и по общему количеству побегов в кроне. Из пяти деревьев наилучшей жизнеспособностью обладают первое, второе и третье, имея при этом разный абсолютный возраст. Деревья 4 и 5, которые являются наиболее старыми, характеризуются ограниченным размером кроны, медленной скоростью ее развития, что проявлялось соотношением количества побегов третьего и четвертого порядка (рис. 3). Это связано с менее благоприятными условиями местообитания конкретных особей. Различие количества побегов в два раза (!) отражает изменчивость, вызванную индивидуальной историей развития каждого растения. В эту изменчивость входит, с одной стороны, генетически запрограммированная составляющая, с другой – преодоление условий среды и конкуренция в конкретном местообитании. Несмотря на вариабельность, строение крон растений имеет сходные черты. Такими чертами являются: количество порядков ветвления и выполняемые ими функции, количественные и качественные характеристики побегов различных порядков.

Положение на побеге предыдущего порядка во многом определяет диапазон длин, количество листьев, диаметр и продолжительность существования в кроне побегов для них самих и побегов оси, образовавшихся на их основе.

Оценка разнообразия побегов широко применяется для практических целей в садоводстве и плодоводстве *Juglans regia* L. (Meszaros et al., 2018), *Actinidia chinensis* Planch. (Lauri, Normand, 2017), *Malus domestica* Borkh. (Durand et al., 2018), разных сортов *Prunus* (Normand, Lauri, 2018). Исследования разнообразия побегов по размеру проводится, в том числе, с позиции прогнозирования эффективности цветения (Lauri, Normand, 2017). При этом количественное соотношение побегов различной длины важно, например, для прогнозирования сезонов обильного цветения у разных сортов *Malus* (Cieslak et al., 2011). Зависимость эффективности плодоношения от морфологических

характеристик побегов изучалась на *Mangifera indica* L. (Pallas et al., 2016).

При исследовании фотосинтетического положения сортов яблони выявлена важность пространственного распределения листьев для их функциональной производительности, меньший размер листьев компенсируется большим расстоянием между ними по оси побега (Yang et al., 2016, 2019). Положение боковых ветвей на годичном приросте играет первостепенную роль в сохранности и длительности жизни осей следующего порядка.

На примере *Coffea arabica* L. показано, что рост осей второго порядка линейно коррелирует с ростом ортотропной оси. При этом синхронизируется распределение ветвящихся комплексов побегов, в том числе плодущих, как в вертикальном, так и горизонтальном отношении (Matsunaga et al., 2016).

На примере пяти сортов *Malus domestica* Borkh выявлено, что органогенез пазушных почек зависит от гидравлической проводимости в пределах побега, что определяет опосредованную конкуренцию между смежными почками на побеге (Lauri et al., 2008).

Buissart с соавторами (Buissart et al., 2018) подчеркивают значимость размещения кроновой системы в онтогенезе при исследовании роста деревьев. На примере деревьев зрелых естественных лесов Канады ими установлено, что корреляция между длиной годичного побега и другими древесными архитектурными особенностями должна быть интегрирована в модели архитектурного развития. Климатические переменные здесь имеют второстепенное значение в масштабе мелких веточек. Однако межгодовые изменения климата влияют на все категории осей и порядки ветвления и, следовательно, существенно влияют на развитие кроны в целом.

Наши исследования подтверждают влияние положения побега на годичном приросте на его свойства. На годичных приростах сохраняются только первый и второй сверху боковые побеги, остальные со временем отмирают, в результате чего каждый годичный прирост ствола маркируется крупными осями. В некоторых случаях сохраняется только одна ветка. Это позволяет дистанционно определять примерный возраст кроны.

Неодинаковость признаков (длин, количества листьев, углов отхождения и т.д.) побегов в выборках разных порядков говорит о присутствии внутренней структуры в кроне и ее изменении в ходе онтогенеза. Это проявляется в характерной разнице длин и количества листьев побегов второго, третьего и четвертого порядков и сходства побегов пятого и шестого порядков. Порядки ветвления оказываются информативными для осознания структуры кроны в сравнении с вы-

борками побегов дерева. Отсюда следует, что исследование структуры кроны дерева с использованием параметра “порядок ветвления” возможно, однако требует анализа полной выборки всех побегов дерева, а значит больших временных затрат и необходимости срубания дерева.

Молодое дерево в ювенильном, иматурном и раннем виргинильном онтогенетическом состоянии, как неустойчивая система, проходящая стадию становления, реагирует на внешние условия осями первого и второго порядков. Побеги других порядков в это время если у дерева и есть, то они короткоживущие, эфемерные. От ранних периодов развития у молодого растения сохраняется только стволовая часть, комплексы боковых побегов опадают. На виргинильной стадии развития растение накапливает определенную массу, позволяющую расти вертикально вверх и выйти в следующий ярус. Реализация этого процесса контролируется внутренней программой развития. От результата в дальнейшем зависит морфологическая структура кроны дерева. Примером этого может служить как “зонтик”, так и прямостоячее дерево, выходящее из яруса подростка в следующий. В лесу, в условиях затененности и жесткой конкуренции, подавляющее большинство деревьев останавливаются на стадии “зонтика”. У прямостоячего виргинильного дерева *U. glabra* после прохождения этой стадии нередко длительное время остается крупная ветвь от ствола.

Побеги пятого и шестого порядка менее изменчивы, с одной стороны потому, что они меньше размером, выполняют впоследствии генеративную функцию, с другой — ограничиваются в варьировании геометрическим рисунком ветки. Этот рисунок формируется в ходе эволюции и связан со средними размерами листа, междоузлия, длины черешка, характерных для вида (Caraglio, Edelin 1990; Barthelemy et al., 1991; Barthelemy, Caraglio 2007; Caraglio et al., 2016). То есть, у видов с крупными листовыми пластинками побеги этих порядков могут быть короткими. Но их количество и расположение должно быть таким, чтобы расставить крупные листовые пластинки относительно друг друга. Замечательным примером такого явления может являться верхушка взрослой кроны *F. excelsior*. Значительное количество осей здесь представлено последовательно четырьмя четковидных коротких неветвящихся побегов, на которых размещены крупные листовые пластинки (Zaugol'nova, 1968; Antonova, Fat'yanova, 2016).

У виргинильных растений *U. glabra* первый и, в меньшей степени, второй порядок — это конструкционные части кроны, пятый и шестой порядок — мелкие побеги, в основном связанные с фотосинтетической функцией, а третий и четвертый — промежуточные порядки ветвления, под-

страивающие пространство кроны под успешное размещение фотосинтетической поверхности в конкретный возрастной промежуток. В данном случае, важной особенностью в определении числа порядков ветвления вяза являются его плагиотропный рост, который при выявленном отсутствии дифференциации длин побегов пространственно ограничивает число порядков ветвления. У дерева более молодого онтогенетического состояния наблюдается именно такая картина — порядков ветвления мало. Преобладание четвертого порядка в кроне говорит о том, что крона достигла определенного качественного уровня, что связано и с высотой размещения побега над поверхностью почвы, и с горизонтальным захватом пространства веткой. Для каждого порядка ветвления время преобладания в кроне разное и в ходе онтогенеза особи оно увеличивается. То есть, преобладание 4 порядка в кроне должно продолжаться значительно дольше преобладания третьего. У более взрослых растений средневозрастного генеративного онтогенетического состояния (g_2) число порядков ветвления может достигать восьми. Совокупность побегов разных порядков непосредственно связана с успешностью автотрофного питания (Serebryakov, 1962; Chomici et al., 2017).

Начало жизни оси и ее характер определяется положением на материнском приросте предшествующего порядка. Затем на первый план выходит процесс старения и израстания осей, в результате чего крупные побеги в оси сменяются на более мелкие и по длине, и по количеству листьев. Завершается жизнь оси совсем мелкими приростами с количеством листьев 2–4. Старение проявляется у всех осей соответствующего порядка (Krenke, 1940). В зависимости от положения на материнском приросте и размеров своих ежегодных приростов старение осей протекает с разной скоростью. Короткие побеги, родоначальники осей, образовавшихся в нижней части материнского прироста предшествующего порядка, стареют быстро (почти сразу), ось в связи с этим живет мало лет. Скорость наступления старения зависит от общего состояния дерева, чем меньше конкурентное давление, чем лучше освещенность и обеспеченность водой и питательными веществами, тем она медленнее. Кроме того, длительность жизни оси ограничена возрастными рамками онтогенетического состояния, что отчасти связано с поддержанием общей формы кроны. Для осей, начиная с третьего порядка, длительность жизни ограничена еще и возможностями успешного фотосинтетически обоснованного размещения листьев во внутреннем пространстве кроны. В случае неблагоприятного внешнего воздействия на развитие кроны особи оси 2–3 порядка могут существовать дольше

обычного, нарастая совсем короткими побегами в течение 7–9 лет.

Акротония в виде более сильного развития боковых побегов в позициях 2 и, отчасти, 3 свойственна всем порядкам ветвления виргинильного дерева *U. glabra*. Однако с увеличением порядка ветвления ее проявления становятся менее выраженными, так как побеги уже не могут иметь большое количество боковых ответвлений. В связи с этим побеги высоких порядков все больше становятся похожи друг на друга, что связано, в частности, с проявлением эффекта израстания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Онтогенетическая программа развития кроны виргинильного дерева *U. glabra* отражается на вкладе побегов в составе осей разных порядков в структуру кроны. Несмотря на большую изменчивость количества побегов у дерева в целом и абсолютного возраста растений *U. glabra*, входящих в виргинильное онтогенетическое состояние, кроны организованы шестью порядками ветвления и имеют цилиндрическую несколько асимметричную крону. Чем точнее определена функция оси в кроне, тем меньше изменчивость побегов в ее составе. Скелетные оси возникают во втором и третьем положении сверху на материнском приросте ствола. Остальные позиции на материнском приросте образуют короткоживущие оси (ветви), не участвующие в построении долговременной кроны. Оси третьего–пятого порядков менее устойчивы в размерных характеристиках по сравнению с осями второго порядка. Чем ниже порядок ветвления оси, тем медленнее она израстается, а составляющие ее побеги унифицируются. Выявлено, что для виргинильного растения *U. glabra* длина побега и количество листьев на нем существенно более изменчивые признаки, чем соотношение количества побегов низких (“скелетных”) порядков ветвления, что отражает программный характер этого признака для дерева в целом. Следы стадии зонтиковидного подроста сохраняются в побеговом комплексе виргинильной особи *U. glabra*. Преобладание более сходных по размерным характеристикам побегов четвертого порядка отражает существенный этап формирования цилиндрической виргинильной кроны *U. glabra* как результата пространственно-временного заполнения плагиотропных ветвей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Antonova, Fat'yanova] Антонова И.С., Фатьянова Е.В. 2016. О системе уровней строения кроны деревьев умеренной зоны. — Бот. журн. 101 (6): 628–649.
- Barthelemy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. — Annals of Botany. 99:

- 375–407.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>
- Barthelemy D., Edelin C., Halle F. 1991. Canopy architecture. – *Physiology of Trees*. New York. P. 1–20.
- Buissart F., Vennetier M., Delagrangé S., Girard F., Caraglio Y., Sylvie-Annabel Sabatier S.-A., Munson A.D., Nicolini E.-A. 2018. The relative weight of ontogeny, topology and climate in the architectural development of three North American conifers. – *AoB PLANTS* 10: 1–17.
<https://doi.org/10.1093/aobpla/ply045>
- Caraglio Y., Barthelemy D., Edelin C., Nicolini E.-A., Heuret P. 2016. Understanding plant growth dynamics: links between morpho-anatomical structure and phenology. – *ATBC. Tropical ecology and society reconciliating conservation and sustainable use of biodiversity. Program and abstracts*. P. 116.
- Caraglio P.Y., Edelin C. 1990. Architecture et dynamique de croissance du platane. *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae) Syn. *Platanus acerifolia* (Aiton) Willd. – *Bulletin de la Societe Botanique de France. Lettres Botaniques*. 137: 279–291.
<https://doi.org/10.1080/01811797.1990.10824889>
- Carvalho B., Ribeiro S.P. 2018. Architecture of *Mabea fistulifera* Mart. (Euphorbiaceae), a Neotropical semideciduous tree: development and variations in crown allometry between environments. – *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 239: 104–110.
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.12.003>
- [Chistyakova] Чистякова А.А., Заугольнова Л.Б., Полтинкина И.В., Кутина И.С., Лазинский Н.Н. 1989. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. М. 102 с.
- Chomicki G., Coiro M., Renner S.S. 2017. Evolution and ecology of plant architecture: Integrating insights from the fossil record, extant morphology, developmental genetics and phylogenies. – *Annals of Botany*. 120: 855–891.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcx113>
- Cieslak M., Seleznyova A.N., Hanan J. 2011. A functional structural kiwifruit vine model integrating architecture, carbon dynamics and effects of the environment. – *Annals of Botany*. 107: 747–764.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcq180>
- Durand J.B., Allard A., Guitton B., Van de Weg E., Bink M.C.A.M., Costes E. 2018. Genetic determinism of flowering regularity over years in an apple multi-family population. – *Acta Horticulturae*. 1229: 15–22.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2018.1229.3>
- [Gatsuk] Гацук Л.Е. 2008. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма. – В кн.: *Современные подходы к описанию структуры растения*. Киров. С. 32–47.
- [Getmanets] Гетманец И.А. 2008. Подходы к анализу биоморф вида рода *Salix* (на примере ив Южного Урала). – В кн.: *Современные подходы к описанию структуры растения*. Киров. С. 108–115.
- [Grudzinska] Грудзинская И.А. 1974. Об основных типах ветвления (критические заметки). – *Бот. журн.* 59 (4): 572–577.
- Heuret P., Caraglio Y., Sabatier S.-A., Barthélémy D., Nicolini E.-A. 2016. Retrospective analysis of plant architecture: an extended definition of dendrochronology. *ATBC*. P. 118.
- Hover A., Buissart F., Caraglio Y., Heinz Ch., Pailler F., Ramel M., Vennetier M., Prevosto B., Sabatier S. 2017. Growth phenology in *Pinus halepensis* Mill.: apical shoot bud content and shoot elongation. – *Annals of Forest Science*. 74 (2): 1–10.
<https://doi.org/10.1007/s13595-017-0637-y>
- [Kasatkina et al.] Касаткина Г.А., Федорова Н.Н., Русаков А.В., Счастливая Л.С., Растворова О.Г. 2012. Государственный природный биосферный заповедник “Белогорье”. – *НИА: Природа*. С. 87–91.
- [Krenke] Кренке Н.П. 1940. Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. М. 136 с.
- Lauri P.E., Bourdel G., Trottier C., Cochard H. 2008. Apple shoot architecture: Evidence for strong variability of bud size and composition and hydraulics within a branching zone. – *New Phytologist*. 178: 798–807.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02416.x>
- Lauri P.E., Normand F. 2017. Are leaves only involved in flowering? Bridging the gap between structural botany and functional morphology. – *Tree Physiology*. 37: 1137–1139.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpx068>
- [Leonova] Леонова Н.А. 1999. Состояние популяций вяза шершавого (*Ulmus glabra* L.) в условиях разного освещения в старовозрастных широколиственных сообществах Калужской и Пензенской областей. – *Лесоведение*. 6: 59–64.
- Matsunaga F.T., Tosti J. B., Androcioi-Filho A., Brancher J.D., Costes E., Rakocevic M. 2016. Strategies to reconstruct 3D *Coffea arabica* L. plant structure. – *SpringerPlus*. 5: 2075.
<https://doi.org/10.1186/s40064-016-3762-4>
- Meszaros M., Krška B., Costes E. 2018. Analysis of bearing behaviors of “Velkopavlovicka” apricot clones. – *Acta Horticulturae*. 1229: 235–242.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2018.1214.1>
- [Mikhalevskaya] Михалевская О.Б. 2002. Морфогенез побегов древесных растений. Этапы морфогенеза и их регуляция. М. 66 с.
- [Neshataev] Нешатаев Ю.Н. 1986. Геоботаническая характеристика типов леса заповедника “Лес на Ворскле”. – *Комплексные исследования биогеоценозов лесостепных дубрав*. Л. С. 32–48.
- Normand F., Lauri P.-E. 2018. Advances in understanding mango tree growth and canopy development. – In: *Achieving sustainable cultivation of mangoes*. Cambridge. С. 87–119.
<https://doi.org/10.19103/AS.2017.0026.06>
- Pallas B., Da Silva D., Valsesia P., Yang W., Guillaume O., Lauri P.-E., Vercambre G., Genard M., Costes E. 2016. Simulation of carbon allocation and organ growth variability in apple tree by connecting architectural and source-sink models. – *Annals of Botany*. 118: 317–330.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcw085>
- Prats-Llinas M.T., Lopez G., Fyhrie K., Pallas B., Guedon Y., Costes E., DeJong Th.M. 2019. Long proleptic and sylleptic shoots in peach (*Prunus persica* L. Batsch) trees

- have similar, predetermined, maximum numbers of nodes and bud fate patterns. — *Annals of Botany*. 123: 993–1004.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcy232>
- Puntieri J., Torres C., Magnin A., Stecconi M., Grosfeld J. 2018. Structural differentiation among annual shoots as related to growth dynamics in *Luma apiculata* trees (Myrtaceae). — *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 249: 86–96.
<https://doi.org/10.1093/AOB/MCG175>
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М. 392 с.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М. 378 с.
- [Serebryakova] Серебрякова Т.И. 1972. Учение о жизненных формах растений на современном этапе. — *Итоги науки и техники. Сер. Ботаника*. 1: 84–169.
- Suzuki A.A. 2002. Influence of shoot architectural position on shoot growth and branching patterns in *Cleyera japonica*. — *Tree Physiology*. 22: 885–889.
<https://doi.org/10.1093/treephys/22.12.885>
- Suzuki A.A. 2003. Shoot growth patterns in saplings of *Cleyera japonica* in relation to light and architectural position. — *Tree Physiology*. 23: 67–71.
<https://doi.org/10.1093/treephys/23.1.67>
- Suzuki A.A., Suzuki M. 2009. Why do lower order branches show greater shoot growth than higher order branches? Considering space availability as a factor affecting shoot growth. — *Trees – Structure and Function*. 23: 69–77.
<https://doi.org/10.1007/s00468-008-0255-2>
- Takenaka A. 1994. A simulation model of tree architecture development based on growth response to local light environment. — *Journal of Plant Research*. 107: 321–330.
<https://doi.org/10.1007/BF02344260>
- Yang W.-W., Chen X.-L., Saudreau M., Zhang X.-Y., Zhang M., Liu H., Costes E., Han M. 2016. Canopy structure and light interception partitioning among shoots estimated from virtual trees: comparison between apple cultivars grown on different interstocks on the Chinese Loess Plateau. — *Trees*. 30: 1723–1734.
<https://doi.org/10.1007/s00468-016-1403-8>
- Yang W., Zhang X., Saudreau M., Zhang D., Costes E., Han M. 2019. Photosynthetic capacity in “Fuji” apple trees influenced by interstocks at leaf and Canopy scale. — *Acta Horticulturae*. 1261: 77–84.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2019.1261.14>
- [Zaugol'nova] Заугольнова Л.Б. 1968. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.). — *Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций*. М. С. 81–102.

PECULIARITIES OF SHOOTS OF AXES OF DIFFERENT ORDERS IN THE CROWN STRUCTURE OF *ULMUS GLABRA* (ULMACEAE) VIRGINAL TREES

I. S. Antonova^{a,*}, M. S. Televinova^a, and V. A. Bart^{a,b}

^aSt. Petersburg State University

Universitetskaya Emb., 7/9, St. Petersburg, 199034, Russia

^bAlmazov National Medical Research Centre of the Ministry of Health of Russia

Akkuratova Str., 2, St. Petersburg, 197341, Russia

#e-mail: ulmaceae@mail.ru

The crown of model trees growing in natural habitats is characterized. An attempt was made to identify more conservative and stable traits of crown axes of different orders. The dependence of the composition of shoots of second-order axes on their position in the first-order axis of the maternal growth is shown. The relationship between the lifetime of the axes and the time of their growth (aging) is revealed. Skeletal axes of the second order show similar pattern of changing the number of shoots from year to year, but differ in the length of their constituent shoots. The axes of the third, fourth and fifth orders determine individual differences of trees, by adjusting them to specific habitats. It was revealed that the change in the dominance of the fourth order over the third one in the crown reflects the regulation of the crown development under specific conditions and the rate of ontogeny. Acrotonia in the form of a stronger development of lateral shoots in the second and third positions from above on the mother shoot is characteristic of all branching orders. With an increase of the branching order, the manifestation of acrotonia is smoothed out. In this regard, the shoots of high orders become more and more similar to each other, which is particularly associated with the manifestation of the aging effect.

Keywords: development of shoot complexes of branches, branching order, axis, shoot, spatio-temporal development of crown, position of shoots on maternal growth, variability of crown shoots

REFERENCES

- Antonova I.S., Fatianova E.V. 2016. About the system of hierarchical levels of the structure trees of the temperate zone. — *Bot. Zhurn.* 101 (6): 628–649 (In Russ.).
- Barthelemy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. — *Annals of Botany*. 99: 375–407.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>

- Barthelemy D., Edelin C., Halle F. 1991. Canopy architecture. — *Physiology of Trees*. New York. P. 1–20.
- Buissart F., Vennetier M., Delagrangé S., Girard F., Caraglio Y., Sylvie-Annabel Sabatier S.-A., Munson A.D., Nicolini E.-A. 2018. The relative weight of ontogeny, topology and climate in the architectural development of three North American conifers. — *AoB PLANTS*. 10: 1–17.
<https://doi.org/10.1093/aobpla/ply045>
- Caraglio Y., Barthelemy D., Edelin C., Nicolini E.-A., Heuret P. 2016. Understanding plant growth dynamics: links between morpho-anatomical structure and phenology. — *ATBC. Tropical ecology and society reconciling conservation and sustainable use of biodiversity. Program and abstracts*. P. 116.
- Caraglio P.Y., Edelin C. 1990. Architecture et dynamique de croissance du platane. *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae) Syn. *Platanus acerifolia* (Aiton) Willd. — *Bulletin de la Societe Botanique de France. Lettres Botaniques*. 137: 279–291.
<https://doi.org/10.1080/01811797.1990.10824889>
- Carvalho B., Ribeiro S.P. 2018. Architecture of *Mabea fistulifera* Mart. (Euphorbiaceae), a Neotropical semideciduous tree: development and variations in crown allometry between environments. — *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 239: 104–110.
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.12.003>
- Chistyakova A.A., Zaugolnova L.B., Poltinkina I.V., Kutina I.S., Lazinskii N.N. 1989. Diagnozy i klyuchi vozrastnykh sostoyaniy lesnykh rasteniy. Derevy i kustarniki: metodicheskie razrabotki dlya studentov biologicheskikh spetsialnostey. I. [Diagnoses and keys of age states of forest plants. Trees and shrubs: methodical developments for students of biological specialities (ed. O.V. Smirnova)]. I.]. Moscow. 102 p. (In Russ.).
- Chomicki G., Coiro M., Renner S.S. 2017. Evolution and ecology of plant architecture: Integrating insights from the fossil record, extant morphology, developmental genetics and phylogenies. — *Annals of Botany*. 120: 855–891.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcx113>
- Cieslak M., Seleznyova A.N., Hanan J. 2011. A functional structural kiwifruit vine model integrating architecture, carbon dynamics and effects of the environment. — *Annals of Botany*. 107: 747–764.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcq180>
- Durand J.B., Allard A., Guitton B., Van de Weg E., Bink M.C.A.M., Costes E. 2018. Genetic determinism of flowering regularity over years in an apple multi-family population. — *Acta Horticulturae*. 1229: 15–22.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2018.1229.3>
- Gatsuk L.E. 2008. Ierarkhicheskaya sistema strukturno-biologicheskikh edinit rastitel'nogo organizma [Hierarchical system of structural biological units of plant organism. Modern approaches to the description of plants structure]. — In: *Sovremennye podkhody k opisaniyu struktury rasteniya*. Kirov. P. 32–47 (In Russ.).
- Getmanets I.A. 2008. Podkhody k analizu biomorf vida roda *Salix* (na primere iv Yuzhnogo Urala) [Approaches to the analysis of biomorph species of the genus *Salix* (willows of the Southern Urals asexample)]. — In: *Sovremennye podkhody k opisaniyu struktury rasteniya*. Kirov. P. 108–115 (In Russ.).
- Grudzinskaya I.A. 1974. About the main types of branching (critical notes). — *Bot. Zhurn*. 59: 572–577 (In Russ.).
- Heuret P., Caraglio Y., Sabatier S.-A., Barthélémy D., Nicolini E.-A. 2016. Retrospective analysis of plant architecture: an extended definition of dendrochronology. *ATBC*. 118 p.
- Hover A., Buissart F., Caraglio Y., Heinz Ch., Paillet F., Ramel M., Vennetier M., Prevosto B., Sabatier S. 2017. Growth phenology in *Pinus halepensis* Mill.: apical shoot bud content and shoot elongation. — *Annals of Forest Science*. 74(2): 1–10.
<https://doi.org/10.1007/s13595-017-0637-y>
- Kasatkina G.A., Fedorova N.N., Rusakov A.V., Schastnaya L.S., Rastvorova O.G. 2012. Gosudarstvennyy prirodnyy biosfernyy zapovednik “Belogor’e” [State Natural Biosphere Reserve “Belogorye”]. — *NIA: Priroda*. P. 87–91 (In Russ.).
- Krenke N.P. 1940. Teoriya tsiklicheskogo stareniya i omolozheniya rasteniy i prakticheskoe ee primenenie [Theory of cyclic aging and rejuvenation of plants and its practical application]. Moscow. 136 p. (In Russ.).
- Lauri P.E., Bourdel G., Trottier C., Cochard H. 2008. Apple shoot architecture: Evidence for strong variability of bud size and composition and hydraulics within a branching zone. — *New Phytologist*. 178: 798–807.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02416.x>
- Lauri P.E., Normand F. 2017. Are leaves only involved in flowering? Bridging the gap between structural botany and functional morphology. — *Tree Physiology*. 37: 1137–1139.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpx068>
- Leonova N.A. 1999. Sostoyanie populyatsiy vyaza shershavogo (*Ulmus glabra* L.) v usloviyakh raznogo osveshcheniya v starovozrastnykh shirokolistvennykh soobshchestvakh Kaluzhskoy i Penzenskoy oblastey [The population status of the rough elm (*Ulmus glabra* L.) in different conditions of radiation in old-growth broad-leaved communities in Kaluga and Penza regions]. — *Lesovedenie*. 6: 59–64 (In Russ.).
- Matsunaga F.T., Tosti J.B., Androcioli-Filho A., Brancher J.D., Costes E., Rakocevic M. 2016. Strategies to reconstruct 3D *Coffea arabica* L. plant structure. — *SpringerPlus*. 5: 2075.
<https://doi.org/10.1186/s40064-016-3762-4>
- Meszaros M., Krška B., Costes E. 2018. Analysis of bearing behaviors of “Velkopavlovicka” apricot clones. — *Acta Horticulturae*. 1229: 235–242.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2018.1214.1>
- Mixalevskaya O.B. 2002. Morfogenez pobegov drevesnykh rasteniy. Etapy morfogeneza i ikh regulyatsiya [Morphogenesis of shoots of woody plants. Stages of morphogenesis and their regulation]. Moscow. 66 p. (In Russ.).
- Neshataev Yu.N. 1986. Geobotanicheskaya kharakteristika tipov lesa zapovednika “Les na Vorskle” [Geobotanical characteristics of forest types of the reserve “forest on the Vorskle”]. — In: *Kompleksnyye issledovaniya biogeotsenozov lesostepnykh dubrav*. Leningrad. P. 32–48 (In Russ.).

- Normand F., Lauri P.-E. 2018. Advances in understanding mango tree growth and canopy development. – In: Achieving sustainable cultivation of mangoes. Cambridge. P. 87–119.
<https://doi.org/10.19103/AS.2017.0026.06>
- Pallas B., Da Silva D., Valsesia P., Yang W., Guillaume O., Lauri P.-E., Vercambre G., Genard M., Costes E. 2016. Simulation of carbon allocation and organ growth variability in apple tree by connecting architectural and source-sink models. – *Annals of Botany*. 118: 317–330.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcw085>
- Prats-Llinas M.T., Lopez G., Fyhrie K., Pallas B., Guedon Y., Costes E., DeJong Th.M. 2019. Long proleptic and sylleptic shoots in peach (*Prunus persica* L. Batsch) trees have similar, predetermined, maximum numbers of nodes and bud fate patterns. – *Annals of Botany*. 123: 993–1004.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcy232>
- Puntieri J., Torres C., Magnin A., Stecconi M., Grosfeld J. 2018. Structural differentiation among annual shoots as related to growth dynamics in *Luma apiculata* trees (Myrtaceae). – In: *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 249: 86–96.
<https://doi.org/10.1093/AOB/MCG175>
- Serebriakov I.G. 1952. Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rasteniy [Morphology of higher plants vegetative organs]. Moscow. 392 p. (In Russ.).
- Serebryakov I.G. 1962. Ekologicheskaya morfologiya rasteniy: Zhiznennye formy pokrytosemennykh i khvoynykh [Ecological morphology of plants: Life forms of angiosperms and conifers]. Moscow. 378 p. (In Russ.).
- Serebryakova T.I. 1972. Uchenie o zhiznennykh formakh rasteniy na sovremennom etape [The doctrine of the life forms of plants at the present stage]. – *Itogi nauki i tekhniki. Ser. Botanika*. 1: 84–169 (In Russ.).
- Suzuki A.A. 2002. Influence of shoot architectural position on shoot growth and branching patterns in *Cleyera japonica*. – *Tree Physiology*. 22: 885–889.
<https://doi.org/10.1093/treephys/22.12.885>
- Suzuki A.A. 2003. Shoot growth patterns in saplings of *Cleyera japonica* in relation to light and architectural position. – *Tree Physiology*. 23: 67–71.
<https://doi.org/10.1093/treephys/23.1.67>
- Suzuki A.A., Suzuki M. 2009. Why do lower order branches show greater shoot growth than higher order branches? Considering space availability as a factor affecting shoot growth. – *Trees – Structure and Function*. 23: 69–77.
<https://doi.org/10.1007/s00468-008-0255-2>
- Takenaka A. 1994. A simulation model of tree architecture development based on growth response to local light environment. – *Journal of Plant Research*. 107: 321–330.
<https://doi.org/10.1007/BF02344260>
- Yang W.-W., Chen X.-L., Saudreau M., Zhang X.-Y., Zhang M., Liu H., Costes E., Han M. 2016. Canopy structure and light interception partitioning among shoots estimated from virtual trees: comparison between apple cultivars grown on different interstocks on the Chinese Loess Plateau. – *Trees*. 30: 1723–1734.
<https://doi.org/10.1007/s00468-016-1403-8>
- Yang W., Zhang X., Saudreau M., Zhang D., Costes E., Han M. 2019. Photosynthetic capacity in “Fuji” apple trees influenced by interstocks at leaf and Canopy scale. – *Acta Horticulturae*. 1261: 77–84.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2019.1261.14>
- Zaugolnova L.B. 1968. Vozrastnye etapy v ontogeneze yasenya obyknovennogo (*Fraxinus excelsior* L.) [Age phases in ontogenesis of ash (*Fraxinus excelsior* L.)]. – *Questions of flowering plants morphogenesis and its population structure*. Moscow. P. 81–102 (In Russ.).

ГИНОДИЭЦИЯ У *NEPETA GONTSCHAROVII* (LAMIACEAE)© 2023 г. В. Н. Годин^{1,*}, А. Ю. Астащенко¹, В. А. Черемушкина¹¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия

*e-mail: vn.godin@mpgu.su

Поступила в редакцию 02.11.2022 г.

После доработки 20.11.2022 г.

Принята к публикации 17.01.2023 г.

Впервые описана гинодиэция у *Nepeta gontscharovii* — эндемичного для гор Гиссаро-Дарваза (Республика Таджикистан) травянистого каудексообразующего поликарпического растения. Установлено, что *N. gontscharovii* образует два типа цветков: обоеполые и пестичные на разных особях. Оба типа цветков медианно зигоморфные, тетрациклические, гетеромерные: пентамерные в околоцветнике, тетрамерные в андрее и димерные в гинецее. В пестичных цветках тычинки представлены стаминодиями. Значения подавляющего большинства изученных морфологических параметров обоеполых цветков больше, чем у пестичных. Выявлено три критерия, позволяющие надежно различать цветки разных половых форм: размеры цветков и их частей, соотношение длины трубки венчика и чашечки, положение пыльников. Обоеполые цветки характеризуются строго выраженной протандрией. По соотношению числа пыльцевых зерен и семязачатков (от 1286 до 1657) *N. gontscharovii* относится к факультативно ксеногамным видам. В половом спектре проанализированной популяции женские особи встречаются редко (6.6%). Обсуждается наличие и распространение женской двудомности в пределах рода *Nepeta* и секции *Macronepeta* и ее адаптивное значение для существования популяции *N. gontscharovii*.

Ключевые слова: гинодиэция, *Nepeta gontscharovii*, половая структура

DOI: 10.31857/S0006813623020047, **EDN:** EXGEUC

Род *Nepeta* L. в настоящее время насчитывает 290 видов (по данным сайта The World Checklist of Vascular Plants). У видов рода *Nepeta* встречаются разные формы половой дифференциации: гинодиэция (14 видов), диэция (секция *Охунепета*, 11 видов и подвидов), гиномоноэция (3 вида) (Meehan, 1889; Knuth, 1898; Kokkini, Babalonas, 1982; Daskalova, 2005; Demyanova, 2019; Godin, 2009). В отличие от диэции, характерной только для представителей секции *Охунепета*, гинодиэция встречается в 9 секциях из 19 этого крупного рода (Budantsev, 1993). Многие исследователи рассматривают существование такого высокого разнообразия половых форм в пределах одного рода как доказательство эволюции от гермафродитизма к истинной двудомности, промежуточным этапом которой может быть женская двудомность (Lloyd, 1976; Webb, 1979, 1981; Maurice et al., 1993). Широкое распространение видов с гинодиэцией среди разных секций рода *Nepeta* позволяет предполагать, что и другие представители рода могут обладать этой формой половой дифференциации.

В качестве объекта наших исследований выбран *Nepeta gontscharovii* Kudrjasch. (котовник

Гончарова) — травянистое многолетнее поликарпическое растение из сем. Lamiaceae. Это узкокальный эндемик Гиссаро-Дарваза: к настоящему времени известно всего четыре точки мест сбора этого вида. *N. gontscharovii* произрастает в поясах чернолесья с фрагментами термофильных арчовников, субальпийских лугов, разнотравных степей, крупнотравных полусаванн, встречается в торонниках (заросли *Koenigia coriaria* (Grig.) T.M. Schust. & Reveal), юганниках (заросли с преобладанием *Prangos pabularia* Lindl.), на галечниках, на высотах от 1800 до 2900 м над ур. м. (Poyarkova, 1954; Kochkareva, 1986). Отсутствие в литературе каких-либо сведений о половой дифференциации этого вида определило цель нашей работы — выявление половой экспрессии цветков, особей и определение соотношения половых форм в популяции *Nepeta gontscharovii*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал для изучения половой дифференциации *N. gontscharovii* собран в 2022 г. в окр. кишлака Гульхара (Республика Таджикистан), на восточном борту мелкоземистого берега р. Гульхара

в поясе чернолесья в розарии. В сообществе доминировали: *Rosa achburensis* Chrshan. (25%), *Nepeta gontscharovii* (15%); сопутствующие виды: *Nepeta podostachys* Benth. (3%), *Dactylis glomerata* L. (3%), *Lepidolopsis pseudoachillea* (C. Winkl.) Poljakov (1%). Особи *N. gontscharovii* распределены равномерно, площадь ценопопуляции составляла $50 \times 10 \text{ м}^2$. Половая дифференциация изучена у 65 особей этого вида.

В естественных условиях с каждой особи собирали по 5–7 цветков и фиксировали их в уксусном спирте. В камеральных условиях анализировали пол цветков и особей. Измерено 30 цветков каждой половой формы особей. Морфология цветков описана согласно “Atlas...” (Fedorov, Artyushenko, 1975) и L.P. Ronse de Craene (2010). Размеры частей цветка получены с помощью стереоскопического микроскопа Биомед МС-1 с окуляр-микрометром при увеличении 20 и 40 в зависимости от величины измеряемого органа. Произведены измерения основных частей цветка, характеризующих чашечку, венчик, андроцею и гинецею (табл. 1).

Для определения качества пыльцы использован метод микроскопирования в ацетокармине. Для приготовления препаратов пыльцы использованы все четыре пыльника обоеполых цветков. Препарат изучен под микроскопом Биомед-5 при увеличении 16×10 . Подсчет пыльцевых зерен проведен в 30 полях зрения. В каждом цветке исследовано по 300–500 пыльцевых зерен. Изучена пыльца 30 обоеполых цветков 10 разных особей. Определение размеров пыльцевых зерен осуществлено на тех же препаратах, измерение проведено с помощью окуляр-микрометра при увеличении 16×40 . Изучена пыльца по двум признакам: экваториальный диаметр пыльцевых зерен (мкм), фертильность пыльцы (%).

Подсчет пыльцевых зерен проводили по общепринятой методике (Studen, 1977). В каждом цветке определяли число пыльцевых зерен в одной из тек случайно выбранного невскрывшегося пыльника. Проводили подсчет всех пыльцевых зерен теки, для чего из всего ее содержимого готовили препарат для световой микроскопии. Для подсчета пыльцевых зерен в препаратах использовали микроскоп Биомед-5 с окуляр-микрометром с сеточкой. Количество пыльцы в пыльнике получали, удваивая ее численность в теке. Для оценки числа пыльцевых зерен, продуцируемых цветком, полученное содержание пыльцы в пыльнике умножали на 4 (число тычинок в цветке). Поскольку для всего сем. *Lamiaceae* характерно наличие единственного фертильного семязачатка в каждом гнезде завязи, отношение числа пыльцевых зерен к числу семязачатков оценивали для каждого цветка делением числа пыльцевых зерен в цветке на 4. Всего изучено соотношение

числа пыльцевых зерен и семязачатков в 10 обоеполых цветках.

Полученные данные обработаны методами вариационной статистики (Sokal, Rohlf, 2012). Для каждого изучаемого признака определены пределы его варьирования (min–max), среднее значение (M) и ошибка (m). Сравнение средних арифметических проведено с помощью t-критерия Стьюдента. Результаты вычислений представлены в табл. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Жизненная форма и структура синфлоресценции. *Nepeta gontscharovii* – травянистый, каудексообразующий поликарпик, развивающийся по симподиальной длиннопобеговой модели побегообразования, образует моноцентрическую биоморфу. Главная ось синфлоресценции и все ее боковые ответвления (паракладии) у данного вида завершаются открытыми фрондулезно-брактеозными тирсами, образуя метелку из тирсов. Главная ось синфлоресценции заканчивается тирсом, включающим 7–10 раздвинутоузловых метамеров (длина междоузлий 3–5 см). Тирсы паракладиев I и II порядков включают 2–3 так же удлиненных метамеров. Субъединицы тирса (цимиды) – обычно 9-цветковые дихазии из монохазиев (извилины), имеющие длинные (0.6–0.7 см) оси (рис. 1).

Половая дифференциация. Изучение половой экспрессии *N. gontscharovii* показало, что этот вид образует два типа цветков: обоеполые и пестичные.

Обоеполые цветки. Цветки полные, зигоморфные, гетеромерные: пятичленные в чашечке и венчике, четырехчленные в андроцеи и двучленные в гинецеи.

Чашечка сростнолистная, трубчатая, с косым, почти двугубым зевом, слегка согнутая, фиолетовая, с 15 хорошо заметными жилками. Почкосложение чашечки створчатое. Трубка чашечки снаружи густо опушена очень мелкими коротко стебельчатыми железками, внутри без кольца из волосков. Верхняя губа чашечки до 2/3 рассечена на три треугольных, коротко заостренных зубца. Два зубца нижней губы чашечки в 1.5 раза короче ее трубки, узколанцетные, длинно и тонко заостренные. Все зубцы чашечки по краю имеют жесткие рассеянные реснички.

Венчик спайнолепестный, разделен на трубку и синий отгиб, снаружи опушенный рассеянными волосками. Почкосложение венчика черепитчатое. Трубка венчика тонкая, согнутая, узкая часть ее больше, чем наполовину выступает из чашечки, при этом резко расширяется к зеву в верхней части. Верхняя губа прямостоячая, почти плоская, надрезана на две широкие лопасти.

Таблица 1. Значения морфологических параметров обоеполюх и пестичных цветков *Nepeta gontscharovii*
Table 1. Values of morphological traits in bisexual and pistillate flowers of *Nepeta gontscharovii*

Признак Morphological trait	Цветок Flower	Min–Max	M ± m	P
1	2	3	4	5
Длина трубки чашечки, мм Length of calyx tube, mm	b p	4.0–5.3 3.8–4.3	4.7 ± 0.2 4.0 ± 0.1	3.164
Высота зева чашечки, мм Height of calyx fauces, mm	b p	2.5–3.0 1.5–1.6	2.7 ± 0.09 1.6 ± 0.02	13.105
Длина свободной части верхних зубцов чашечки, мм Length of free part of upper calyx teeth, mm	b p	2.4–3.0 1.3–1.9	2.7 ± 0.1 1.6 ± 0.1	6.970
Ширина свободной части верхних зубцов чашечки, мм Width of free part of upper calyx teeth, mm	b p	1.1–1.6 0.9–1.0	1.3 ± 0.09 1.0 ± 0.01	4.139
Длина свободных частей нижних зубцов чашечки, мм Length of free parts of lower calyx teeth, mm	b p	2.5–3.0 1.9–2.2	2.8 ± 0.1 2.0 ± 0.1	7.560
Ширина свободных частей нижних зубцов чашечки, мм Width of free parts of calyx lower teeth, mm	b p	0.8–1.1 0.6–0.7	0.9 ± 0.05 0.7 ± 0.02	4.450
Длина трубки венчика, мм Length of corolla tube, mm	b p	16.0–17.5 9.5–10.8	17.0 ± 0.2 10.1 ± 0.3	17.732
Высота зева венчика, мм Height of corolla fauces, mm	b p	4.0–5.0 2.5–3.5	4.6 ± 0.2 3.0 ± 0.2	5.709
Длина верхней губы венчика, мм Length of upper corolla lip, mm	b p	4.5–5.5 2.7–3.0	5.1 ± 0.1 2.9 ± 0.1	12.870
Ширина верхней губы венчика, мм Width of upper corolla lip, mm	b p	5.2–6.5 2.4–3.8	5.8 ± 0.2 3.1 ± 0.3	6.971
Длина лопастей верхней губы венчика, мм Length of blades of upper corolla lip, mm	b p	2.0–3.0 1.3–1.8	2.4 ± 0.1 1.5 ± 0.1	4.764
Ширина лопастей верхней губы венчика, мм Width of blades of upper corolla lip, mm	b p	3.1–3.8 1.3–1.6	3.4 ± 0.1 1.5 ± 0.1	14.834
Длина нижней губы венчика, мм Length of lower corolla lip, mm	b p	6.0–7.8 3.5–4.5	7.2 ± 0.3 4.0 ± 0.2	8.575
Ширина нижней губы венчика, мм Width of lower corolla lip, mm	b p	6.8–7.8 3.5–4.0	7.2 ± 0.2 3.8 ± 0.1	15.702
Длина средней лопасти нижней губы венчика, мм Length of middle lobe of lower corolla lip, mm	b p	3.8–5.3 2.8–3.4	4.6 ± 0.2 3.1 ± 0.2	5.076
Ширина средней лопасти нижней губы венчика, мм Width of middle lobe of lower corolla lip, mm	b p	5.0–6.8 3.5–4.5	5.8 ± 0.3 4.0 ± 0.2	4.301
Длина боковых лопастей нижней губы венчика, мм Length of lateral lobe of lower corolla lip, mm	b p	1.6–2.4 1.0–1.2	1.8 ± 0.13 1.1 ± 0.03	5.594
Ширина боковых лопастей нижней губы венчика, мм Width of lateral lobe of lower corolla lip, mm	b p	2.0–2.6 1.0–1.5	2.3 ± 0.1 1.3 ± 0.1	6.817
Длина нижних тычинок, мм Length of lower stamens, mm	b p	20.0–22.3 10.5–10.8	20.9 ± 0.4 10.6 ± 0.1	25.985
Длина верхних тычинок, мм Length of upper stamens, mm	b p	21.0–24.0 11.5–12.5	22.3 ± 0.5 12.0 ± 0.2	20.101
Длина пыльника, мм Length of anther, mm	b p	0.7–0.9 0.2–0.3	0.8 ± 0.02 0.3 ± 0.01	16.992
Ширина пыльника, мм Width of anther, mm	b p	0.4–0.5 0.1–0.2	0.5 ± 0.01 0.1 ± 0.01	16.984

Таблица 1. Окончание

Признак Morphological trait	Цветок Flower	Min–Max	M ± m	P
1	2	3	4	5
Экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм Equatorial diameter of pollen grains, μm	b	30.0–37.5	34.8 ± 0.7	–
Фертильность пыльцы, % Pollen fertility, %	b	78.9–94.2	91.6 ± 2.1	–
Длина столбика, мм Length of style, mm	b	21.0–24.3	22.2 ± 0.6	14.093
	p	14.3–14.5	14.3 ± 0.1	
Длина лопастей рыльца, мм Length of stigma lobes, mm	b	0.7–0.8	0.7 ± 0.02	8.609
	p	0.4–0.5	0.5 ± 0.01	
Ширина лопастей рыльца, мм Width of stigma lobes, mm	b	0.15–0.18	0.17 ± 0.01	2.159
	p	0.10–0.15	0.13 ± 0.01	
Длина долей завязи, мм Length of ovary lobes, mm	b	0.48–0.58	0.52 ± 0.01	1.736
	p	0.48–0.50	0.49 ± 0.01	
Ширина долей завязи, мм Width of ovary lobes, mm	b	0.3–0.4	0.35 ± 0.02	0.734
	p	0.3–0.4	0.37 ± 0.02	

Примечание. Min–Max минимальное и максимальное значение признака; M – среднее арифметическое значение признака; m – его ошибка; P – достоверность различий, **полужирным** шрифтом выделены достоверные отличия; b – обоеполые цветки; p – пестичные цветки.

Note. Min-max – minimum and maximum values of trait; M – mean value; m – mean error, P – significance of differences, significant differences are shown in **bold**; b – bisexual flowers; p – pistillate flowers.

Нижняя губа крупнее верхней, трехраздельная. Средняя лопасть нижней губы крупнее боковых, сердцевидная, почти плоская, цельнокраяняя, в средней части с длинными волосками, боковые лопасти значительно короче, яйцевидные, плоские, отогнутые.

Андроцей тетрамерный, гапlostемонный, двусильный. Отличительная особенность андроеца всех представителей рода *Nepeta* – передние (нижние) тычинки короче задних (верхних). Все четыре тычинки фертильные. Тычинки параллельные, восходящие под верхней губой венчика. Тычиночные нити на большей части прирастают к трубке венчика и лишь ближе к зеву свободные. Пыльники одинаковые, эллиптические, гнезда пыльников наверху соединенные, внизу расходятся под углом 90°. Пыльники интрозные, гнезда их вскрываются продольной щелью.

Пыльцевые зерна 6-бороздные, 3-клеточные, широко эллипсоидальные, почти шаровидные. Фертильность пыльцы высокая (от 79 до 94%).

Гинецей состоит из двух плодолистиков, синкарпный, завязь верхняя, 4-лопастная, ложно 4-гнездная. Лопастии завязи сверху гладкие. Столбик один, гинобазический, выходящий из промежуток между лопастями завязи от их основания. На верхушке столбик двураздельный с неравными ветвями. При основании завязи развивается нектароносный диск с 4 лопастями, при этом передняя лопасть его крупнее, чем остальные.

Пестичные цветки. Структурных различий между обоеполыми и пестичными цветками в чашечке, венчике и гинецее не выявлено. Тычинки в пестичных цветках представлены стаминодиями, которые скрыты в расширенной части трубки венчика. Пыльники очень мелкие, полностью лишены пыльцы.

Пестичные цветки даже в полевых условиях легко отличимы от обоеполых по совокупности нескольких признаков. Во-первых, обоеполые цветки и их части всегда крупнее, чем у пестичных цветков (табл. 1). Исключение составляют только параметры долей завязи, по которым два половых типа цветков достоверно не различаются. Во-вторых, трубка венчика обоеполых цветков выдается из чашечки больше, чем наполовину. В пестичных цветках из-за общего уменьшения размеров цветков трубка венчика едва длиннее чашечки и лишь слегка выдается из нее. В-третьих, редукция тычинок в пестичных цветках и превращение их в стамиодии привела к значительному уменьшению (в три раза) размеров пыльников, которые располагаются в зеве венчика. В обоеполых цветках верхние и нижние тычинки значительно превышают зев венчика.

Биология цветения и опыления. Обоеполые цветки *N. gontsharovii* характеризуются ярко выраженной протандрией: пыльники начинают вскрываться на стадии рыхлых бутонов. В это время лопасти рыльца еще сложены вместе и не

готовы воспринимать пыльцу. Позже, после опустошения пыльников, они расходятся друг от друга под острым углом и покрываются сосочками, что свидетельствует об их созревании. К моменту увядания венчика рыльца имеют якоревидную форму и покрыты пыльцой.

Наши исследования показали, что соотношение числа пыльцевых зерен и числа семязачатков в обоеполых цветках *N. gontscharovii* варьирует от 1286 до 1657, позволяя отнести этот вид согласно представлениям R.W. Studen (1977) к факультативно ксеногамным растениям.

Наблюдается одновременное цветение цветков тирса главной оси синфлоресценции и тирсов паракладиев I и II порядков. В результате в пределах синфлоресценции в одно и то же время функционируют множество цветков.

Половая структура ценопопуляции. Изучение особенностей распределения обоеполых и пестичных цветков у *N. gontscharovii* показало, что каждый тип цветка характерен строго для отдельной особи. Следовательно, этот вид относится к гинодиэтическим растениям. В половом спектре изученной ценопопуляции *N. gontscharovii* преобладали обоеполые особи — их доля составляла 93.4%.

ОБСУЖДЕНИЕ

Обнаружение гинодиэции у *N. gontscharovii* вполне закономерно и ожидаемо. Дело в том, что род *Nepeta* характеризуется набором эколого-биологических признаков, тесно связанных с женской двудомностью. К таким признакам относятся следующие: присутствие в таксоне многолетних травянистых растений, большое число видов в составе рода, их широкое распространение в умеренной зоне северного полушария, образование трехклеточной пыльцы (Демьянова, 1985; Godin, 2019, 2020). Поэтому вполне логично ожидать существование гинодиэции как у других видов этого крупного рода, так и, с очень высокой вероятностью, у остальных представителей секции *Macronepeta*, к которой принадлежит *N. gontscharovii*. Такое предположение базируется на нескольких фактах. Во-первых, в настоящее время из 16 представителей этой секции известно два вида с гинодиэцией: *N. sibirica* L. (Демьянова, 1981) и *N. gontscharovii*. Во-вторых, обращает на себя внимание морфологическое описание цветков растений этой секции. По данным А.Л. Буданцева (Budantsev, 1993), виды секции *Macronepeta* характеризуются “трубкой венчика едва или значительно длиннее чашечки”. По нашему мнению, только наличием двух морфологических типов цветков у одного вида — крупных обоеполых с длинными трубками венчика и мелких пестичных с очень короткими трубками венчика —



Рис. 1. *Nepeta gontscharovii* (фото А.Ю. Асташенкова).
Fig. 1. *Nepeta gontscharovii* (photo by A.Yu. Astashenkov).

можно объяснить такое значительное разнообразие в соотношении длины трубки чашечки и венчика. Изучение распространения разных половых форм в таксонах разного уровня и морфологических особенностей их цветков крайне необходимо для составления корректных и объективных ключей для определения видов. Несомненно, это может и будет способствовать выявлению как многих новых интересных сведений по биологии видов, так и эволюционных тенденций в пределах разных таксономических групп.

Наличие женской двудомности у *N. gontscharovii* проявляется в образовании двух типов цветков: крупных обоеполых и мелких пестичных. Для всех в настоящее время изученных гинодиэтических видов сем. Lamiaceae характерна такая же размерная дифференциация цветков разных половых типов (Демьянова, 1985; Godin, 2019, 2020).

К сожалению, в литературе единичны сведения о половой структуре популяций видов рода *Nepeta* несмотря на то, что известна гинодиэция у 14 его видов. Так, в популяциях *Nepeta nuda* ssp.

nuda (= *Nepeta pannonica* L.) доля женских особей варьировала в разные годы от 17.9 до 32.7% (Демьянова, 2013), а в популяциях *N. multifida* L. (= *Schizonepeta multifida* (L.) Briq.) в более широких пределах — от 29.8 до 68.2% (Godin, 2014). Пока сложно обоснованно предполагать, с чем связана довольно низкая частота встречаемости женских особей у *N. gontscharovii*. По нашему мнению, одна из возможных причин этого — географическое распространение видов. Дело в том, что оба представителя с более высокой долей женских особей в популяциях (*N. nuda* ssp. *nuda* и *N. multifida*) характеризуются широкими ареалами, охватывающими почти половину Евразии. *N. gontscharovii*, наоборот, обладает крайне узким ареалом, произрастая лишь в Таджикистане. Однако для обоснования и подкрепления данного предположения необходимо популяционное изучение других видов рода *Nepeta* с женской двудомностью.

В сем. Lamiaceae, с одной стороны, широко распространена самосовместимость (Owens, Ubera-Jiménez, 1992), а, с другой стороны, до сих пор не выявлено подтвержденных случаев самонесовместимости. Тем не менее, в процессе эволюции у многих видов семейства выработались разные механизмы, предотвращающие или значительно сокращающие вероятность автогамии. К ним относятся половая дифференциация, дигогамия (чаще в форме протандрии), геркогамия (пространственное разделение одновременно функционирующих андроеца и гинецея), боковое изгибание тычинок после опорожнения пыльников, интенсивный рост столбика и быстрое созревание рылец и некоторые другие (Демьянова, 1981, 1985; Lloyd, Webb, 1986; Huck, 1992). Кроме того, недавно у единичных представителей семейства выявлена также гетеростилия, в целом не характерная для зигоморфных цветков (Barrett et al., 2000; Moon, 2021). Поэтому наличие гинодиэзии, резко выраженной протандрии обоеполых цветков и факультативной ксеногамии можно рассматривать как адаптации узколокального эндемика *N. gontscharovii* для поддержания его популяций. С одной стороны, за счет более раннего созревания пыльников и разного времени функционирования андроеца и гинецея в обоеполых цветках невозможно формирование семян за счет автогамии. Однако одновременное цветение обоеполых цветков в пределах одной особи полностью не исключает гейтоногамного опыления, которое можно считать своеобразным пугающим механизмом. Формирование достаточного числа пыльцевых зерен и посещение насекомыми растений *N. gontscharovii* обеспечивает высокую вероятность завязывания семян обоеполыми особями в результате ксеногамного опыления. С другой стороны, существование женских особей, хотя и в очень небольшом числе, способствует образованию ими гетерозиготных

семян, формирующихся исключительно в результате перекрестного опыления.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Узколокальный эндемик Гиссаро-Дарваза *Nepeta gontscharovii* характеризуется наличием гинодиэзии: обоеполые и пестичные цветки формируются на разных осях. Оба типа цветков медианно зигоморфные, тетрациклические, гетеромерные: пентамерные в околоцветнике, тетрамерные в андроеце и димерные в гинецеце. В пестичных цветках тычинки редуцированы до стаминодиев, не образующих пыльцу. Размеры изученных морфологических параметров (кроме длины и ширины долей завязи) всегда больше у обоеполых цветков, чем у пестичных. Выявлено три критерия, позволяющие надежно различать цветки разных половых форм: размеры цветков и их частей, соотношение длины трубки венчика и чашечки, положение пыльников. Обоеполые цветки *N. gontscharovii* обладают строго выраженной протандрией. По соотношению числа пыльцевых зерен и семязачатков (от 1286 до 1657) *N. gontscharovii* относится к факультативно ксеногамным видам. В половом спектре изученной ценопопуляции доминировали обоеполые особи (93.4%). Наличие гинодиэзии, строго выраженной протандрии обоеполых цветков и факультативной ксеногамии имеет адаптивное значение для успешного поддержания небольшой по численности ценопопуляции *N. gontscharovii*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № АААА-А21-121011290026-9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Barrett S.C.H., Wilken D.H., Cole W.W. 2000. Heterostyly in the Lamiaceae: the case of *Salvia brandegeei*. — *Plant Syst. Evol.* 223 (3–4): 211–219.
<https://doi.org/10.1007/BF00985280>
- [Budantsev] Буданцев А.Л. 1993. Конспект рода *Nepeta* (Lamiaceae). — *Бот. журн.* 78(1): 93–107.
- Cruden R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. — *Evolution.* 31 (1): 32–46.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1977.tb00979.x>
- Daskalova T. 2005. Polygamy in some species of *Nepeta* (Lamiaceae). — *Phytologia Balcanica.* 11(1): 79–88.
- [Демьянова] Демьянова Е.И. 1981. Об особенностях распространения гинодиэзии в семействе губоцветных. — *Биол. науки.* 9: 69–73.
- [Демьянова] Демьянова Е.И. 1985. Распространение гинодиэзии у цветковых растений. — *Бот. журн.* 70 (10): 1289–1301.

- [Демуанова] Демьянова Е.И. 2013. Половой полиморфизм некоторых степных растений Центрально-Черноземного заповедника. — Вест. Пермского ун-та. Сер. Биология. 2: 11–18.
- [Демуанова] Демьянова Е.И. 2019. О половом полиморфизме в роде *Nepeta* L. — Вест. Пермского ун-та. Сер. Биология. 1: 12–20.
<https://doi.org/10.17072/1994-9952-2019-1-12-20>
- [Fedorov, Artyushenko] Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т. 1975. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л. 351 с.
- [Godin] Годин В.Н. 2009. Морфология цветков *Schizonepeta multifida* (Lamiaceae) в связи с половой дифференциацией. — Бот. журн. 94 (12): 1784–1790.
- [Godin] Годин В.Н. 2014. Половая структура ценопопуляций *Schizonepeta multifida* (Lamiaceae) в Кузнецком нагорье. — Растительный мир Азиатской России. 3 (15): 39–43.
- [Godin] Годин В.Н. 2019. Распространение гинодиэции в системе APG IV. — Бот. журн. 104 (5): 345–356.
<https://doi.org/10.1134/S0006813619050053>
- [Godin] Годин В.Н. 2020. Распространение гинодиэции у цветковых растений. — Бот. журн. 105 (3): 236–252.
<https://doi.org/10.31857/S0006813620030023>
- Huck R.B. 1992. Overview of pollination biology in the Labiatae. — In: Harley R.M., Reynolds T. (eds.). Advances in Labiate science. Kew. P. 167–181.
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 S.
- [Kochkareva] Кочкарева Т.Ф. 1986. Род 739. Котовник — *Nepeta* L. — В кн.: Флора Таджикской ССР. Т. 8. Л. С. 104–142.
- Kokkini S., Babalonas D. 1982. Morphological variation in *Nepeta nuda* L. — Fedd. Repert. 93 (1–2): 71–76.
<https://doi.org/10.1002/fedr.19820930110>
- Lloyd D.G. 1976. The transmission of genes via pollen and ovules in gynodioecious angiosperms. — Theor. Popul. Biol. 9 (3): 299–316.
[https://doi.org/10.1016/0040-5809\(76\)90050-2](https://doi.org/10.1016/0040-5809(76)90050-2)
- Lloyd D.G., Webb C.J. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy. — N. Z. J. Bot. 24 (1): 135–162.
<https://doi.org/10.1080/0028825X.1986.10409725>
- Maurice S., Charlesworth D., Desfeux C., Couvet D., Gouyon P.-H. 1993. Evolution of gender in hermaphrodites of gynodioecious populations with nucleo-cytoplasmic male-sterility. — Proc. R. Soc. Lond. B. 251 (1332): 253–261.
<https://doi.org/10.2307/49859>
- Meehan T. 1889. On Gyno-Dioecious Labiatae. — Bull. Torr. Bot. Club 16 (2): 49–51.
<https://doi.org/10.2307/2476539>
- Moon H.-K. 2021. Confirmation of distyly in *Perovskia* and floral dimorphism of *P. abrotanoides* (Salviinae: Lamiaceae). — Flora. 283. 151905.
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151905>
- Owens S.J., Ubera-Jiménez J.L. 1992. Breeding systems in Labiatae. — In: Advances in Labiate science. Kew. P. 257–280.
- [Poyarkova] Пояркова А.И. 1954. Род 1254. Котовник — *Nepeta* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 20. С. 286–437.
- Ronse de Craene L.P. 2010. Floral Diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Cambridge University Press. 441 p.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.
- Webb C.J. 1979. Breeding systems and the evolution of dioecy in New Zealand apioid Umbelliferae. — Evolution. 33 (2): 662–672.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1979.tb04719.x>
- Webb C.J. 1981. Test of a model predicting equilibrium frequencies of females in populations of gynodioecious angiosperms. — Heredity. 46 (3): 397–405.
<https://doi.org/10.1038/hdy.1981.48>

GYNODIOECY IN *NEPETA GONTSCHAROVII* (LAMIACEAE)

V. N. Godin^{a, #}, A. Yu. Astashenkov^a, and V. A. Cheryomushkina^a

^aCentral Siberian Botanical Garden SB RAS
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

#e-mail: vn.godin@mpgu.su

Gynodioecy is described for the first time in *Nepeta gontscharovii*, an endemic herbaceous polycarpic plant from the Hissar Darvaz mountains (Tajikistan). *N. gontscharovii* forms the flowers of two types: perfect and pistillate, on different plants. Both types of flowers are median zygomorphic, tetracyclic, and heteromeric: pentamerous in the perianth, tetramerous in the androecium, and dimerous in the gynoecium. The stamens in pistillate flowers have transformed into staminodes. We have observed that the values of the vast majority of the studied morphological traits in perfect flowers are larger than in the pistillate ones. Three criteria have been identified which allow to distinguish reliably the flowers of different sexual forms: the size of flowers and their parts, the ratio of the length of corolla tube and calyx, and the position of anthers. The perfect flowers are characterized by pronounced protandry. According to the determined pollen/ovules ratio (from 1286 to 1657), *N. gontscharovii* is to be considered as a facultative xenogamous species. Females were rare (6.6%) in the studied population. We discuss the presence and distribution of gynodioecy within the genus *Nepeta* and section *Macronepeta* and its adaptive significance for the *N. gontscharovii* population.

Keywords: gynodioecy, *Nepeta gontscharovii*, sex ratio

ACKNOWLEDGEMENTS

The work is carried out within the framework of the State assignment of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS № AAAA-A21-121011290026-9.

REFERENCES

- Barrett S.C.H., Wilken D.H., Cole W.W. 2000. Heterostyly in the Lamiaceae: the case of *Salvia brandegeei*. — *Plant Syst. Evol.* 223 (3–4): 211–219.
<https://doi.org/10.1007/BF00985280>
- Budantsev A.L. 1993. A synopsis of the genus *Nepeta* (Lamiaceae). — *Bot. Zhurn.* 78 (1): 93–107 (In Russ.).
- Cruden R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. — *Evolution.* 31 (1): 32–46.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1977.tb00979.x>
- Daskalova T. 2005. Polygamy in some species of *Nepeta* (Lamiaceae). — *Phytologia Balcanica.* 11 (1): 79–88.
- Demyanova E.I. 1981. About the features of the extent of gynodioecy in Lamiaceae. — *Biol. Nauki.* 9: 69–73 (In Russ.).
- Demyanova E.I. 1985. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — *Bot. Zhurn.* 70 (10): 1289–1301 (In Russ.).
- Demyanova E.I. 2013. Sexual polymorphism of some steppe plants of Central Chernozymnii Reserve. — *Bulletin of Perm University. Biology.* 2: 11–18 (In Russ.).
- Demyanova E.I. 2019. Concerning sexual polymorphism in *Nepeta* L. — *Bulletin of Perm University. Biology.* 1: 12–20 (In Russ.).
<https://doi.org/10.17072/1994-9952-2019-1-12-20>
- Fedorov A.I., Artyushenko Z.T. 1975. *Organographia illustrata plantarum vascularum.* Flos. Leningrad. 351 p. (In Russ.).
- Godin V.N. 2009. Flower morphology of *Schizonepeta multifida* (Lamiaceae) in the context of their sex differentiation. — *Bot. Zhurn.* 94 (12): 1784–1790 (In Russ.).
- Godin V.N. 2014. Sexual structure of coenopopulations of *Schizonepeta multifida* (Lamiaceae) in Kuznetsk Highland. — *Flora and Vegetation of Asian Russia.* 3 (15): 39–43 (In Russ.).
- Godin V.N. 2019. Distribution of gynodioecy in APG IV system. — *Bot. Zhurn.* 104 (5): 345–356 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0006813619050053>
- Godin V.N. 2020. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — *Bot. Zhurn.* 105 (3): 236–252 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813620030023>
- Huck R.B. 1992. Overview of pollination biology in the Labiatae. — In: *Advances in Labiate science.* Kew. P. 167–181.
- Knuth P. 1898. *Handbuch der Blütenbiologie.* Bd. II. T. I. Leipzig. 697 S.
- Kochkareva T.F. 1986. Genus 739. *Nepeta* L. — In: *Flora Tadzhikskoy SSR.* Leningrad. P. 104–142 (In Russ.).
- Kokkini S., Babalonas D. 1982. Morphological variation in *Nepeta nuda* L. — *Fedd. Repert.* 93 (1–2): 71–76.
<https://doi.org/10.1002/fedr.19820930110>
- Lloyd D.G. 1976. The transmission of genes via pollen and ovules in gynodioecious angiosperms. — *Theor. Popul. Biol.* 9 (3): 299–316.
[https://doi.org/10.1016/0040-5809\(76\)90050-2](https://doi.org/10.1016/0040-5809(76)90050-2)
- Lloyd D.G., Webb C.J. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy. — *N. Z. J. Bot.* 24 (1): 135–162.
<https://doi.org/10.1080/0028825X.1986.10409725>
- Maurice S., Charlesworth D., Desfeux C., Couvet D., Gouyon P.-H. 1993. Evolution of gender in hermaphrodites of gynodioecious populations with nucleo-cytoplasmic male-sterility. — *Proc. R. Soc. Lond. B.* 251 (1332): 253–261.
<https://doi.org/10.2307/49859>
- Meehan T. 1889. On Gyno-Dioecious Labiatae. — *Bull. Torr. Bot. Club* 16 (2): 49–51.
<https://doi.org/10.2307/2476539>
- Moon H.-K. 2021. Confirmation of distyly in *Perovskia* and floral dimorphism of *P. abrotanoides* (Salviinae: Lamiaceae). — *Flora.* 283. 151905.
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151905>
- Owens S.J., Uberta-Jiménez J.L. 1992. Breeding systems in Labiatae. — In: *Advances in Labiate science.* Kew. P. 257–280.
- Poyarkova A.I. 1954. Genus 1254. *Nepeta* L. — In: *Flora USSR.* Vol. 20. Moscow–Leningrad. P. 286–437.
- Ronse de Craene L.P. 2010. *Floral Diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution.* Cambridge University Press. 441 p.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research.* 4th edition. New York. 937 p.
- Webb C.J. 1979. Breeding systems and the evolution of dioecy in New Zealand apioid Umbelliferae. — *Evolution.* 33 (2): 662–672.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1979.tb04719.x>
- Webb C.J. 1981. Test of a model predicting equilibrium frequencies of females in populations of gynodioecious angiosperms. — *Heredity.* 46 (3): 397–405.
<https://doi.org/10.1038/hdy.1981.48>

STUDIES ON THE EMBRYOLOGY OF *CALAMUS PRASINUS* (ARECACEAE) – AN ENDEMIC PLANT FROM THE WESTERN GHATS OF KARNATAKA

© 2023 г. H. N. Krishna-Kumar^{1,*}

¹ Department of Studies in Biotechnology Pooja Bhagavat Memorial Mahajana Education Centre PG wing of SBRR Mahajana First Grade College (Autonomous) Affiliated to University of Mysore K.R.S. Road Metagalli, Mysore-570 016, Karnataka, India

*e-mail: hnkrisnakumars@gmail.com

Received July 8., 2022

Revised December 23., 2022

Accepted January 17., 2023

The genus *Calamus* in the family Arecaceae is embryologically not well studied. The present work on the embryology of *Calamus prasinus* is the first investigation. A transverse section of young male staminate flower shows 6 tetrasporangiate anthers. The anther wall comprises an epidermis, an endothecium, a middle layer and a tapetum. The tapetum is of secretory type and its cells are 2–3 nucleated. The successive meiotic division in the pollen mother cells resulting in the formation of isobilateral and tetrahedral microspore tetrads. Occasionally, T-shaped and linear tetrads have been observed. The pollen grains are shed at 2-celled condition. The ovary is superior, tricarpeal, syncarpous and contains 3 ovules on an axile placenta. The ovule is anatropous, bitegmic and crassinucellate. The archesporial cell divides periclinally to form a primary parietal cell and a sporogenous cell. The sporogenous cell differentiates to megaspore mother cell, which undergoes meiotic division and subsequent cytokinesis forming a linear tetrad. The chalazal functional megaspore undergoes three successive mitotic divisions without cytokinesis that results in the formation of an 8-nucleate embryo sac. The embryo sac contains two synergids, one an egg cell at the micropylar end, three antipodal cells at the chalazal end and a central cell with two polar nuclei. The development of female gametophyte conforms to the *Polygonum* type.

Keywords: *Calamus prasinus* rattans, anther wall, pollen grains, ovule, female gametophyte.

DOI: 10.31857/S0006813623020072, **EDN:** EXIXET

The genus *Calamus* L. belongs to the family Arecaceae Bercht. & J. Presl. The family Arecaceae comprises about 212 genera and 3000 species (Takhtajan, 1987). The members of the Arecaceae commonly called Palms are particularly abundant in the Indomalayan region and South America. *Calamus* is a paleotropical genus with about 370 species distributed worldwide (Uhl, Dransfield, 1987). They are mainly found in the tropical rain forests and constitute an integral part of the tropical forest ecosystem. In India, the genus *Calamus* (commonly called cane or rattan) is represented by about 31 species of which 8 species are endemic (Ahmedullah, Nayar, 1986). Indian rattans are distributed in tropical wet evergreen forests and semi-evergreen to moist deciduous forests from almost sea level to 1500 meter altitude with rainfall ranging from 1500–3000 millimeter. There are 14 species of rattans recorded in Karnataka (Hajra et al., 1996; Krishna Kumar, Ramaswamy, 2004), of which about 5 are endemic (Renuka, 1992). Evergreen and moist deciduous forests of Western Ghats form the largest natural home of rattans in Karnataka. Rattans are perennials, generally clustered, high climbing spiny

palms. The slender rattan palms with a scandent habit grow through the canopy of some of the tallest trees of tropical forests and reach a length of hundreds of meters (Bailey, 1946). They are dioecious, flowering is annual and pleoanthic. *Calamus* is economically very important. Rattans are extensively used for making furniture, fancy articles etc. Rattan products play an important role in the economic activity of many countries. In South East Asia, it is estimated that over 5 million peoples are involved in rattan industry. The annual global revenue exceeds US \$ 6.7 billion (Lakshmana, 1993). Rattans are also used in Ayurvedic system of medicine for curing various diseases like Cough, Edema, Herpes, Diabetes, Rabies etc (Lakshmana, 1993). Over exploitation and deforestation for the past few decades has led to a drastic depletion of rattan resources in India. *Calamus rheedi* Griff. formerly reported in the forests of Western Ghats could not be found now. The Red data book has already warned about *Calamus nagbettai* R.R. Fernandez & Dey. A few species like *Calamus dransfieldii* Renuka, *C. karnatakensis* Renuka & Lakshmana, *C. lakshmana* Renuka, *C. prasinus* Lakshmana & Renuka,

C. stolonifer Renuka, *C. travancoricus* Bedd. ex Hook. f., *C. vattayila* Renuka have decreased in their abundance in the forests of Western Ghats (Lakshmana, 1993). Despite this, it is surprising that, canes have not attracted any studies on their reproductive biology. This may be because of their spiny character, inaccessibility and the difficulties in collecting flowers and fruits in forests at great heights.

Calamus prasinus Lakshmana & Renuka is a solitary high climbing palm growing up to 30 meters height. It is endemic to the forests of Western Ghats of Karnataka. Stem is covered over by sheath with densely armed long spines. Leaves grow up to 2.5 m long and have curved spines. Inflorescence is long, pendulous and spiny. Flowering period is generally from November to December and the fruiting period is from May to June. Fruits are globose with hard seeds.

The embryological studies of the family Arecaceae have been reviewed by Schnarf (1931), Davis (1966) and Johri et al., (1992). However, the embryology of thousands of species of palms has remained uninvestigated. This is especially so with reference to the rattans, they are embryologically understudied (Krishna Kumar, Ramaswamy, 2003). Furthermore, active research of the reproductive biology of these interesting climbers is needed to save some of them from extinction. The present study proposes to fill a gap in our knowledge on the reproduction of *Calamus prasinus* and compare the development of its reproductive structures with other investigated species of Arecaceae.

MATERIALS AND METHODS

The staminate and pistillate flowers of *Calamus prasinus* Lakshmana & Renuka at different stages of development for the present study were collected from evergreen forests of Sampaje (Kodagu district) and Kollamogaru (Dakshina Kannada district), Karnataka State, India. Frequent field trips were undertaken to the same locality to collect the floral materials. The collected materials were fixed in FAA (Formalin: Acetic acid: 70% Alcohol). After fixation (24–48 hrs), the fixed materials were washed in running tap water and preserved in 70% ethanol. The male and female flowers at different stages of development were dehydrated using ethanol and xylol. After dehydration, paraffin infiltration and embedding of the floral materials were made. Transverse and longitudinal sections were taken at 8–14µm thickness using a microtome. The paraffin ribbons containing sections were affixed on to the slides using egg albumen as adhesive. The micro-preparations were processed following the customary method of Alcohol-Xylene series. The sections were stained with Heidenhein's iron alum and Haematoxylin, counterstained with erythrosine and mounted using DPX mountant. The slides were observed under microscope, stages were identified and micrographs were made.

Plant names and surnames of taxon authors are given in accordance with the standards adopted in the International Plant Names Index (IPNI) database (<https://www.ipni.org/>).

RESULTS

Development of male reproductive structures

The staminate flowers of the *Calamus prasinus* are small and pale yellow in colour. A transverse section of young flower shows 6 stamens located in one whorl and a pistillode at the centre (Fig. 1a). Each anther has 4 microsporangia (Fig. 1a). The archesporial cell is differentiated at the early stages of development. The archesporium in the anther primordium consists of one layer of hypodermal cells in each corner, which divides periclinally to form the primary parietal and sporogenous cells. Further the primary parietal cells divide anticlinally and periclinally to form 3 layers underneath the epidermis. The anther wall comprises an epidermis, an endothecium, one middle layer and a tapetum (Fig. 1b). Tapetum is of the secretory type which nourishes the developing pollen mother cells. The tapetal cells are initially uninucleate but become 2–3 nucleate later (Fig. 1c). They start disorganizing along with middle layer during meiosis—I in the pollen mother cells. The sporogenous cells divide to form a sporogenous tissue (Fig. 1b, c). In the young microsporangium, the epidermal layer is very prominent with conspicuous nucleus. The cells of the epidermis of the mature anther don't contain the nuclei (Fig. 1d). During the course of development of the anther the cells of the endothecium elongate radially and it is one of the prominent layers in the mature anther. The endothecium develops fibrous thickenings on cell walls. The same fibrous thickenings develop in the cells of the connective (Fig. 1d). Several epidermal cells at the border of the neighboring microsporangia have thin walls and form a stomium involved in the dehiscence of the anther (Fig. 1d). When the septum becomes disorganized, the two anther loculi coalesce and release the pollen grains.

The pollen mother cells undergo meiotic divisions and subsequent cytokinesis resulting in the formation of isobilateral and tetrahedral microspore tetrads. Occasionally, T-shaped and linear tetrads have been noticed (Fig. 2a, b). The microspogenesis in the pollen mother cells is of the successive type. Microspores released from the tetrads have a centrally located nucleus (Fig. 2c). Then, the nucleus of microspore migrates to the periphery before it divides to form a small lenticular generative cell and large vegetative cell. Pollen grains at the time of shedding are 2-celled (Fig. 2d).

Development of female reproductive structures

The ovary is superior, tricarpeal, syncarpous and has 3 ovules on an axile placenta (Fig. 3a) of which only one ovule is functional, other two degenerates at the

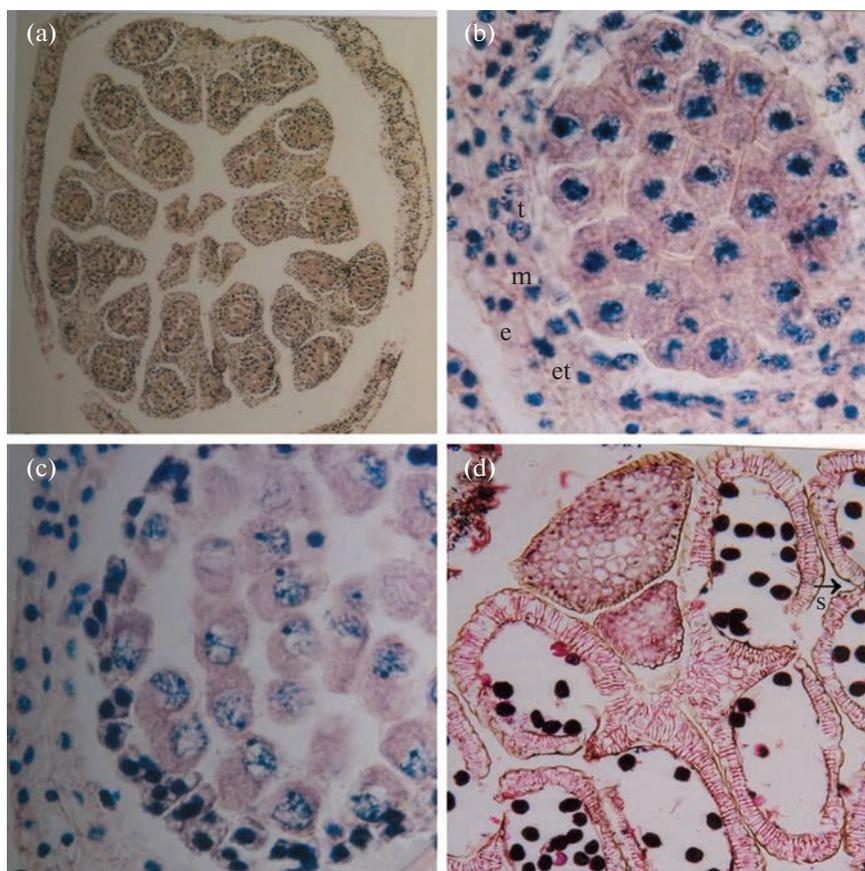


Fig. 1. Anther development in *Calamus prasinus* a – transverse section (hereinafter T.S.) of a male flower showing sections of young anthers. $\times 50$. b – T.S. of young microsporangium showing sporogenous tissue. $\times 400$. (e – epidermis; et – endothecium; m – middle layer; t – tapetum) c – T.S. part of microsporangium to show pollen mother cells. $\times 400$. d – section of an anther at the time of dehiscence (S – stoma) $\times 200$.

2-nucleate stage of embryo sac development. The ovule is anatropous, bitegmic and crassinucellate (Fig. 3b). The funiculus of the ovule is massive and cylindrical. The stylar canals as well as the locular extensions are lined by radially elongated glandular cells, which show starch grains and these cells function as the transmitting tissue. In each ovule, one vascular bundle from the funiculus enters the chalaza and branches into the outer integument. The ovular primordium takes its origin early in the development of the ovary. The initials for both the integuments become demarcated simultaneously. The outer integument is thicker than the inner integument. The micropyle is straight, formed by both integuments (Fig. 3b). The terminal part of the young ovules which develops in to the nucellus is relatively very small when compared to the funicular part. The nucellus in the ovular primordium is scanty and one-layered. Gradually it becomes 2–3 layered by the time the megaspore mother cell is differentiated.

One of the hypodermal cells in the ovular primordium enlarges with prominent nucleus and dense cytoplasm and functions as archesporial cell. The

archesporial cell divides periclinally to form a primary parietal cell and a sporogenous cell and the latter differentiates as the megaspore mother cell (Fig. 3c). During its development it acquires an elongated and tapering form (Fig. 3d). The primary parietal cell by periclinal and anticlinal division forms 2–3 layered parietal tissue above the megaspore mother cell. The megaspore mother cell consecutively undergoes two meiotic divisions and subsequent caryokinesis resulting in a linear tetrad of megaspores. The three megaspores present at the micropylar side degenerate at the later stages of its development. The chalazal megaspore becomes functional (Fig. 4). The functional megaspore undergoes three successive mitotic divisions without cytokinesis that results in the formation of an 8-nucleate embryo sac (Fig. 5a, b). The embryo sac contains seven cells which include two synergids, one egg cell at the micropylar end, three antipodal cells at chalazal end and a central cell with two polar nuclei (Fig. 5c). Later, the polar nuclei fuse to form a secondary nucleus (Fig. 5d). The antipodals are small and ephemeral. They degenerate after the fusion of polar

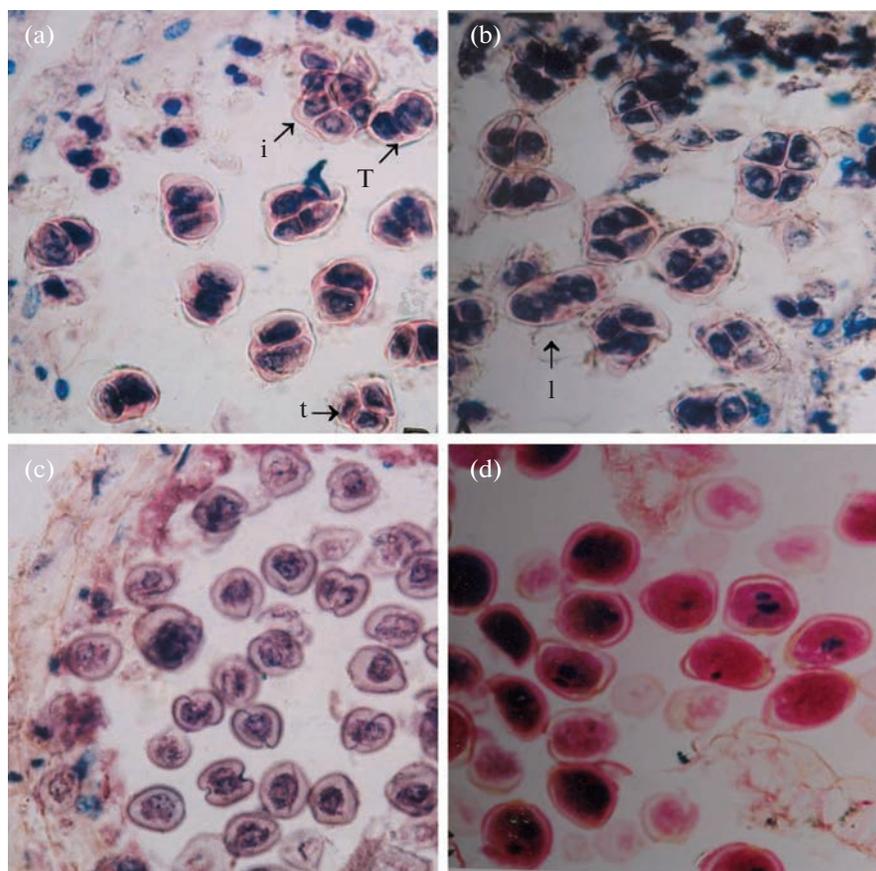


Fig. 2. Microspore tetrads and pollen grain development in *Calamus prasinus*, b – T.S. part of microsporangium to show tetrads. $\times 400$. (i – isobilateral tetrad; T – T-shaped tetrad; t – tetrahedral tetrad; l – linear tetrad) c – T.S. of a microsporangium at the microspore stage. $\times 400$. d – T.S. part of microsporangium to show pollen grains at the time of shedding. $\times 400$.

nuclei. The development of female gametophyte conforms to the *Polygonum* type (Maheshwari, 1950).

DISCUSSION

Earlier literature on the embryology of all the investigated species of the family Arecaceae showed that, the structure and development of their microsporangium and male gametophyte, megasporangium and female gametophyte are essentially uniform with minor variations (Davis, 1966; Johri et al., 1992; Krishna Kumar, Ramaswamy, 2003; Krishna Kumar, 2021). The anther is tetrasporangiate with hypodermal origin of the archesporium. The archesporial cells undergo periclinal division to form primary parietal and the primary sporogenous layers. The parietal cells divide by anticlinal and periclinal divisions to form a wall of 3–4 layers. The developmental pattern of the microsporangium wall is of monocotyledonous type (Davis, 1966). In *Calamus prasinus*, the anther wall comprises 4 layers with one middle layer as in most other investigated species of *Calamus*. However, 4–5 layered anther walls have been noticed in *Calamus gamblei* and *C. rotang* (Krishna Kumar, Ramaswamy,

2003). In contrast to this, 6–8 layered anther walls were reported in *Cocos nucifera* L. (Juliano, Quisumbing, 1931). Mahabale and Chennaveeraiah (1957) found a 5–6 layered anther wall in *Hyphaene indica* Becc. In *Dypsis decaryi* (Jum.) Beentje & J. Dransf. 5 layered anther walls have been noticed with two middle layers (Krishna Kumar, 2021).

The tapetum is one of the important layers in the anther, which nourishes the developing pollen mother cells. The secretory type of tapetum has been observed in the present study as in other investigated species of Palms (Rao, 1959b; Mahabale, Biradar, 1968; Biradar, 1968; Biradar, Mahabale, 1968; Shirke, Mahabale, 1972; Kulkarni, Mahabale, 1974; Robertson, 1976a; Krishna Kumar, Ramaswamy, 2003; Krishna Kumar, 2021). The cells of the tapetum contains single nucleus in the beginning but at later stages of its development they become 2–3 nucleated. Binucleated tapetal cells were observed in the earlier works on *Calamus stolonifer*, *C. nagbettaii*, *C. rotang* L., *Hyphaene indica*, *Areca catechu* L., *Chrysalidocarpus lutescens* H. Wendl., *Phoenix sylvestris* (L.) Roxb. and *Dypsis decaryi* (Rao, 1959a; Johri et al., 1992; Krishna Kumar, 2021). Krishna Kumar, Ramaswamy (2003) re-

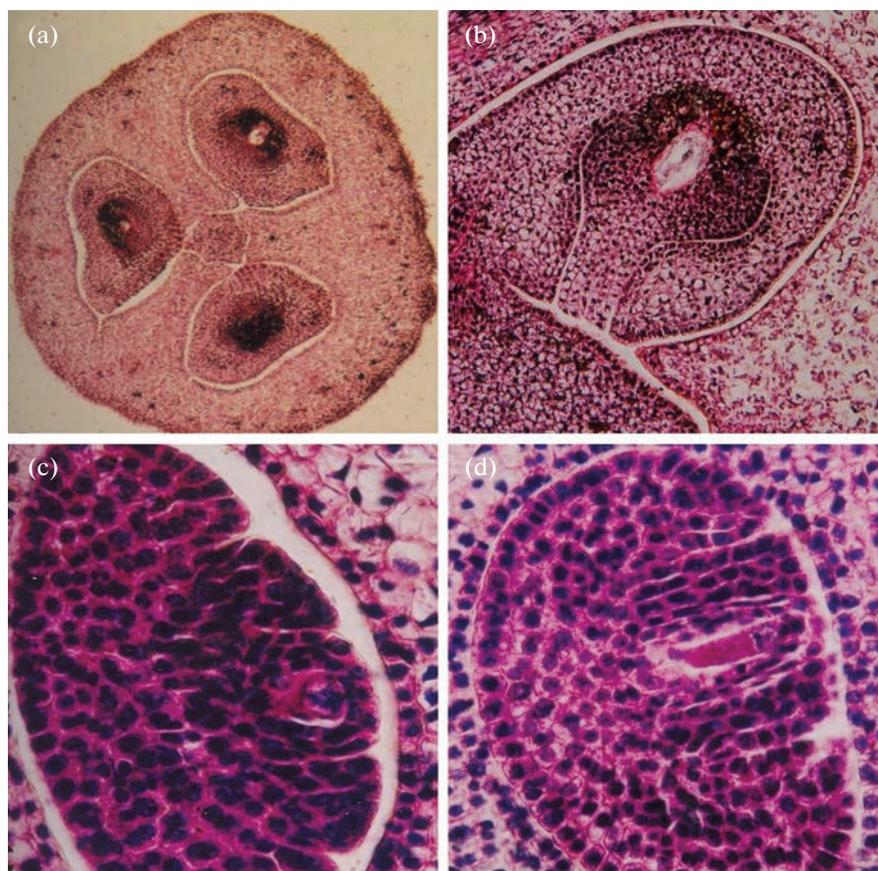


Fig. 3. Structure and development of the ovule in *Calamus prasinus*. a – T.S. of a female flower showing sections of 3 ovules on an axile placenta. $\times 400$. b – longitudinal section (hereinafter L.S.) part of a female flower showing anatropous ovule. $\times 400$. c, d – L.S. of ovule to show megaspore mother cell at the early (c) and late (d) stages of development. $\times 400$.

ported 2–3 nucleated tapetal cells in *Calamus travancoricus*. The fusion of nuclei and polyploidization in tapetal cells was noticed in *Calamus gamblei* and *C. stolonifer* (Krishna Kumar, Ramaswamy, 2003). Such a feature has not been observed in the presently investigated species. In *Calamus prasinus* disorganization of the tapetal cells has been noticed before the commencement of meiosis in the pollen mother cells. This is essential for providing nutrition to the pollen mother cells. The present investigation showed that the walls of the tapetal cells stretch radially and start breaking down as in other investigated species of *Calamus* (Krishna Kumar, Ramaswamy, 2003).

The development of fibrous secondary wall thickenings was observed in endothecium. The same was reported in other investigated species of Palms (Johri et al., 1992; Krishna Kumar, Ramaswamy, 2003; Krishna Kumar, 2021). In *Calamus prasinus* the cells at the connective side also start to develop fibrous thickenings in addition to the endothecium, as in *Calamus gamblei* (Krishna Kumar, Ramaswamy, 2003). Krishna Kumar (2021) reported that, the cells of the connective completely filled with tannins at the early stages of development in *Dypsis decaryi*. The same was

observed in the tribe Ceroxylineae (Rao, 1959b). In *Calamus prasinus*, the epidermal layer in the young microsporangium is very prominent and at the later stages of its development, the cells become non-nucleated as in other investigated species of Palms (Krishna Kumar, Ramaswamy, 2003; Krishna Kumar, 2021).

The pollen mother cells undergo successive type of microsporogenesis as in other investigated species of *Calamus* (Krishna Kumar, Ramaswamy, 2003). However, *Chrysalidocarpus lutescens* and *Dypsis decaryi* have the simultaneous type of microsporogenesis (Rao 1959b; Krishna Kumar, 2021). The isobilateral and tetrahedral microspore tetrads have been observed in the present work. The same was reported in *Phoenix*, *Caryota urens* L. and *Dypsis decaryi* (Mahabale, Biradar, 1968; Biradar, 1968; Biradar, Mahabale, 1968; Shirke, Mahabale, 1972; Krishna Kumar, 2021). In the present investigation, occasionally T-shaped and linear tetrads have also been observed as in *Hyphaene indica* (Mahabale, Chennaveeraiah, 1957). In *Areca catechu* and *Chrysalidocarpus lutescens* isobilateral, decussate and tetrahedral tetrads were recorded (Rao, 1959b). In *Dypsis decaryi* and *Hyphaene indica*,

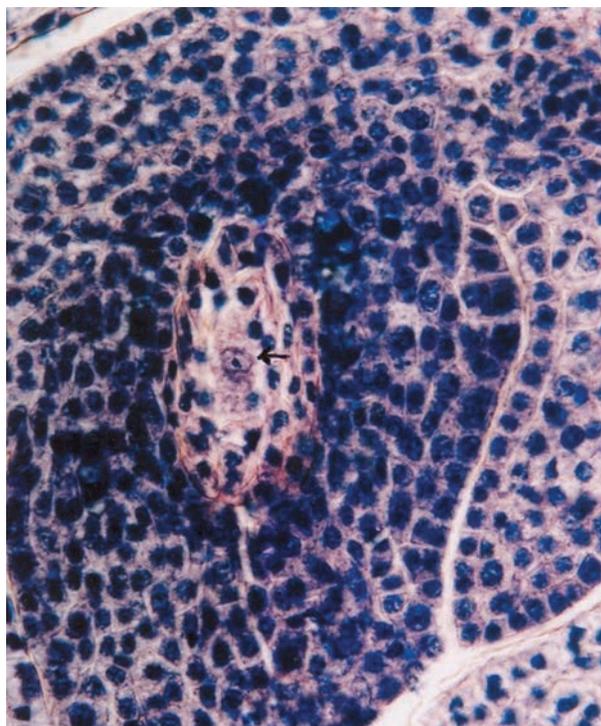


Fig. 4. Ovule with functional megaspore in *Calamus prasinus* L.S.; functional megaspore is shown by arrow. $\times 400$.

a rare instance of polyspory was observed (Mahabale, Chennaveeraiah, 1957; Krishna Kumar, 2021). In general, between the two adjacent microsporangia a stomium of thin-walled cells is organized. In *Calamus prasinus*, the anther dehiscence at the region of stomium and releases the pollen grains as in other investigated palms (Johri et al., 1992). The pollen grains are shed at 2-celled condition as in most investigated species of Palms (Johri et al., 1992; Krishna Kumar, Ramaswamy, 2003; Krishna Kumar, 2021). However, Krishna Kumar and Ramaswamy (2003) reported 2 and 3 celled pollen grains at the time of shedding in *Calamus gamblei* and *C. rotang*, 2-celled pollen grains are predominant.

In all the investigated species of palms the ovary is superior, tricarpeal syncarpous and trilocular with a single ovule in each locule on an axile placenta (Johri et al., 1992; Krishna Kumar 2021). The same has been observed in the presently investigated species of *Calamus*. The ovule of *Calamus prasinus* is bitegmic, crassinucellate and anatropous as in the majority of the investigated palms (Johri et al., 1992). The same was reported by Mahabale and Biradar (1968) in *Phoenix sylvestris*. However, the ovules in *Dypsis decaryi*, *Chrysalidocarpus* and *Areca* are bitegmic, crassinucellate and hemianatropous (Rao, 1959b; Krishna Kumar, 2021). In *Howea* Becc. and *Actinophloeus* Becc. Rao (1959b) reported orthotropous and pendulous ovules. Mahabale and Chennaveeraiah (1957) observed orthotropous ovules in *Hyphaene indica*. In the

species of *Cocos* L., *Areca concinna* Thwaites, *Phoenix sylvestris* and *Livistona chinensis* R. Br., the integumentary tapetum like cells were observed (Rao, 1959a, b; Mahabale, Biradar, 1968; Kulkarni, Mahabale, 1974).

In the ovular primordium, a single hypodermal cell differentiates as the archesporium. The archesporial cell divides periclinally to form a primary parietal cell and a sporogenous cell. The sporogenous cell directly functions as megaspore mother cell. The same was observed in majority of the investigated species of palms (Davis, 1966; Johri et al., 1992; Krishna Kumar, 2021). However, in *Dypsis decaryi*, *Elaeis guineensis* Jacq. and *Phoenix sylvestris* occasionally two megaspore mother cells were noticed in each ovule (Krishna Kumar, 2021; De Poerck, 1950; Mahabale, Biradar, 1968). The twin embryo sacs were noticed in *Elaeis guineensis* (Kajale, Ranade, 1953). The megaspore tetrads are linear and the three megaspores present on the micropylar side degenerate at later stages of its development. The same was reported in majority of the investigated species of palms (Johri et al., 1992; Krishna Kumar, 2021). Both linear and T-shaped tetrads were observed in *Caryota mitis* Lour., *Chrysalidocarpus lutescens* and *Caryota urens* (Rao 1959a; Shirke, Mahabale, 1972). In contrast, four different kinds of megaspore tetrads such as linear, isobilateral, T-shaped and inverted T-shaped tetrads were observed in *Elaeis guineensis* (Kajale, Ranade, 1953). The chalazal functional megaspore undergoes three successive mitotic divisions without cytokinesis that result in the formation of an 8-nucleate embryo sac as in most investigated palms (Johri et al., 1992; Krishna Kumar, 2021). The pattern of development of female gametophyte conforms to the monosporic 8-nucleate *Polygonum* type Maheshwari (1950). However, Mahabale and Chennaveeraiah (1957) reported a bisporic 8-nucleate *Allium* type of female gametophyte development in *Hyphaene indica*.

CONCLUSION

The present investigation on development of male and female reproductive structures in *Calamus prasinus* revealed that, the pattern of development of pollen grains and the embryo sac is essentially similar as in most investigated members of the Arecaceae. The family Arecaceae is characterized by a wide diversity of traits in the development of the reproductive structures. The anther wall in most investigated species (*Actinophloeus macarthurii* Becc. ex A. Raderm., *Areca catechu*, *A. triandra* Roxb. ex Buch.-Ham., *Caryota urens*, *Chrysalidocarpus lutescens*, *Cocos plumosa* Lodd. ex Loudon, *Howea belmoreana* (C. Moore & F. Muell.) Becc., *Licuala Wurmb*, *Phoenix sylvestris*, *P. pusilla* Lour., *P. acaulis* Roxb., *P. reclinata* Jacq., *Livistona chinensis*, *Caryota urens*, *Calamus gamblei*, *C. nagbettaii*, *C. rotang*, *C. stolonifer*, *C. travancoricus* and *Dypsis decaryi*) are 4–5 layered. On the other

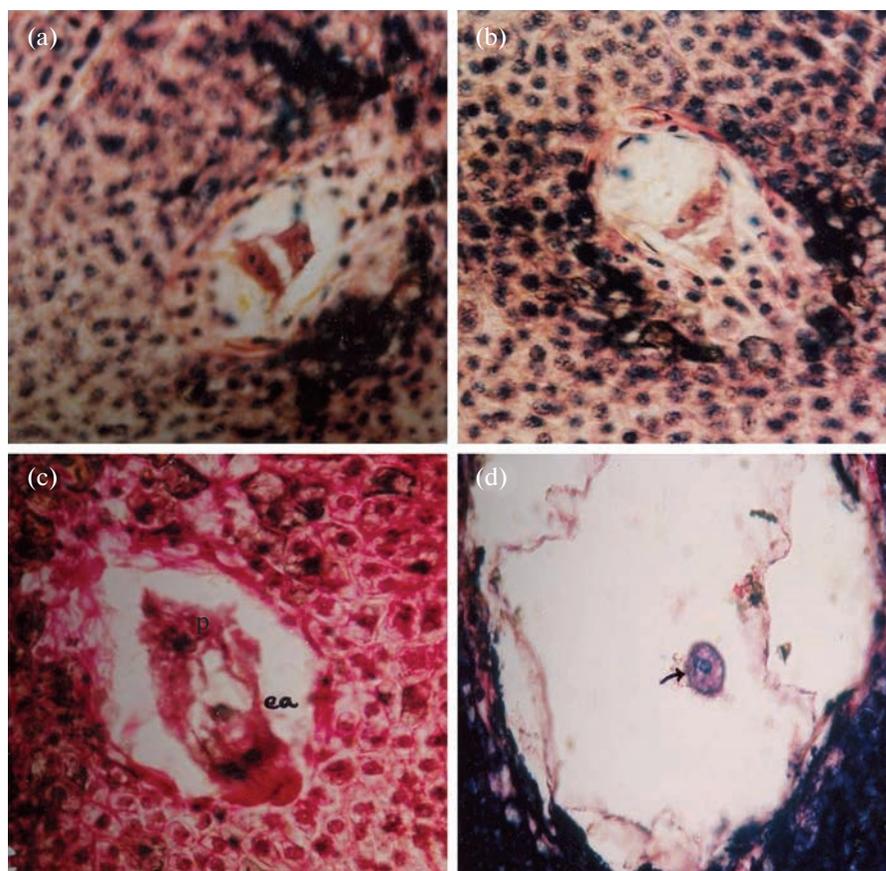


Fig. 5. Embryo sac development in *Calamus prasinus*. a, b – adjacent sections to show 8-nucleate embryo sac. $\times 400$. c – L.S. part of ovule to show egg apparatus and polar nuclei. $\times 400$. (ea – egg apparatus, p – polar nuclei) d – L.S. part of ovule to show secondary nucleus (Arrow). $\times 400$.

hand, 6–8 layered anther walls was found in *Cocos nucifera*, *Borassus flabellifer* L., *Pritchardia* Seem. & H. Wendl., and *Hyphaene indica*. In all the investigated members of Arecaceae, the tapetum is of the secretory type. The tapetal cells are uninucleate initially subsequently they become 2-nucleate in most of the investigated species such as *Calamus stolonifer*, *Calamus nagbettaii*, *Calamus rotang*, *Hyphaene indica*, *Areca catechu*, *Chrysalidocarpus lutescens*, *Phoenix sylvestris* and *Dypsis decaryi*. Nuclear fusions and polyploidization of tapetal cells is observed in *Calamus gamblei* and *C. stolonifer*.

Simultaneous division of the pollen mother cells were observed dominated in majority of the investigated species such as *Chamaedorea sartorii* Liebm. in Mart., *C. glaucophylla* Hort., *C. karwinskyana* H. Wendl., *C. corallina* Hook. f., *Cocos nucifera*, *C. plumosa*, *Hyphaene indica*, *Actinophloeus macarthurii*, *Areca catechu*, *A. triandra*, *Chrysalidocarpus lutescens*, *Howea belmoreana*, *Caryota urens* and *Dypsis decaryi*. In contrast, successive type of division of pollen mother cells were observed in few species viz., *Nypa fruticans* Wurm., *Phoenix sylvestris*, *Calamus gamblei*, *C. nagbettaii*, *C. rotang*, *C. stolonifer*, *C. prasinus*

and *C. travancoricus*. Isobilateral, tetrahedral and decussate tetrads are commonly found in all the investigated species. In *Calamus prasinus*, occasionally T-shaped and linear tetrads were observed as in *Hyphaene indica* and *Dypsis decaryi*. Pollen grains are 2-celled at the time of shedding in all the investigated species. However, rarely 3-celled pollen grains were observed in *Calamus gamblei* and *C. rotang*.

Different types of ovules were found in palms. In some species ovules are bitegmic, crassinucellate and anatropous i.e., *Phoenix sylvestris*, *Johannesteijsmannia lanceolata* J. Dransf., *Livistona chinensis*, *Pritchardia*, *Washingtonia* C. Winslow, *Licuala* and *Trachycarpus* H. Wendl. On the other hand, orthotropous ovules were found in *Hyphaene indica*, *Howea*, *Actinophloeus*, *Bactris* Jacq. ex Scop. and *Caryota* L. In contrast, hemianatropous ovules were observed in *Livistona rotundifolia* Mart., *Sabal* Adans., *Chrysalidocarpus*, *Areca* and *Dypsis decaryi*. The monosporic, 8-nucleate Polygonum type of embryo sac development is commonly found in most investigated species of palms viz., *Chamaedorea concolor* Mart., *Actinophloeus macarthurii*, *Areca catechu*, *A. consinna*, *A. triandra*, *Actinophloeus*, *Pritchardia*, *Licuala*, *Livistona*, *Caryo-*

ta, *Trachycarpus*, *Washingtonia*, *Sabal*, *Phoenix sylvestris*, *P. pusilla*, *P. acaulis*, *P. reclinata*, *P. robusta* and *Dypsis decaryi*. However, *Allium* type of embryo sac development is found in *Hyphaene indica*. Adoxa type of embryo sac development was observed in *Nypa fruticans*, *Caryota urens*, *Livistona chinensis*, *Cocos nucifera* and *Elaeis guineensis*.

The development of reproductive structures in studied *Calamus prasinus* occurs very similarly to other *Calamus* species as well as to other genera of Arecaceae, for example *Calamus gamblei*, *C. nagbettaii*, *C. rotang*, *C. stolonifer*, *C. travancoricus*, *Nypa fruticans*, *Chamaedorea concolor*, *Actinophloeus macarthurii*, *Areca catechu*, *A. consinna*, *A. triandra*, *Actinophloeus*, *Pritchardia*, *Licuala*, *Livistona*, *Caryota*, *Trachycarpus*, *Washingtonia*, *Sabal*, *Phoenix sylvestris*, *P. pusilla*, *P. acaulis* and *P. reclinata*, *P. robusta* and *Dypsis decaryi*. The present study revealed that male and female reproductive structures in the studied species develop normally, without abnormalities suggesting their high potential for fertilization and development of viable seeds, the study of which will be the subject of future research.

ACKNOWLEDGEMENTS

The author is thankful to Mahajana Education Society, Mysuru for facilities.

REFERENCES

- Ahmedullah M., Nayar M.P. 1986. Endemic plants of the Indian region Vol. 1. Botanical survey of India. Calcutta. P. 203–204.
- Bailey L.H. 1946. The palm herbarium. – *Gentes Herb.* 7: 153–180.
- Biradar N.V. 1968. Studies on Palms: Embryology of *Phoenix pusilla* Gaertn., *P. acaulis* Buch. and *P. reclinata* Jacq. – *Proc. Ind. Acad. Sci.* 67: 165–173.
- Biradar N.V., Mahabale T.S. 1968. Studies on Palms: Embryology of *Phoenix robusta* Hook. – *Proc. Ind. Acad. Sci.* 67B: 1–8.
- Davis G.L. 1966. Systematic embryology of Angiosperms. New York. 528 p.
- De Poerck R.A. 1950. Contribution a l'etude de Palmier a huile Africain *Elaeis guineensis*. – *Oleagincux.* 5: 623–628.
- Hajra P.K., Sharma B.D., Sanjappa M., Sastry A.R.K. 1996. Flora of India-Introductory volume (Part I). Botanical Survey of India, Calcutta.
- Johri B.M., Ambegaokar K.B., Srivastava P.S. 1992. Comparative Embryology of Angiosperms. 2. Berlin. P. 944–950.
- Juliano J.B., Quisumbing E. 1931. Morphology of the male flower of *Cocos nucifera* L. – *Philipp. J. Sci.* 45: 449–458.
- International Plant Names Index (IPNI) database <https://www.ipni.org/>
- Kajale L.B., Ranade S.G. 1953. The embryo sac of *Elaeis guineensis* Jacq. A reinvestigation. – *J. Indian Bot. Soc.* 32: 101–107.
- Krishna Kumar H.N. 2021. Embryology of *Dypsis decaryi* (Arecaceae). – *Bot. Zhurn.* 106 (9): 898–901.
- Krishna Kumar H.N., Ramaswamy S.N. 2004. Studies on the Distributional and Phenological aspects of *Calamus* L. in Karnataka. – *Indian Forester.* 130 (2): 224–230.
- Krishna Kumar H.N., Ramaswamy S.N. 2003. Contributions to the Study of Microsporogenesis in *Calamus* L. (Arecaceae). – *Taiwania.* 48 (3): 180–193.
- Kulkarni K.M., Mahabale T.S. 1974. Studies on Palms: Embryology of *Livistona chinensis* R. Br. – *Proc. Ind. Acad. Sci.* 67: 1–17.
- Lakshmana A.C. 1993. Rattans of South India. Evergreen Publishers, Bangalore. 178 p.
- Mahabale T.S., Chennaveeraiah M.S. 1957. Studies on *Hyphaene indica* Becc. I. Morphology. – *Phytomorphology.* 7: 184–194.
- Mahabale T.S., Biradar N.V. 1968. Studies on palms: Embryology of *Phoenix sylvestris* Roxb. – *Proc. Ind. Acad. Sci.* 67 (2)B: 77–96.
- Maheshwari P. 1950. An introduction to the Embryology of Angiosperms. New York, London. 453 p.
- Quisumbing E., Juliano J.B. 1927. Development of Ovule and Embryo sac of *Cocos nucifera*. – *Bot. Gaz.* 84: 279–293.
- Rao C.V. 1959a. Contributions to the embryology of Palmae I. Sabaleae. – *Proc. Nat. Inst. Sci. India.* 29: 134–164.
- Rao C.V. 1959b. Contributions to the embryology of Palmae II. Ceroxyleae. – *J. Indian Bot. Soc.* 37: 47–75.
- Renuka C. 1992. Rattans of Western Ghats. A taxonomic manual. Kerala Forest Research Institute, Peechi, Kerala.
- Robertson B.L. 1976a. Embryology of *Jubaeopsis caffra* Becc. I. Microsporangium, Microsporogenesis and Microgametogenesis. – *J. S. Afr. Bot.* 42: 97–108.
- Schnarf K. 1931. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Gebruder Borntraeger, Berlin. P. 279–280.
- Shirke N.S., Mahabale T.S. 1972. Studies on palms: Embryology of *Caryota urens* L. – In: *Advances in Plant Morphology.* Sarita Prakashan, Meerut. P. 218–232.
- Takhtajan A. 1987. Systema Magnoliophytorum. Moscow. 439 p. (In Russ.).
- Uhl N.W., Dransfield J. 1987. Genera *Plamarum*. Allen Press, Lawrence, Kansas, USA.

НАТАЛЬЯ ПАВЛОВНА САВИНЫХ (К 75-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

© 2023 г. И. А. Коновалова^{1,*}, Е. В. Лелекова^{1,**}, М. Н. Скоробогатая^{1,***}

¹Вятский государственный университет
ул. Московская, 36, Киров, 610000, Россия

*e-mail: S-dulcamara@yandex.ru

**e-mail: bioket24@mail.ru

***e-mail: mariyashakleina@mail.ru

Поступила в редакцию 15.12.2022 г.

После доработки 22.12.2022 г.

Принята к публикации 17.01.2023 г.

DOI: 10.31857/S0006813623020060, EDN: EXIEWD



Наталья Павловна Савиных
Nataliya Pavlovna Savinykh

8 января 2023 г. исполнилось 75 лет Наталье Павловне Савиных – доктору биологических наук, профессору, прекрасному педагогу, выдающемуся и известному специалисту в области биоморфологии растений, популяционной биологии и охраны природы, автору более 250 научных работ.

Наталья Павловна родилась 8 января 1948 г. в деревне Тарасовы Оричевского района Кировской области в семье учителя. В 1965 г. окончила школу и начала свой трудовой путь. В 1966 г. по-

ступила в Кировский государственный педагогический институт (КГПИ) им. В. И. Ленина на естественно-географический факультет по специальности “биология-химия” и окончила его с отличием. Будучи студенткой, она занималась научной работой, что и определило ее дальнейшую жизнь. После окончания института она начала работать учителем химии в ГПТУ № 2 г. Кирова, а с января 1973 г. лаборантом кафедры химии. В феврале 1973 г. была приглашена на должность ассистента кафедры ботаники.

Жизненный путь и становление Натальи Павловны как ученого и педагога неразрывно связаны с двумя учреждениями: КГПИ им. В.И. Ленина (позднее – Вятский государственный гуманитарный университет, в настоящее время – Вятский государственный университет) и Московским педагогическим государственным институтом им. В.И. Ленина, куда она поступила в аспирантуру при кафедре ботаники в 1976 г. и выполнила научную работу под руководством доктора биологических наук, профессора Татьяны Ивановны Серебряковой. В 1979 г. Наталья Павловна защитила кандидатскую диссертацию на тему: “Сравнительное морфогенетическое исследование жизненных форм вероник секции *Veronica*”. В работе впервые подробно изучены побегообразование, ритм сезонного развития и большой жизненный цикл шести видов вероник, а также структура аэроксильного кустарника *Hebe adersonii*, построена схема предполагаемых путей эволюции жизненных форм в изученной секции, выделены и доказаны пути формирования травянистых биоморф в секции *Veronica*. После окончания аспирантуры Наталья Павловна вернулась на кафедру ботаники КГПИ, где в 1986 г. была утверждена в звании доцента. Под ее руководством выполнены и защищены десятки курсовых и дипломных работ, тысячи студентов получили

фундаментальные ботанические знания, необходимые высококлассному специалисту.

В 1991 г. Наталья Павловна вступила в должность заместителя декана естественно-географического факультета, с 1995 г. — заведующей кафедрой ботаники (с 2009 г. — кафедрой биологии). Свою административную деятельность она всегда направляла на сохранение и развитие научных исследований и педагогических традиций, укрепление кадрового состава кафедры высококвалифицированными специалистами и совершенствование преподавания ботанических дисциплин с позиций научного содержания и методологии.

Одновременно с административной деятельностью по кафедре, Наталья Павловна продолжала исследования представителей *Veronica* и *Hebe*. В 1996 г. она поступила в докторантуру при кафедре ботаники МПГУ, а в 2000 г. в Московском государственном университете защитила докторскую диссертацию на тему: “Биоморфология вероник России и сопредельных государств”. В работе Натальи Павловны впервые приведена оригинальная схема жизненных форм рода, в строении растений выделены универсальные и основные модули, установлены и доказаны пути формирования терминальных соцветий, многолетних трав и однолетников, в том числе гигрофильная линия их возникновения. Наталья Павловна впервые продемонстрировала схему предполагаемых направлений эволюции жизненных форм в роде и сделала вывод о проявлении закона гомологичных рядов наследственной изменчивости в побегообразовании. Результаты диссертационного исследования позднее преобразовались в монографию “Род Вероника: морфология и эволюция жизненных форм”, опубликованную в 2006 г.

В сентябре 2000 г. Наталья Павловна, будучи уже доктором биологических наук, избрана по конкурсу на должность профессора кафедры ботаники. Позднее — она член Ученого, Экспертного и Учебно-методического советов университета.

В 2001 г. начинается новый виток в научной деятельности Натальи Павловны. На кафедре ботаники ВятГГУ (в настоящее время — кафедра биологии и методики обучения биологии ВятГУ) открылась аспирантура по специальности 03.00.05. — Ботаника. Под чутким руководством Натальи Павловны кандидатские диссертации защитили 10 человек. В настоящее время она руководит работами еще трех аспирантов. Одновременно с открытием аспирантуры на кафедре начала свою деятельность научно-исследовательская лаборатория “Биоморфология растений”, основными направлениями работы которой стали: теоретическая морфология растений, изуче-

ние биоморфологии и биологии водных растений, сохранение биоразнообразия. С этого времени Наталья Павловна выступает в роли руководителя грантов. В течение шести лет с 2012 г. проведена плодотворная работа по двум проектам РФФИ: № 13-04-01057А на тему “Структурная организация растений в условиях переменного увлажнения с позиций системного подхода” и № 16-04-01073А на тему “Основные адаптации цветковых растений сезонного климата к условиям переменного увлажнения: тенденции и закономерности”. За этот период изучено порядка 85 видов цветковых растений, впервые описана жизненная форма “корнеотпрысковый малолетник вегетативного происхождения”, предложено понятие “узловая биоморфа” — габитус растения, отражающий приспособленность к условиям конкретного местообитания (статический аспект) и определенный этап в эволюционных изменениях жизненных форм (динамический / эволюционный аспект), описано 22 узловые биоморфы и впервые обоснована гигрофильная линия эволюции цветковых растений.

В одном из интервью Наталья Павловна признается: “большую часть своей научной жизни я была “чистым” теоретиком, занималась проблемами биоморфологии растений: их жизненных форм, архитектурных моделей, модульной организации; вопросами популяционной биологии и эволюции растений. Ситуация поменялась в начале нулевых”. Благодаря тому, что научно-исследовательской лабораторией был выигран грант на изучение флоры и растительности особо охраняемой природной территории “Медведский бор” (Кировская область), у Натальи Павловны появилась возможность посмотреть на лес глазами ученого-теоретика и сделать удивительные практические выводы. В плотном сотрудничестве с арендатором лесных участков Медведского бора сотрудниками кафедры под руководством Натальи Павловны предложена новая парадигма лесопользования на примере сосновых лесов, позволяющая сохранить биологическое разнообразие сообществ без ущерба лесохозяйственной деятельности.

Направления деятельности научно-исследовательской лаборатории, несомненно, нашли свое отражение в работах учеников Натальи Павловны и повлияли на тематику их диссертационных исследований. С позиций классической Серебряковой школы (так ее называют последователи учения И.Г. и Т.И. Серебряковых) и аспектов современной биоморфологии ими изучены различные таксоны цветковых растений. Так, выявлены (2004 г.) особенности структурной организации и эволюции жизненных форм паразитных растений в сем. *Ryugolaceae* Dum. (ныне — триба *Ryugoleae* Dum.). Полевой материал при этом собран в том числе в ООПТ “Медведский бор”, флористиче-

ских заказниках “Сыктывкарский”, “Сойвинский” и “Большая Кедва” (Республика Коми). В ООПТ “Медведский бор” и “Бор на Лобани” исследованы (2007 г.) ценопопуляции степных трав (*Jurinea cyanooides* (L.) Reichenb., *Dianthus arenarius* L.) нашего региона. Охраняемые территории для проведения этих исследований выбраны не случайно. Они представляют собой уникальную площадку для научных исследований. Особенности чувства у Натальи Павловны и многих, кто работал на этой природной территории, вызывает Медведок (так мы все называем ООПТ “Медведский бор”) с корабельными соснами на песчаных дюнах.

Натальей Павловной и ее учениками изучены вопросы морфологии и экологии многих водных и прибрежно-водных трав (*Hydrocharis morsuranae* L., *Stratiotes aloides* L., *Alisma plantago-aquatica* L., *Ceratophyllum demersum* L., *Lemna minor* L., *Nuphar lutea* (L.) Smith, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Potamogeton lucens* L., *Sagittaria sagittifolia* L. и *Sparganium emersum* Rehm., *Comarum palustre* L., *Calla palustris* L., *Menyanthes trifoliata* L., *Ranunculus sceleratus* L., *Caltha palustris* L., *Cicuta virosa* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *R. palustris* (L.) Bess., *R. × anceps* (Wahlenb.) Reichenb., *Petasites spurius* (Retz.) Rchb., *Silene tatarica* (L.) Pers., *Limosella aquatica* L.), установлены адаптационные механизмы растений этих групп к существованию в условиях повышенной влажности. Работы проводятся в сотрудничестве с Институтом биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, который часто выступает в качестве ведущей организации на защитах диссертаций учеников Натальи Павловны. Ценные консультации ее аспиранты получают от заведующего лабораторией высшей водной растительности А.Г. Лапирова – ведущего специалиста в области изучения биологии растений водоемов и водотоков.

Отдельные работы учеников Натальи Павловны посвящены изучению биоморфологии растений лиановых жизненных форм (*Atragene sibirica* L., *Solanum dulcamara* L.), выявлению их поливариантности и линий эволюции биоморф.

Ученикам Наталья Павловна часто говорит о своих великих учителях и коллегах, с которыми ей посчастливилось встретиться на жизненном пути. Являясь последователем учения И.Г. и Т.И. Серебряковых и обладая уникальными знаниями, опытом и стремлением заниматься любимым делом, Наталья Павловна организовала школу биоморфологии в Кирове, где со своими учениками она продолжает развивать биоморфологическое учение в нашей стране.

Наталья Павловна большое внимание уделяет вопросам охраны сообществ редких видов растений региона. По результатам экспедиционных

исследований ею и в соавторстве с сотрудниками кафедры, учениками выпущены статьи, оформлены научные отчеты по исследованиям флоры и растительности ООПТ “Медведский бор” и “Белаевский бор” Нолинского района и государственного природного заказника “Бушковский лес” Уржумского района Кировской области, сформулированы научные обоснования создания ООПТ в Юрьянском районе региона – памятник природы “Великорецкое”. Наталья Павловна на протяжении многих лет плотно сотрудничала с Министерством лесного хозяйства и Министерством охраны окружающей среды Кировской области.

Великая тяга и любовь к лесу отразилась в направлениях научной деятельности особого структурного подразделения Университета – Центра компетенций “Использование биологических ресурсов”, работой которого руководила Наталья Павловна на протяжении трех лет с 2017 г. Это позволило ей углубиться в изучение лесных ценозов, вместе с лесопользователями и заинтересованными людьми создать уникальный тандем науки и практики. В этот период проведена плодотворная работа по разработке критериев для выделения типов лесов высокой природоохранной ценности 3 (ЛВПЦ 3) на некоторых арендных территориях Кировской области. Отдельным направлением следует отметить изучение заростающих полей региона сосновыми сообществами. В рамках этой линии Наталья Павловна со своими аспирантами оценивают состояние постагрогенных сосняков и разрабатывают рекомендации по их использованию в лесном хозяйстве. Не менее интересна работа по изучению листовничников региона и оценке возможностей депонирования углерода одним из наиболее распространенных видов лесных деревьев России – *Larix sibirica* L., которая также ведется в рамках диссертационного исследования.

Параллельно с активной научной деятельностью Наталья Павловна как профессор кафедры биологии и методики обучения биологии со всей душой делится со студентами фундаментальными знаниями по биоморфологии растений и истории лесного дела. На ее лекциях всегда интересно и увлекательно, а практические занятия напоминают научные семинары с дискуссиями.

Параллельно с работой в вузе Наталья Павловна поддерживает тесную связь со школой: ведет занятия со школьниками в Детском университете экологических знаний при Дворце творчества юных – мемориал г. Кирова.

За годы трудовой жизни Наталья Павловна опубликовала более 250 научных и методических работ в различных изданиях. Она принимала непосредственное участие в написании учебника для студентов вузов “Ботаника. Анатомия и мор-

фология растений”, который был опубликован в 2006 г.

Наталья Павловна приняла участие в работе десятков международных и региональных конференций. Не раз она была в составе их организационного и научного комитетов. Под руководством Натальи Павловны было организовано и успешно проведено 8 научных мероприятий разного уровня: X Международная Школа по теоретической морфологии растений “Конструкционные единицы в морфологии растений” (2004 г.); научный семинар по теоретической морфологии растений “Современные подходы к описанию структуры растения” (2008 г.); Всероссийская научная конференция “Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера” (2010 г.); II Всероссийская школа-семинар с международным участием “Актуальные проблемы современной биоморфологии” (2012 г.); Всероссийская научная конференция с международным участием (к 50-летию Кировского отделения РБО) “Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях” (2014 г.); Всероссийская научно-практическая конференция “Сохранение лесных экосистем: проблемы и пути их решения” (2017 г.); II Международная научно-практическая конференция “Сохранение лесных экосистем: проблемы и пути их решения” (2019 г.); Международная научная конференция “Биоморфология растений: традиции и современность” (2022 г.).

Наталья Павловна активно участвует в общественной жизни вуза: в течение ряда лет была членом профкома института, председателем профбюро факультета. В 1996 г. она награждена значком “Отличник народного просвещения”, в 2001 г. — нагрудным знаком “Почетный работник высшей школы”, в 2001 г. получила Почетный диплом Правительства и Федерации профсоюзных организаций Кировской области как победитель областного смотра-конкурса на лучшего работника по профессии и заняла достойное место на Доске Почета на центральной площади Кировской области, была награждена многочисленными почетными грамотами: Министерства Просвещения РФ, Департамента образования Кировской области, университета; в 2018 г. — национальной премией “Профессор года”.

Среди коллег Наталья Павловна пользуется заслуженным уважением как ответственный, безотказный, готовый оказать любую помощь товарищ и друг; любой может обратиться к ней за советом и быть уверенным, что его поймут и поддержат. Она принимает активное участие во всех мероприятиях вуза.

Наталья Павловна является не только ведущим ученым-ботаником Кировской области, но

и большим знатоком ее природы. Нет сомнения в том, что она сумеет внести еще немалый вклад в отечественную науку.

От имени сотрудников Научно-образовательного центра “Ботанический сад” и кафедры биологии и методики обучения биологии ВятГУ, учеников горячо и сердечно поздравляем Наталью Павловну, желаем долгих лет жизни и дальнейших успехов в научной деятельности!

СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ НАТАЛЬИ ПАВЛОВНЫ САВИНЫХ

Савиных Н.П. 1978. Побегообразование и большой жизненный цикл *Veronica officinalis* L. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 83 (4): 123–133.

Савиных Н.П. 1979. Побегообразование и взаимоотношение жизненных форм в секции *Veronica* рода *Veronica* L. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 84 (3): 92–105.

Савиных Н.П. 1982. Эволюционные преобразования побеговых систем при формировании трав сезонного климата (на примере секции *Veronica* рода *Veronica* L.). — Бюл. МОИП. Отд. биол. 86 (5): 89–98.

Савиных Н.П. 1986. К вопросу о происхождении ползучих растений. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 91 (1): 64–71.

Савиных Н.П. 1997. Вероника лекарственная. — Биол. фл. Моск. обл. 13: 167–178.

Савиных Н.П. 1998. Розеточные травы в роде *Veronica* L. (Scrophulariaceae) и их происхождение. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 103 (3): 34–41.

Савиных Н.П. 1999. Побегообразование, морфогенез *Veronica gentianoides* Vahl. (Scrophulariaceae) и происхождение полурозеточных трав. — Бот. журн. 84 (6): 20–31.

Савиных Н.П. 2000. Вероники секции *Veronica*. — Биол. фл. Моск. обл. 14: 160.

Савиных Н.П. 2002. Модули у растений. — Тез. докл. II Межунар. конф. по анат. и морфол. растений. СПб. С. 95–96.

Савиных Н.П. 2003. Онтогенез и его особенности у водных растений. — Гидрботаника: методология и методы: Матер. Шк. по гидрбот. Рыбинск. С. 98–105.

Савиных Н.П. 2006. Род Вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров. 324 с.

Савиных Н.П. 2007. Модульная организация растений. — Онтогенетический атлас: науч. издание. Йошкар-Ола. 5: 15–34.

Мальцева Т.А., Савиных Н.П. 2008. Биоморфология *Caltha palustris* L. — Вестник Челяб. гос. пед. ун-та. 12: 257–271.

Савиных Н.П., Мальцева Т.А. 2008. Модуль у растений как структура и категория. — Вест. Твер. гос. ун-та. Сер. “Биология и экология”. 9: 227–234.

- Современные подходы к описанию структуры растений. 2008. Под ред. Н.П. Савиных и Ю.А. Боброва. Киров. С. 47–69.
- Мальцева Т.А., Савиных Н.П. 2009. Побегообразование и цветорасположение у *Ranunculus sceleratus* (Ranunculaceae). — Бот. журн. 94 (5): 63–74.
- Савиных Н.П. 2010. О жизненных формах растений водоемов и водотоков. — Гидробиотаника 2010: материалы I (VII) междунар. конф. по водным макрофитам. Ярославль. С. 31–38.
- Савиных Н.П. 2010. О подходах к классификации водных растений. — Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника: матер. всерос. науч. конф. “Биоморфологические чтения к 150-лет. со дня рожд. Х. Раункиера”. Киров. С. 181–190.
- Савиных Н.П., Пересторонина О.Н., Рябов В.М. 2010. Современное состояние и актуальные проблемы сохранения биоразнообразия ООПТ “Верховое болото “Чистое”. — Изв. Оренбург. гос. аграр. ун-та. 2 (26–31): 233–235.
- Кузнецова С.Б., Савиных Н.П. 2011. Возможные пути преобразования древесных лиан в травы в процессе эволюции на примере *Atragene sibirica* L. — Вест. Томск. гос. пед. ун-та. 5 (107): 97–100.
- Савиных Н.П., Пересторонина О.Н., Киселева Т.М., Шабалкина С.В. 2011. Особо охраняемые природные территории Кировской области: современное состояние и перспективы развития. — Науч. вед. Белгород. гос. ун-та. Сер. ест. науки. 9 (104): 10–15.
- Актуальные проблемы современной биоморфологии. 2012. Под ред. Н.П. Савиных. Киров. 610 с.
- Савиных Н.П., Пересторонина О.Н., Киселева Т.М. 2012. Состояние и возобновление сосновых лесов ООПТ “Медведский бор”. — Изв. Самар. науч. центра РАН. 14 (1): 1359–1362.
- Чупракова Е.И., Савиных Н.П. 2012. Биоморфология и особенности ценопопуляций *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) в подзоне южной тайги. — Вест. Твер. гос. ун-та. Сер. биол. и экол. 28 (25): 102–118.
- Шабалкина С.В., Савиных Н.П. 2012. Биоморфология *Rorippa amphibia* (Brassicaceae). — Растит. ресурсы. 48 (3): 315–325.
- Савиных Н.П. 2013. Сохранение биоразнообразия с позиций биоморфологии. — Вест. Тверск. гос. ун-та. Сер. Биол. и экол. 32 (31): 195–209.
- Савиных Н.П., Пересторонина О.Н., Видякин А.И., Гальвас А.Г. 2014. Основы устойчивого сохранения остепненных боров в пределах особо охраняемых природных территорий. — Вест. Костром. гос. ун-та им. Н.А. Некрасова. 20 (7): 62–65.
- Савиных Н.П., Черемушкина В.А. 2015. Биоморфология: современное состояние и перспективы. — Сиб. экол. журн. 5: 659–670.
- Савиных Н.П., Шабалкина С.В., Лелекова Е.В. 2015. Биоморфологические адаптации гелофитов. — Сиб. экол. журн. 22 (5): 671–681.
- Savinykh N.P. 2015. Modularity as a basis of heterochronies and heterotopies in flowering plants. — Paleontological journal. 49 (14): 1657–1666.
- Савиных Н.П., Шабалкина С.В. 2016. Самоподдержание растений разных биоморф в условиях переменного увлажнения. — Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования: материалы Всерос. (с междунар. участием) науч. шк.-конф., посвящ. 115-летию со дня рождения А.А. Уранова. Пенза. С. 165–168.
- Савиных Н.П. 2016. Новая монография о физиолого-биохимической обусловленности морфологических изменений у растений. — Теоретическая и прикладная экология. 2: 99–100.
- Савиных Н.П., Черемушкина В.А. 2018. Основные направления биоморфологии в России. — Бюл. Бот. сада-института ДВО РАН. 19: 45–51.
- Савиных Н.П., Пересторонина О.Н., Шабалкина С.В. 2018. Состояние и динамика биоразнообразия при искусственном восстановлении сосняков. — Вестник ТвГУ. Сер. “Биология и экология”. 3: 301–316.
- Savinykh N.P., Lelekova E.V., Shakleina M.N. 2018. About the promotion of natural restoration of *Pinus sylvestris* L. — Теоретическая и прикладная экология. 4: 88–93.
- Савиных Н.П. 2019. Эволюция жизненных форм цветковых растений в формировании биологического разнообразия. — Изв. РАН. Сер. биол. 1: 72–80.
- Savinykh N.P., Konovalova I.A. 2019. Shoot Systems of *Solanum dulcamara* L. — Biology Bulletin. 46 (6): 570–576.
- Лелекова Е.В., Шаглеина М.Н., Савиных Н.П. 2020. Побегообразование у *Silene tatarica* (Caryophyllaceae) на песчаных отмелях р. Вятки (г. Киров). — Бот. журн. 105 (7): 697–704.
- Konovalova I.A., Savinykh N.P. 2020. Biomorphs *Solanum dulcamara* L. and their contribution in seasonal climate grasses origin. — BIO Web of Conferences. 24: 6.
- Savinykh N.P., Shabalkina S.V. 2020. Shoot formation model as a basis for adaptations of flowering plants. — Contemporary problems of ecology. 13 (3): 226–236.
- Savinykh N.P., Konovalova I.A., Shakleina M.N., Lelekova E.V. 2020. Structural organization of *Nelumbo nucifera* (Nelumbonaceae) plant on the northern border of their geographic range. — Inland water biology. 13 (2): 186–192.

Савиных Н.П., Коновалова И.А. 2021. Побегообразование *Epilobium hirsutum* L. в связи с адаптациями трав сезонного климата к условиям переменного увлажнения / обводнения. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. 93 (96): 103–115.

Савиных Н.П., Шабалкина С.В., Пересторонина О.Н. 2021. Особенности выделения высоких природоохранных ценностей типа “редкие экосистемы и местообитания” для сертификации ле-

сов Кировской области. — Теоретическая и прикладная экология. 2: 229–234.

Савиных Н.П., Тетерин А.А. 2022. Об использовании лиственницы сибирской для повышения депонирования углерода лесами. — Вест. Твер. гос. ун-та. Сер. биол. и экол. 3 (67): 82–94.

Скоробогатая М.Н., Савиных Н.П. 2022. Растения речных отмелей: стратегии выживания. — Биоморфология растений: традиции и современность: мат-лы Междунар. науч. конф. Киров. С. 287–291.

NATALIYA PAVLOVNA SAVINYKH (ON THE 75-YEARS ANNIVERSARY)

I. A. Konovalova^{a,#}, E. V. Lelekova^{a,##}, and M. N. Skorobogataya^{a,###}

^a*Vyatka State University*
Moskovskaya Str., 36, Kirov, 610000, Russia
[#]*e-mail: s-dulcamara@yandex.ru*
^{##}*e-mail: bioket24@mail.ru*
^{###}*e-mail: mariyashakleina@mail.ru*

ПАМЯТИ КСЕНИИ ВЛАДИМИРОВНЫ НИКОЛАЕВОЙ (1931–2022)

© 2023 г. Л. В. Фомина^{1,*}, Л. Р. Кадырова^{1,**}, А. П. Ситников^{1,***}, Г. Г. Короткова¹

¹Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, 18, Казань, 420008, Россия

*e-mail: fomlus67@mail.ru

**e-mail: luizakadirova@mail.ru

***e-mail: andrew.sitnykov@mail.ru

Поступила в редакцию 22.12.2022 г.

После доработки 25.12.2022 г.

Принята к публикации 17.01.2023 г.

DOI: 10.31857/S0006813623020035, EDN: EXCGYE



Ксения Владимировна Николаева
Kseniya Vladimirovna Nikolaeva

12 августа 2022 г. на 91-м году жизни после продолжительной и тяжелой болезни ушла из жизни известный палинолог, преподаватель Казанского университета Николаева Ксения Владимировна.

Родилась Ксения Владимировна 25 октября 1931 г. в Казани в семье служащих. Ее отец Прохоров Владимир Петрович работал инженером-мелиоратором, мать Прохорова (в девичестве Беднякова) Елизавета Вячеславовна — бухгалтером. В 1949 г. Ксения окончила школу № 15 г. Казани и в этом же году поступила на биолого-почвенный факультет Казанского университета. Специализировалась на кафедре систематики растений. Во время учебы она начала заниматься исследовательской работой и будучи студенткой 4-го курса победила в конкурсе студенческих научно-исследовательских работ в 1952/1953 учебном году, за что была награждена почетной грамотой и премией. В 1954 г. Ксения Прохорова окончила университет с отличием.

После учебы Ксения Владимировна была распределена на работу в село Сарсак-Омга Агрызского района ТАССР. С августа 1954 по август 1956 г. она преподавала биологию и химию в средней школе. В сентябре 1956 г. Прохорова К.В. устроилась на 4 месяца временным сотрудником для экспедиционных работ в биологический институт Казанского филиала АН СССР.

В начале 1957 г. заведующий кафедрой систематики растений Казанского университета профессор В.И. Баранов направил двух своих учениц К.В. Прохорову и Л.Л. Байгузину (Аухадееву) в пос. Большая Мурта Красноярского края. Здесь Ксения Владимировна проработала до октября 1960 г. инженером-палинологом в Казачинской геологической экспедиции Красноярского геологического управления.

С октября 1960 г. по сентябрь 1963 г. К.В. Николаева обучалась в аспирантуре при кафедре систематики растений Казанского государственного университета. С октября 1963 по февраль 1967 г. Ксения Владимировна — младший научный сотрудник кафедры систематики растений КГУ (ка-

федры ботаники после объединения в 1964 г. кафедры систематики растений с кафедрой геоботаники).

В 1962 г. совместно с геологами Казанского университета Ксения Владимировна приступила к исследованию флоры антропогена бассейна р. Печора с целью восстановить историю формирования растительного покрова территории. Были предприняты экспедиции для сбора материала в районы Средней Печоры и позже в Большеземельскую тундру. На тот момент антропогенные отложения северо-восточной окраины европейской части СССР оставались неизученными. В октябре 1967 г. К.В. Николаева защитила кандидатскую диссертацию на тему “Этапы развития растительности антропогена на территории Печорского Приуралья”. В работе была показана ритмичность в изменении растительного покрова антропогена, связанная с чередованием ледниковых и межледниковых эпох.

С февраля 1967 г. по октябрь 1974 г. К.В. Николаева — была ассистентом кафедры ботаники КГУ, с 1974 г. — доцентом кафедры. Ксения Владимировна ушла на заслуженный отдых летом 2010 г. в весьма почтенном возрасте 78 лет.

Коллектив кафедры систематики растений был очень дружен. Заведующий кафедрой Владимир Исаакович Баранов любил рассказывать о своих экспедициях и передал любовь к путешествиям своим ученикам и коллегам. С самого начала своей трудовой деятельности Ксения Владимировна активно участвовала в экспедициях, сначала по Красноярскому краю и на Енисей, потом в поездках, организуемых кафедрой. Она побывала в Печорской тайге и в Большеземельской тундре, в Карелии и Уссурийском крае, в Туркмении и Казахстане, в поездках по Марийской и Татарской республикам.

После ухода из жизни профессора В.И. Баранова (1889–1967), основателя палеоботанического научного направления в Казанском университете, К.В. Николаева стала главным биографом своего учителя, о котором всегда вспоминала с теплотой и благодарностью.

Более поздние научные изыскания Ксении Владимировны были посвящены истории развития растительного покрова северной части Среднего Поволжья в плейстоцене и антропогене. Ряд работ К.В. Николаевой подводили итог исследованиям флоры и растительности позднего голоцена северо-западного побережья Аральского моря. Вместе с археологами, изучавшими Казанский Кремль, К.В. Николаева участвовала в уточнении даты основания г. Казани по палинологическим данным.

К.В. Николаева — автор монографии по истории растительности Печорского Предуралья в антропогене, соавтор двух монографий по истории

растительности Среднего Поволжья. Автор более 50 публикаций, в том числе, статей в Красной Книге Республики Татарстан, Энциклопедическом словаре РТ.

Для студентов университета Ксения Владимировна читала курсы “Общая ботаника”, “Систематика высших растений”, “Ботаническая география”, спецкурсы “Палеоботаника”, “Декоративное садоводство и цветоводство”, “Бриология”, разработала методические пособия по систематике высших растений и палеоботанике. Каждое лето Ксения Владимировна выезжала со студентами на базы практики в окрестности Казани или на Беломорский стационар КГУ на о. Средний в Карелии.

Также Ксения Владимировна преподавала в “Общественном университете учителя”, читала лекции и вела практические занятия для учителей Казани, активно участвовала в подготовке и проведении Республиканских школьных олимпиад по биологии.

Ксения Владимировна с января 1969 г. являлась членом Татарстанского отделения РБО. К.В. Николаева вела активную общественную деятельность, за что неоднократно получала благодарность от руководства университета. Ксения Владимировна в 1986 г. награждена медалью “Ветеран труда”, в 2000 г. — памятным знаком в честь 55-й годовщины Победы в Великой Отечественной войне 1941–1945 гг., в 2004 г. — медалью “60 лет Победы в Великой Отечественной войне 1941–1945 гг.”, в 2005 г. — медалью “В память 1000-летия Казани”.

Ксения Владимировна вместе с коллегами по кафедре выезжала в туристические поездки в Киргизию, на Кавказ, на Байкал, в Крым и в Болгарию. Зимой все вместе ходили на лыжные прогулки. В 1986–1987 гг. без отрыва от работы К.В. Николаева обучалась на курсах по подготовке туристско-экскурсионных работников при Казанском бюро по туризму и экскурсиям. Она выезжала на речном транспорте по Волге туристические группы и на остановках вела экскурсии о природе родного края.

Коллеги отмечали такие личные качества Ксении Владимировны, как доброжелательность, приветливость, глубокое знание предмета и в то же время требовательность. Ксения Владимировна была замужем за Владимиром Францевичем Яничком (скончался 07.09.1959 г.). У них родилась дочь Ольга, которую Ксения Владимировна воспитывала вместе со вторым своим мужем Юрием Владимировичем Николаевым.

К.В. Николаева похоронена 13 августа 2022 г. на Арском кладбище г. Казани.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ
К.В. НИКОЛАЕВОЙ

1. Прохорова (Николаева) К.В. 1964. Развитие растительности Микулинского межледниковья в бассейне Средней Печоры. — Крат. содер. докл. Итоговой науч. конф. КГУ им. В.И. Ульянова-Ленина за 1963 год. Казань. С. 16–18.
2. Прохорова (Николаева) К.В. 1965. Отражение состава современной растительности в субфоссильных спорово-пыльцевых спектрах бассейна Средней Печоры. — В кн.: Крат. содер. докл. Итоговой науч. конф. КГУ им. В.И. Ульянова-Ленина за 1964 год. Казань. С. 11–13.
3. Прохорова (Николаева) К.В. 1965. Сравнение состава современной растительности с субфоссильными спорово-пыльцевыми спектрами в условиях северной тайги. — Бот. журн. 50 (5): 626–638.
4. Николаева К.В. 1967. Этапы развития растительности антропогена на территории Печорского Предуралья: Автореф. дис. канд. биол. наук. Казань. 21 с.
5. Прохорова (Николаева) К.В. 1968. К вопросу о развитии растительности лихвинского межледниковья на территории печорского приуралья — В кн.: Сборник кратких сообщений “Ботаника. Почвоведение”. Вып. 1. Казань. С. 45–49.
6. Арискина Н.П., Афанасьева Н.Г., Николаева К.В. 1969. Памяти Владимира Исааковича Баранова (22 II 1889–3 VIII 1967). — Бот. журн. 54 (4): 638–644.
7. Николаева-Прохорова К.В., Шаландина В.Т. 1973. Опыт сопоставления состава современных хвойных и широколиственных лесов Татарской АССР с субфоссильными спорово-пыльцевыми спектрами. — Бот. журн. 58 (11): 1619–1627.
8. Николаева К.В. 1978. Из опыта сопоставления состава травяного покрова ассоциаций хвойного и широколиственного леса. 18 с. Деп. в ВИНТИ 27.04.1978, № 1458–78.
9. Николаева К.В. 1980. Растительный покров Горьковской области в плейстоцене. — В кн.: История растительного покрова северной части Поволжья в плиоцене и антропогене. Казань. С. 39–62.
10. Ятайкин Л.М., Байгузина Л.Л., Николаева К.В., Шаландина В.Т. 1980. История растительного покрова северной части Среднего Поволжья в плиоцене и антропогене. Казань. 120 с.
11. Николаева К.В. 1981. История растительного покрова Печорского Приуралья в антропогене. Казань. 112 с.
12. Блудорова Е.А., Николаева К.В. 1982. Палинологическая характеристика опорных разрезов плиоцен-плейстоцена Нижней Камы. — В кн.: Тезисы докл. XI-го Конгресса ИНКВА. Т. 3. М. С. 50–51.
13. Блудорова Е.А., Дорофеев П.И., Николаева К.В., Ясонов П.Г. 1984. Корреляция разрезов плиоцена Нижней Камы. — В кн.: Антропоген Евразии. М. С. 53–62.
14. Блудорова Е.А., Николаева К.В., Фомичева Н.Л. 1985. Стратиграфия плиоцен-плейстоцена Поволжья и Прикамья и принципы инженерно-геологического районирования. — В кн.: Межвузовский сборник “Исследования работы оснований и фундаментов в сложных грунтовых условиях”. Казань. С. 3–7.
15. Блудорова Е.А., Николаева К.В. 1986. Геологическая и палинологическая характеристика плиоценовых отложений Казанского Поволжья и Прикамья. Казань. 135 с.
16. Блудорова Е.А., Дорофеев П.И., Николаева К.В., Сиднев А.В., Степанов Л.А., Ясонов П.Г., Яхимович В.Л. 1987. Бассейн Нижней Камы. — В кн.: Граница между неогеновой и четвертичной системами в СССР. М. С. 38–44.
17. Николаева К.В., Шаландина В.Т. 1988. К методике интерпретации голоценовых спорово-пыльцевых спектров Среднего Поволжья. — В кн.: Материалы Межд. конф. “Проблемы голоцена”. Тбилиси. С. 79–80.
18. Николаева К.В. 1989. Владимир Исаакович Баранов: научно-библиографический очерк. Казань. 73 с.
19. Николаева К.В., Шаландина В.Т. 1990. Летняя полевая практика по ботанике: учебно-методическое пособие. Казань. 87 с.
20. Любарский Е.Л., Бакин О.В., Иванова Р.Г., Короткова Г.Г., Марков М.В., Николаева К.В., Папченков В.Г., Рогова Т.В., Ситников А.П., Соболева Л.С., Фардеева М.Б., Шаландина В.Т. 1995. Редкие и исчезающие виды Республики Татарстан. — В кн.: Материалы Всеросс. конф. “Флора Центральной России”. М. С. 74–75.
21. Николаева К.В. 1995. Моховидные. — В кн.: Красная книга Республики Татарстан: животные, растения, грибы. Казань. С. 385–393.
22. Николаева К.В., Линкина Л.И. 1996. Плиоценовые лесные формации Среднего Поволжья и Прикамья. — В кн.: Тезисы докл. 8-й Всерос. палинол. конф. “Палинология в биостратиграфии, палеоэкологии и палеогеографии”. М. С. 96.
23. Николаева К.В., Линкина Л.И. 1999. История развития растительного покрова Республики Татарстан в плиоцене. — В кн.: Актуальные проблемы палинологии на рубеже третьего тысячелетия. М. С. 208–209.
24. Николаева К.В., Кашапова Г.И. 2000. Спорово-пыльцевой анализ образцов из раскопов Казанского Кремля (к датировке культурного слоя средневекового города). — В кн.: Материалы Межд. науч. конф. “Средневековая Казань: возникновение и развитие”. Казань. С. 68–71.

25. Николаева К.В. 2002. Баранов Владимир Исаакович. — В кн.: Татарская энциклопедия. Т. 1. Казань. С. 301–302.
26. Николаева К.В., Андреева М.А. 2003. Методическое пособие к практическим занятиям по палеоботанике. Казань. 62 с.
27. Николаева К.В., Линкина Л.И., Андреева М.А. 2005. Позднеголоценовые палиноспектры из донных осадков Аральского моря. — В кн.: Материалы XI-й Всеросс. палинологической конф. “Палинология: теория и практика”. М. С. 182–183.
28. Николаева К.В. 2006. Владимир Исаакович Баранов, 1889–1967. Казань. 32 с.
29. Николаева К.В. 2006. Научная деятельность В.И. Баранова. В кн.: — Материалы Междунар. науч. конф., посвященной 200-летию Казанской ботанической школы “Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы”. Ч. 1. Казань. С. 34–35.
30. Николаева К.В., Линкина Л.И., Кашапова Г.И. 2008. История развития растительного покрова Казанского Кремля и его окрестностей в позднем голоцене по данным палинологического анализа археологических раскопов. — В кн.: Археология и естественные науки Татарстана. Кн. 3. Казань. С. 227–249.
31. Линкина Л.И., Николаева К.В. 2008. Флора и растительность позднего голоцена северо-западного побережья Аральского моря. — В кн.: Палинология: стратиграфия и геоэкология. Т. 2. СПб. С. 160–162.
32. Линкина Л.И., Николаева К.В. 2010. К истории растительности голоцена в районе стоянки Гулюково III (по результатам палинологического анализа). — В кн.: “Археология и естественные науки Татарстана”. Кн. 4. Казань. С. 217–224.
33. Бугров Д.Г., Линкина Л.И., Мельников Л.В., Николаева К.В. 2010. К вопросу о землепользовании населения пьяноборской культуры (по материалам комплексного исследования Тойгузинского II городища). — В кн.: “Археология и естественные науки Татарстана”. Кн. 4. Казань. С. 225–244.
34. Любарский Е.Л., Николаева К.В., Ситников А.П. 2014. Владимир Исаакович Баранов: к 125-летию со дня рождения (1889–1967). — Бот. журн. 99 (12): 1401–1405.
35. Николаева К.В., Фраучи И.Д., Прохоренко Н.Б. 2015. Материалы по биологии и экологии *Salvia tesquicola* Klok. et Pobed. и *Salvia verticillata* L. (Lamiaceae). — Ботанические заметки. 5: 6–9.

IN MEMORIAM: KSENIYA VLADIMIROVNA NIKOLAEVA (1931–2022)

L. V. Fomina^{a,#}, L. R. Kadyrova^{a,##}, A. P. Sitnikov^{a,###}, and G. G. Korotkova^a

^a Kazan (Volga Region) Federal University
Kremlin Str., 18, Kazan, 420008, Russia

#e-mail: fomlus@mail.ru

##e-mail: luizakadirova@mail.ru

###e-mail: andrew.sitnykov@mail.ru