RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

BOTANICHESKII ZHURNAL

Volume 107

№ 10

MOSCOW
2022

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. Bityukova (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),
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

2022

© Russian Academy of Sciences, 2022
© Compilation Editorial board
of "Botanicheskii Zhurnal", 2022

СОДЕРЖАНИЕ

Том 107, номер 10, 2022

СООБЩЕНИЯ

Лесовосстановительные сукцессии после рубок главного пользования в кедрово-пихтово-еловых широкотравно-осоково-папоротниковых лесах Южного Сихотэ-Алиня

Т. А. Комарова, Н. Б. Прохоренко, С. Г. Глушко, Н. В. Терехина 939

Содержание тяжелых металлов в системе почва–растение на грязевом вулкане Алят (Азербайджан)

Ш. Г. Исаева, И. В. Лянгузова, Ш. Н. Гасымов, Р. Т. Абдыева 954

Дифференциация луговой и степной растительности к западу и востоку реки Оби

А. Ю. Королюк, М. П. Тищенко 966

Морфогенез *Phlomoides oreophila* (Lamiaceae) и особенности функционально-зональной структуры элементарного побега в разных условиях произрастания

Е. К. Комаревцева, В. А. Черемушкина 983

Особенности раннего развития сеянцев *Picea Abies* (Pinaceae) на ксилолитическом субстрате

А. В. Кикеева, Е. В. Новичонок, И. Н. Софронова, А. М. Крышень 996

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Новые виды для флоры острова Сахалин

Н. Д. Сабирова, Р. Н. Сабиров 1010

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Т. В. Жуйкова. Растительные системы в условиях техногенной трансформации среды. М.: Наука, 2022. 339 с.

Г. С. Розенберг 1015

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Александр Григорьевич Лапиров (К 70-летию со дня рождения)

Е. А. Беляков, О. А. Лебедева, Э. В. Гарин, Е. Г. Крылова, А. М. Чернова, Д. А. Филиппов 1019

Contents

Vol. 107, No. 10, 2022

COMMUNICATIONS

Forest recovery successions after final fellings in Korean pine-dark coniferous broadleaved sedge-fern forests of the South Sikhote-Alin mountains

T. A. Komarova, N. B. Prokhorenko, S. G. Glushko, N. V. Terekhina 939

Content of heavy metals in the soil–plant system on the Alat mud volcano (Azerbaijan)

Sh. G. Isayeva, I. V. Lyanguzova, Sh. N. Gasimov, R. T. Abdiyeva 954

Differentiation of meadow and steppe vegetation west and east of Ob' River

A. Yu. Korolyuk, M. P. Tishchenko 966

Morphogenesis of *Phlomoides oreophila* (Lamiaceae) and features of functional-zonal structure of elementary shoots under different growth conditions

E. K. Komarevtseva, V. A. Cheryomushkina 983

Features of early development of *Picea abies* (Pinaceae) seedlings on xylolytic substrate

A. V. Kikeeva, E. V. Novichonok, I. N. Sofronova, A. M. Kryshen 996

FLORISTIC RECORDS

New species to the flora of the Sakhalin Island

N. D. Sabirova, R. N. Sabirov 1010

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY

Tatyana V. Zhuikova. Plant systems under conditions of technogenic transformation of the environment

G. S. Rozenberg 1015

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

Alexander Grigoryevich Lapirov (to the 70th anniversary)

E. A. Belyakov, O. A. Lebedeva, E. V. Garin, E. G. Krylova, A. M. Chernova, D. A. Philippov 1019

EDN: URKBJA
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 10, с. 939–953

СООБЩЕНИЯ

ЛЕСОВОССТАНОВИТЕЛЬНЫЕ СУКЦЕССИИ ПОСЛЕ РУБОК ГЛАВНОГО ПОЛЬЗОВАНИЯ В КЕДРОВО-ПИХТОВО-ЕЛОВЫХ ШИРОКОТРАВНО-ОСОКОВО-ПАПОРОТНИКОВЫХ ЛЕСАХ ЮЖНОГО СИХОТЭ-АЛИНЯ

© 2022 г. Т. А. Комарова[1,*], Н. Б. Прохоренко[2,], С. Г. Глушко[3,***], Н. В. Терехина[4,****]**

[1] Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН
пр. 100-летия Владивостоку, 159, Владивосток, Приморский край, 690022, Россия
[2] Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, 18, Казань, 420008, Россия
[3] Казанский государственный аграрный университет
ул. К. Маркса, 65, Казань, 420015, Россия
[4] Институт наук о Земле СПбГУ
10-я линия Васильевского о-ва, 33/35, Санкт-Петербург, 199178, Россия
**e-mail: mata41@mail.ru*
***e-mail: nbprokhorenko@mail.ru*
**** e-mail: glushkosg@mail.ru*
***** e-mail: n.terehina@spbu.ru*

Поступила в редакцию 06.03.2022 г.
После доработки 14.08.2022 г.
Принята к публикации 16.08.2022 г.

Обсуждаются результаты более чем 30-летних исследований лесовосстановительных сукцессий после рубок главного пользования, проведенных во второй половине прошлого столетия в кедрово-пихтово-еловых широкотравно-осоково-папоротниковых лесах Южного Сихотэ-Алиня. Рассмотрены изменения в видовом составе, численности и ценотической роли доминирующих видов разных биоморф в ходе восстановления в течение 40 лет после условно-сплошных рубок и восстановления до коренного кедрово-пихтово-елового леса после подневольно-выборочной рубки. Наиболее быстрый лесовосстановительный процесс без смены коренных пород осуществляется после зимних подневольно-выборочных рубок. После условно-сплошных рубок с использованием тяжелой агрегатной техники, нарушающих напочвенный покров и подстилку, а также повреждающих подрост древесных пород, восстановление коренных хвойных лесов идет через стадию быстрорастущих лиственных пород. В целом лесовосстановительный процесс на обследованных участках проходит успешно, что связано с незначительной площадью вырубок (каждая не более 1 га) и близостью массивов коренных лесов.

Ключевые слова: подневольно-выборочные и условно-сплошные рубки, лесовосстановительные сукцессии, фитоценотическая значимость ценопопуляций

DOI: 10.31857/S0006813622100064

Лесообразовательный процесс в горных районах Приморского края протекает под воздействием периодически возникающих пожаров и все возрастающих рубок главного пользования. После запрета рубок в лесах, образованных сосной корейской или кедром корейским (*Pinus koraiensis* Siebold et Zucc.), главным объектом рубок в Приморском крае стали темнохвойные пихтово-еловые леса. Лесные пожары и промышленные рубки привели к значительному уменьшению площади пихтово-еловых лесов. К настоящему времени все лесные ресурсы сильно истощены, а неосвоенные лесные массивы пихтово-еловых лесов незначительны и приурочены к крутым склонам преимущественно на севере Приморского края (Kovalev, Alekseenko, 2018).

В связи с интенсивным процессом лесозаготовок и часто возникающими пожарами вопросы лесовосстановления, формирования хвойных молодняков и сохранения биоразнообразия лесных экосистем становятся все более актуальными (Sovremennoe..., 2009; Kovalev et al., 2019; Kuuluvainen et al., 2019; и др.).

Согласно “Правилам рубок главного пользования” (Pravila..., 1970) в конце двадцатого столетия на территории Приморского края основными способами рубок главного пользования были приняты подневольно-выборочные и условно-сплошные рубки, при которых оставляют только второстепенные лиственные древесные породы и маломерные хвойные. В районе исследований в это время наиболее активно проводились подневольно-выборочные рубки с удалением крупномерных стволов хвойных деревьев. Для максимального сбережения хвойного подроста в процессе лесозаготовок применялась Приморская узкопасечная технология, позволяющая сохранять подрост до 80% при зимних и 60% при летних лесозаготовках. На волоках (шириной до 25–35 м) вырубались все деревья и по ним проводились трелевочные работы с помощью тракторов или лебедок. Между трелевочными волоками с помощью бензопил вырубались крупномерные деревья. В период зимних заготовок травмирование почвенного покрова и площадь минерализованных участков на волоках были минимальны.

Сведения о естественном возобновлении пихтово-еловых лесов на Дальнем Востоке после рубок главного пользования содержатся во многих публикациях (Solov’ev, 1963; Man’ko, Voroshilov, 1967; Voroshilov, 1970, 1972, 1975; Chumin et al., 1981; и др.). Несмотря на общую разработанность естественного хода восстановления лесов Дальнего Востока остались недостаточно изученными особенности формирования древесных молодняков и последовательного хода лесовосстановительных сукцессий после разных способов рубки.

Цель наших исследований – провести сравнительный анализ характера и темпов восстановления сообществ кедрово-пихтово-еловых широкотравно-осоково-папоротниковых лесов Южного Сихотэ-Алиня после подневольно-выборочных и условно-сплошных рубок, проведенных в 60–90-е годы прошлого столетия.

ОБЪЕКТЫ И МАТЕРИАЛЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводили в течение 1983–2012 гг. в северо-западной части Южного Сихотэ-Алиня (43°09′–44°01′ с.ш. и 133°09′–134°03′ в.д.) в бассейнах рек Соколовка и Извилинка, являющихся притоками р. Уссури в ее верхнем течении.

В нижних частях горных склонов до 600–650 м над ур. м. распространены кедрово-широколиственные леса, которые к настоящему времени сильно истощены. Выше 850–900 м распространены пихтово-еловые леса, отличающиеся сравнительно простым строением и однообразным составом всех ярусов. В зоне контакта кедрово-широколиственных и пихтово-еловых лесов находится переходная полоса кедрово-пихтово-еловых лесов, образованных неморальным видом – сосной корейской и бореальными видами – елью аянской (*Picea ajanensis* Lindl. et Gord.) и пихтой белокорой (*Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim.). В подчиненных ярусах в одинаковой степени представлены неморальные и бореальные виды.

Согласно разработанной нами классификационной схеме сукцессионных рядов и сетей после пожаров и рубок для среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня (Komarova, 1992 a; Komarova et al., 2017), изучаемые сообщества относятся к кедрово-темнохвойному актинидиево-разнокустарниковому широкотравно-осоково-папоротниковому типу сукцессионных рядов. Развиваются они на достаточно богатых влажных бурых горно-лесных почвах, иногда лессивированных и оподзоленных с хорошим внутрипочвенным дренажем на пологих шлейфах и речных террасах от 550 до 850 м над ур. м.

Благоприятный гидрологический режим в сочетании с богатством почв обеспечивают высокое разнообразие видового состава и сложную структуру сообществ. Для коренных лесов характерны хорошо выраженные древесный, кустарниковый и кустарничково-травяной ярусы. Верхний подъярус коренных древостоев обычно образуют ель аянская и сосна корейская с примесью липы Таке (*Tilia taquetii* C.K. Schneid.), березы желтой (*Betula costata* Trautv.), ильма лопастного (*Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr) и других видов. Во втором подъярусе, как правило, преобладает пихта белокорая со значительным участием кленов зеленокорого и желтого (*Acer tegmentosum* Maxim., *A. ukurunduense* Trautv. et Mey.). Несмотря на относительно высокую полноту, сомкнутость крон древостоя редко превышает 0.8. Для производных древостоев характерно высокое участие берез (*Betula costata* и *B. platyphylla* Sukacz.), осины (*Populus tremula* L.), ив (*Salix caprea* L., *S. taraikensis* Kimura), черемухи Маака (*Padus maackii* (Rupr.) Kom.) и других видов.

В хорошо развитом кустарниковом ярусе наибольшего обилия достигают неморальные виды (*Acer barbinerve* Maxim., *Corylus mandshurica* Maxim., *Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim., *Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim.), а среди деревянистых лиан доминирует актинидия коломикта (*Actinidia kolomikta* (Maxim.) Maxim.).

Кустарничково-травяной ярус многовидовой, с общим проективным покрытием от 60 до 90%. Наиболее широко в нем представлены мезофитные и гигромезофитные папоротники (*Diplazium sibiricum* (Turcz. ex G. Kunze) Kurata, *Leptorumohra amurensis* (Christ) Tzvel., *Dryopteris crassirhizoma* Nakai, *Pseudocystopteris spinulosa* (Maxim.) Ching и др.), осоки (*Carex xyphium* Kom., *C. campylorhina* V. Krecz., *C. reventa* V. Krecz.) и широкотравье

(*Cardamine leucantha* (Tausch) Schulz, *Cacalia praetermissa* (Pojark.) Pojark., *Hylomecon vernalis* Maxim.).

Моховой покров развит слабо. В понижениях микрорельефа иногда встречаются пятна из гигромезофитных мхов (*Pleuroziopsis ruthenica* (Weinm.) Kindb. ex E. Britton, *Climacium japonicum* Lindb. и др.).

По своему составу и строению сообщества этого типа сукцессионных рядов близки к кедровникам с преобладанием в травяном покрове папоротников (Vasil'ev, 1937), папоротниковым кедровникам с елью (Solov'ev, 1963, 1975), а также описанным Н.В. Дылисом и П.Б. Виппером (Dylis, Vipper, 1953) неморальным ельникам, отличающимся высоким участием в составе всех ярусов представителей маньчжурской флоры, сложным строением и высокой производительностью.

Согласно эколого-флористической классификации исследуемые сообщества относятся к порядку Abieti nephrolepidis-Pinion koraiensis (Krestov et al., 2006). Для изучаемых сообществ нами (Komarova, Gumarova, 2005) отмечена определенная комбинация диагностических видов (*Lunathyrium pycnosorum* (Christ) Koidz., *Enemion raddeanum* Regel, *Dryopteris sichotensis* Kom., *Galium paradoxum* Maxim., *Hylomecon vernalis* и *Cardamine leucantha* (Tausch) Schulz), характерных в своей совокупности только для рассматриваемого типа сукцессионных рядов.

Характеристика исследуемых лесных сообществ. Лесовосстановительный процесс изучался на пяти постоянных пробных площадях (пр. пл.), расположенных на территории Верхнеуссурийского биогеоценотического стационара, расположенного в верхней части бассейна р. Правая Соколовка в пределах 550–850 м над ур. м. При этом одна пр. пл. была заложена после зимней (54–1987) и две после летних (56–1986 и 40–1983) подневольно-выборочных рубок, две пр. пл. (39–1983, и 5–1988) заложены после условно-сплошных рубок.

Зимняя подневольно-выборочная рубка была проведена в 1970 г. на пологой надпойменной террасе ручья Медвежьего на высоте 650 м над ур. м. В центральной части заложенной здесь в 1987 г. пр. пл. 54–1987 размером 50 × 50 м сохранились следы трелевочного волока, по которому удалялись стволы срубленных деревьев. Всего на площади 0.25 га во время рубки с пр. пл. было удалено 12 деревьев ели аянской от 60 до 85 см диам. в основании ствола и возрастом от 120 до 200 лет, а также 3 ствола сосны корейской от 52 до 110 см диам., возрастом от 178 до 185 лет. После удаления крупномерных стволов ели и сосны корейской, имевших в среднем возраст 180 лет, возраст сохранившегося верхнего полога древостоя снизился до 120 лет. Таксационная характеристика древостоев в 1987 и 2007 г. приведена в табл. 1.

Стационарные исследования после летних подневольно-выборочных рубок, проведенных в 1968 и 1969 г., велись на двух постоянных пр. пл., расположенных на пологих склонах в долине ключа Кедровый (56–1986) и ручья Безымянный (40–1983), которые являются притоками р. Правая Соколовка, впадающей в р. Уссури. После летней подневольно-выборочной рубки с помощью узкопасечного способа (пр. пл. 56–1986) на площади 0.25 га были удалены 17 деревьев ели аянской от 50 до 86 см диам. в основании ствола и возрастом от 130 до 210 лет, а также 4 дерева сосны корейской от 50 до 120 см диам. и возрастом от 180 до 200 лет. При этом средний возраст преобладающих пород верхнего подъяруса снизился до 110 лет. Таксационная характеристика древостоев на этом участке в 1986 и 2006 г. приведена в табл. 1.

Пр. пл. 40–1983, размером 100 × 100 м, была заложена в 1983 г. При лесозаготовительных работах, проведенных в 1969 г., здесь были изъяты только единичные деревья ели аянской и сосны корейской, что не повлияло на возраст и структуру древостоя. В связи с этим лесное насаждение на этой пр. пл. может служить эталоном коренного леса рассматриваемого типа сукцессионных рядов. Изменение характера древостоя на этом участке за 30 лет (ревизия 2012 г.) отражают таксационные показатели (табл. 1).

Лесовосстановительный процесс после условно-сплошных рубок изучался нами на двух постоянных пр. пл. (39–1983 и 5–1988). Пр. пл. 39–1983 размером 50 × 50 м, была заложена в 1983 г. на 14-летней вырубке, расположенной на пологом СЗ склоне на высоте 750 м над ур. м. в долине ручья Безымянный. К этому участку примыкает коренной эталонный лес (пр. пл. 40–1983). Последующие ревизии на этом участке были проведены в 2005 и 2011 г. на 36 и 42 гг. после условно-сплошной рубки (табл. 2).

Пр. пл. 5–1988, размером 50 × 50 м, была заложена в 1988 г. на 15-летней вырубке, расположенной на плоском водоразделе между реками Правая Соколовка и Изюбринная на высоте 840 м над ур. м. Последующие ревизии здесь были проведены на 33 и 38 гг. после лесозаготовительных работ (табл. 2).

Кроме длительных наблюдений на постоянных пробных площадях нами были использованы материалы детально-маршрутных исследований после условно-сплошных рубок, проведенных в 1980–1985 гг. в долине р. Извилинка. Всего в рассматриваемом типе сукцессионных рядов нами были осуществлены детальные геоботанические описания и учетные работы на 11 временных пр. пл., заложенных на вырубках возрастом от 1 до 8 лет.

Таблица 1. Изменение таксационных показателей древостоев на разных этапах восстановления кедрово-пихтово-еловых лесов после выборочных рубок

Table 1. Changes in inventory indices of stands at different stages of restoration of Korean pine-fir-spruce forests after selective fellings

Пробная площадь №-год закладки, возраст древостоя Sample plot №-year of laying, age of stand (years)	Подъярус Sublayer	Породный состав (по запасу) Species composition (by stock)	Число живых стволов на 1 га, шт. Number of live trunks per 1 ha, pcs.	Площадь сечения, $м^2$/га Sectional area, m^2/ha	Запас древесины, $м^3$/га Timber stock, m^3/ha	Средние значения для преобладающей породы Average values for a dominant species	
						Диаметр, см Diameter, cm	Высота, м Height, m
54–1987 120 лет	I	5Еа3Бж1Пб1К+Лт,Бп	124	13.8	153.5	38.9	22.0
	II	5Еа4Пб1Лт+К,Клз	361	12.7	114.3	21.2	16.7
	III	3Еа3Пб1Лт1Бж1Клж1Бп+К,Т,Чм	437	3.03	14.9	8.8	7.0
54–1987 140 лет	I	7Еа2К1Пб+Лт, Бп	128	17.7	194.1	40.4	23.0
	II	5Еа4Пб1Лт+Ос,Бп,Клз	216	11.99	112.0	28.2	19.2
	III	5Еа3Пб1Лт1Клж+К	340	2.76	16.9	11.2	10.0
56–1986 110 лет	I	5Еа2Пб1К1Бж1Лт	145	13.6	157.1	42.0	22.5
	II	6Еа3Пб1Бж+Лт	313	9.93	82.7	21.0	17.0
	III	4Пб3Клз3Еа+К,Бж	269	1.14	6.3	11.0	10.0
56–1986 130 лет	I	6Еа2К1Пб1Бж+Лт	147	17.33	186.8	44.8	23.5
	II	6Еа3Пб1Бж+Лт,Бп,Ос	296	10.82	93.5	27.6	18.5
	III	4П3Клз3Еа+Клж,К	289	2.68	11.62	12.6	10.7
40–1983 180 лет	I	4Еа2К2Лт2Бж+Пб	157	30.2	337.9	39.5	24.5
	II	5Пб4Еа1Клж+Бж,Лт,Клз	218	7.35	61.29	18.0	20.4
	III	4Еа4Пб2Клж+К,Лт	1102	4.04	15.75	7.0	6.8
40–1983 210 лет	I	3К3Еа2Лт2Бж+Пб	112	24.5	257.7	60.5	27.0
	II	5Пб3Еа1Лт1Клж+Бж, К	165	5.98	50.7	20.9	16.5
	III	5Клж2Пб2Еа1Лт+К,Клз	458	2.09	11.1	8.1	7.5

Примечание. Бж – береза желтая или ребристая, Бп – береза плосколистная, Бш – береза шерстистая, Еа – ель аянская, Ивк – ива козья, Ивп – ива поронайская, Ил – ильм лопастной, К – сосна корейская или кедр, Клж – клен желтый, Клз – клен зеленокорый, Лт – липа Таке, Ос – осина, Пб – пихта белокорая, Рс – рябина сибирская, Т – тополь корейский, Чм – черемуха Маака, Я – ясень маньчжурский.

Note. Бж – yellow or ribbed birch (*Betula costata*), Бп – Asian white birch (*B. platyphylla*), Бш – woolly birch (*B. lanata*), Еа – Yezo spruce (*Picea ajanensis*), Ивк – goat willow (*Salix caprea*), Ивп – Alaska bog willow (*S. fuscescens*), Ил – Manchurian lobed elm (*Ulmus laciniata*), К – Korean pine (*Pinus koraiensis*), Клж – yellow maple (*Acer ukurunduense*), Клз – Manchurian striped maple (*A. tegmentosum*), Лт – Taquet's linden (*Tilia taquetii*), Ос – aspen (*Populus tremula*), Пб – Khingan fir (*Abies nephrolepis*), Рс – Siberian mountain ash (*Sorbus sibirica*), Т – Korean poplar (*Populus koreana*), Чм – Manchurian cherry (*Padus maackii*), Я – Manchurian ash (*Fraxinus mandshurica*).

Таблица 2. Изменение таксационных показателей древостоев на разных стадиях восстановления кедрово-пихтово-еловых лесов после условно-сплошных рубок
Table 2. Changes in inventory indices of stands at different stages of restoration of Korean pine-fir-spruce forests after conditionally clear fellings

Пробная площадь №-год закладки, возраст вырубки Sample plot №-year of laying, felling age (years)	Подъярус Sublayer	Породный состав (по запасу) Species composition (by stock)	Число живых стволов на 1 га, шт. Number of live trunks per 1 ha, pcs.	Площадь сечения, $м^2$/га Sectional area, m^2/ha	Запас древесины, $м^3$/га Timber stock, m^3/ha	Средние значения для преобладающей породы Average values for a dominant species	
						Диаметр, см Diameter, cm	Высота, м Height, m
39–1983, 14	I	5Бж4Лт1Еа+К	52	6.55	74.74	53.6	24.0
	II	6Еа1К1Пб1Ивк1Клж+Бж,Т,Лт	80	2.55	21.60	19.4	17.5
	III	3Бж2Клж1Т1Ивк 1Чм1Лт1Бп+Пб,Еа	5537	5.70	42.60	3.6	4.7
39–1983, 36	I	4Бж3Лт2К1Бп+Еа	40	7.90	83.70	52.2	23.0
	II	5Тк2Бп1Еа1Пб1К+Лт	274	6.35	54.40	18.4	18.0
	III	3Бж2Клж2Чм1Еа1Пб1Лт ед.Ивк,Т	2614	6.57	34.86	6.5	8.0
39–1983, 42	I	4Бж2Лт2Еа1Т1К	80	11.95	112.28	58.9	24.5
	II	4Т3Бп1Еа1Пб1Лт+К,Бж	504	12.13	103.10	20.8	19.5
	III	3Бж2Пб1Лт1Клж 1Еа1Ивк1Бп+К,Чм	2004	7.11	24.83	9.1	11.0
5–1988, 15	I	3Бж2Бп1Бш1Т1Пб1Ос1Ик ед.К,Еа	82	8.9	59.6	15.4	15.2
	II	4Бж2Бш1Бп1Пб1Чм1Ик ед.Еа,К,Т,Бп, Ос,Клж	4178	7.4	35. 8	4.5	5.2
5–1988, 33	I	3Бж2Бп2Т1Пб1Ос1Бш ед. Еа,К	348	9.9	81.4	17.3	16.9
	II	6Бж1Бш1Еа1Пб1Чм+Ивк ед.Кж,К,Ос	2356	7.9	55.5	8.1	8.7
5–1988, 38	I	3Бп2Бш2Ос1Бж1Т1Пб ед.Еа,К	284	9.828	84.72	22.3	21.0
	II	6Бж2Бп1Пб1Еа ед. Чм,Клж,К	956	9.906	78.73	11.4	13.0
	III	4Бж2Клж2Пб2Еа+Рб,К,Чм	1524	2.763	15.39	7.3	8.0

Примечание. Краткие обозначения древесных растений см. в табл. 1.
Note. See Table 1 for designations of woody plants.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Сбор материалов проводили путем стационарных и детально-маршрутных исследований, сопровождавшихся закладкой постоянных и временных пр. пл. размером в среднем 50 × 50 м. В ходе полевых исследований всего было заложено 36 пр. пл. на участках, пройденных подневольно-выборочными и условно-сплошными рубками.

При закладке пр. пл. и характеристике фитоценозов были использованы общепринятые в геоботанике и лесоведении методики (Sukachev et al., 1957; Sukachev, Zonn, 1961; Korchagin, 1976; Melekhov, 1980; и др.). На каждой пр. пл. проводили детальное геоботаническое описание, устанавливали видовой состав и численность всех видов по определенным ступеням высоты (длины) растений. Для характеристики древостоев проводили сплошной перечет растущих и сухостойных деревьев по двух- и четырехсантиметровым ступеням толщины. Для установления таксационных показателей древостоев использовали “Справочник для таксации лесов Дальнего Востока” (Spravochnik..., 1990). Учет подроста, скелетных осей кустарников и деревянистых лиан проводили по определенным градациям высоты (для лиан – длины) на двух ленточных площадках (50 × 4 м), расположенных по диагоналям пр. пл. Количество надземных побегов травянистых растений учитывали на 50–100 площадках (1 × 1 м). Для видов нижних ярусов определяли массу надземных частей по методу модельных экземпляров (Sochava et al., 1962; Komarova, 1992b; и др.). С этой целью для каждого вида устанавливали средние статистические показатели в абсолютно сухом состоянии отдельных надземных побегов (скелетных осей) по соответствующим ступеням высоты (длины). Затем средние показатели модельных экземпляров перемножали на общее количество экземпляров в соответствующих ступенях высоты (длины).

Наряду с установлением численности и биомассы растений определяли встречаемость каждого вида травянистых растений на 100 площадках (1 × 1 м), а кустарников и деревянистых лиан на 200 площадках (2 × 2 м).

Для установления роли отдельных древесных видов в сложении сообществ, находящихся на разных этапах лесовосстановительных сукцессий после рубок древостоя, были использованы показатели фитоценотической значимости. Для оценки ценотической значимости древесных видов за основу нами был взят индекс доминирования Симпсона (Simpson, 1949): $D = \frac{Ni}{N}$, где Ni – численность i-го вида, N – общая численность всех видов.

Следуя модификации Саксена и Сингха (Saxena, Singh, 1982), отношения численности i-го вида к общему количеству экземпляров всех видов устанавливали отдельно для подроста, тонкомера и деревьев более 12 см диаметром. Затем полученные результаты суммировались, и определялся корень квадратный из этой общей суммы, или соответственно, $D = \sqrt{\sum\left(\frac{Ni}{N}\right)^2}$.

Величина модифицированного индекса доминирования в одинаковой степени зависит от численности подроста, тонкомера и крупных деревьев, что позволяет оценить фитоценотическую значимость каждого древесного вида независимо от возрастного состава их ценопопуляций, значительно меняющегося в ходе лесовосстановительного процесса.

Для оценки фитоценотической значимости у разных видов кустарников, деревянистых лиан и травянистых растений были установлены показатели численности, массы надземных частей растений и встречаемости (константности) у каждого вида. Эти показатели отражают наиболее значимые стороны ценопопуляций – характер участия в сложении сообществ и степень использования ресурсов среды.

На временных пр. пл. размером 50 × 50 м были проведены детальные геоботанические описания с выявлением полного видового состава, а также установлением численности растений всех ярусов, а у ценопопуляций кустарников, лиан и травянистых растений устанавливали также массу надземных частей каждого вида методом модельных экземпляров, описанным выше.

Названия высших семенных растений приведены по сводке “Сосудистые растения Советского Дальнего Востока” (Sosudistye..., 1985–1996), названия мхов приведены по Л.В. Бардунову и В.Я. Черданцевой (Bardunov, Cherdantseva 1982).

ФОРМИРОВАНИЕ И РАЗВИТИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ПОСЛЕ РУБОК ГЛАВНОГО ПОЛЬЗОВАНИЯ

Характер зарастания и развития сообществ после рубок главного пользования зависит от способов рубки и площади вырубок, численности сохранившихся деревьев и подроста, близости обсеменителей и общих лесорастительных условий. Состав формирующихся сообществ определяется видовым составом исходных фитоценозов, поступлением диаспор с соседних участков и наличием жизнеспособных семян в почве.

После подневольно-выборочных рубок лесные фитоценозы рассматриваемого типа сукцессионных рядов восстанавливают основные черты и свойства исходных древостоев в сравнительно короткое время. Согласно нашим исследованиям, наиболее быстрый лесовосстановительный процесс без смены коренных пород осуществ-

лялся после зимней подневольно-выборочной рубки с использованием узкопасечного способа (пр. пл. 54–1987). Восстановление кустарникового и кустарничково-травяного ярусов на этом участке фактически завершился в течение 10 лет, а состав и структура древостоев восстановились в значительной степени через 20 лет после лесозаготовительных работ.

После летней подневольно-выборочной рубки (пр. пл. 56–1986) восстановление нижних ярусов практически завершилось через 12–15 лет, а состав и структура древостоя – через 30 лет.

В эталонном коренном лесу (пр. пл. 40–1983) возраст преобладающих в верхнем подъярусе деревьев ели аянской во время закладки пр. пл. в 1983 г. составлял примерно 180 лет. Через 30 лет в верхнем подъярусе этого древостоя значительно возросла роль сосны корейской в результате отпада за этот период части старых деревьев ели аянской, длительность жизни которых в исследуемом районе составляет 200–220 лет (Komarova et al., 2017).

После условно-сплошных рубок с использованием тяжелой агрегатной техники, сильно нарушающих подстилку, почву и все ярусы лесных сообществ, обычно происходит более длительный лесовосстановительный процесс со сменой климаксовых хвойных пород на быстрорастущие серийные виды. Следуя за Ф. Клементсом (Clements, 1928), мы отнесли к группе серийных видов растения с ускоренным развитием на первых этапах их онтогенеза и характеризующиеся отсутствием сбалансированного этапа воспроизведения молодого и отмирания старого поколения. Высокие темпы роста этих растений и быстрое достижение генеративного периода обеспечивают первому их поколению устойчивые позиции и возможность доминировать в производных сообществах. Последующие поколения не развиваются активно при отсутствии очередных нарушений в растительном покрове и присутствуют только в виде примеси. Среди серийных видов первыми заселяют освободившиеся участки после сплошных рубок разные виды берез (*Betula costata*, *B. platyphylla*), чему способствуют значительные запасы в почве их всхожих семян, способных сохранять жизнеспособность в течение нескольких десятилетий (Rysin, Rysina, 1965; Karpov, 1969; Komarova, 1992a; и др.).

Среди серийных видов быстро заселяют свежие вырубки и представители семейства Salicaceae (*Populus tremula*, *P. koreana* Rehd., *Salix caprea* и др.) благодаря массовому распространению их мелких и легких семян с помощью ветра и быстрому их прорастанию. На обнаженной поверхности почвы при наличии достаточного количества влаги в почве семена их могут прорастать уже на 2-й день.

Для коренных, или климаксовых, видов (по Clements, 1928), способных образовывать древостои со своим господством на поздних этапах сукцессий и в климаксовых сообществах, характерны медленные темпы развития на первых стадиях сукцессий после сплошных рубок.

Наиболее высокие темпы роста (до 80–90 см в первые годы после сплошной рубки) отмечались у растений серийных видов (*Populus tremula*, *Betula platyphylla*, *Padus maackii* и *Salix caprea*). Растения березы ребристой отставали от них в росте (прирост не более 30 см в год), при этом их численность достигала максимальной величины – 4.2–5.8 тыс. экз./га (рис. 1).

Представители климаксовых видов, в отличие от серийных, развиваются медленнее на первых этапах их онтогенеза и способны переносить умеренное затенение. Исследования на временных пр. пл., заложенных в первые 8 лет после условно-сплошных рубок в долине р. Извилинка, показали, что в первый год после сплошной рубки по численности среди климаксовых древесных видов преобладал мелкий подрост ели и пихты. При этом наиболее высокая их сохранность отмечается на гниющем валеже. Однако уже на 2-й год после рубки древостоя предварительный подрост ели аянской и пихты белокорой в значительной части погибал в результате механических повреждений, иссушения подстилки и поверхностных горизонтов почвы, а также из-за усыхания разрушенного при лесозаготовках валежа. Значительное количество предварительного подроста ели и пихты (от 30 до 50%) обычно усыхает в первые 4 года после рубки древостоя. В последующие годы численность молодого поколения ели и пихты возрастает за счет их семенного возобновления от единичных сохранившихся деревьев и примыкающих к вырубкам стен коренного леса. Максимум численности популяций ели и пихты приходится на 17–20 годы после рубки древостоя, что подтверждают показатели динамики численности ценопопуляций древесных пород, установленных на 16 постоянных и временных пр. пл., заложенных после условно-сплошных рубок (рис. 1).

На 14–15 год после сплошной рубки образовался сравнительно однородный древесный молодняк 4–6 м выс., состоявший преимущественно из разных видов берез. На постоянной пр. пл. 5–1988 значительное участие в древесном молодняке принимала также береза шерстистая (*Betula lanata* (Regel) V. Vassil.), более характерная для пихтово-еловых лесов. Ее присутствие было связано с тем, что пр. пл. 5–1988 была заложена на верхнем пределе распространения (840 м над ур. м.) сообществ рассматриваемого типа сукцессионных рядов.

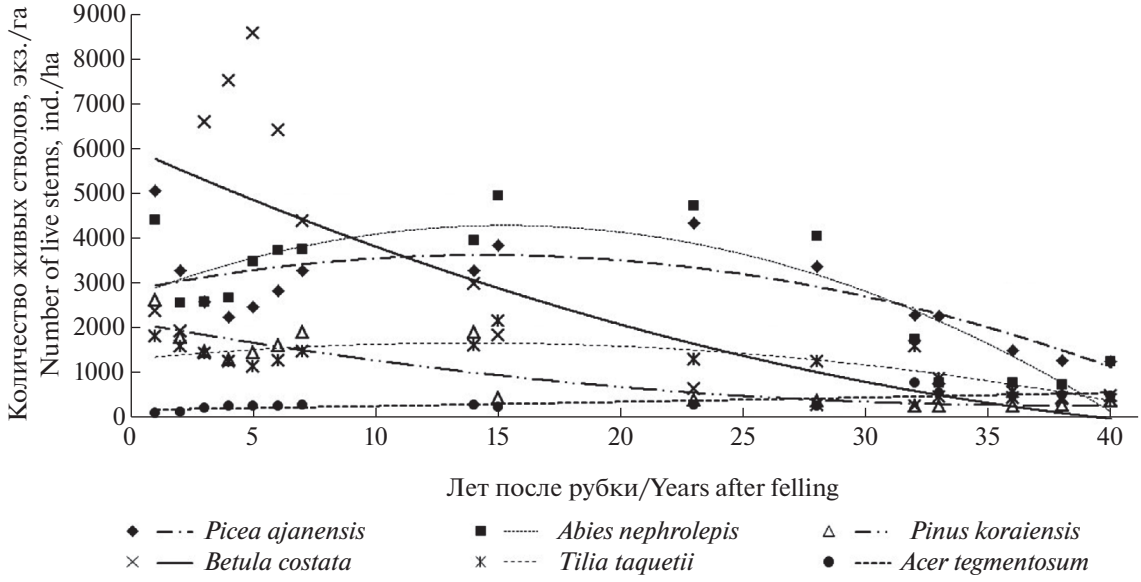

Рис. 1. Динамика численности и полиноминальные линии тренда для ценопопуляций древесных видов в первые 40 лет после условно-сплошных рубок.

Fig. 1. Dynamics of abundance and polynomial trend lines for coenopopulations of tree species in the first 40 years after conditionally clear fellings.

По мере роста и смыкания крон древесного молодняка обычно усиливается интенсивность конкуренции между растениями за жизненное пространство (свет, влагу, элементы минерального питания). При этом слабые растения, отставшие в росте, подавляются более крупными растениями и в дальнейшем многие из них погибают. Наиболее сильный процесс самоизреживания отмечался среди серийных древесных видов. Так, к 8-му году развития после сплошной рубки сохраняли жизнедеятельность 6.2% растений березы ребристой, а на 42-й год отмечено только 2.3% от числа растений этого вида на 2-й год после сплошной рубки (рис. 1).

По мере роста и увеличения численности молодых растений климаксовых видов – ели аянской и пихты белокорой происходило смыкание их крон и к 20–25 годам после сплошных рубок формировались их отдельные сомкнутые группы 2.0–3.0 м выс. В результате сильного затенения под их пологом резко сократилась численность растений не только у представителей нижних ярусов, но заметно снизилось и количество подроста у всех древесных растений климаксовых видов, в основном за счет отставших в росте экземпляров. При этом численность ценопопуляции и самой ели аянской на пр. пл. 39–1983 снизилась с 3.8 тыс. экз./га, отмеченных на 14-й год после рубки до 1.2 тыс. экз./га на 42-й год после рубки. У всех других хвойных и лиственных климаксовых видов за этот период также произошло значительное снижение численности их растений, за исключением клена зеленокорого (*Acer tegmentosum*), у которого численность популяции возросла с 0.25 до 0.55 тыс. экз./га преимущественно за счет мелкого подроста, способного переносить умеренное затенение.

Незначительная площадь всех исследуемых вырубок (менее 1 га), окруженных ненарушенными кедрово-пихтово-еловыми лесами, определила доминирование в лесных сообществах во всех категориях подроста растений ели аянской и пихты белокорой. При этом максимальной численностью (6–11 тыс. экз./га) у этих видов отличался мелкий подрост, а наименьшее количество экземпляров (0.4–0.6 тыс. экз./га) было представлено в крупном подросте.

ИЗМЕНЕНИЕ ЦЕНОТИЧЕСКОЙ РОЛИ ДРЕВЕСНЫХ, КУСТАРНИКОВЫХ И ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ ЛЕСОВОССТАНОВИТЕЛЬНЫХ СУКЦЕССИЙ

Для установления роли отдельных древесных видов в сложении сообществ, находящихся на разных этапах лесовосстановительных смен после рубок древостоя, были использованы показатели индексов доминирования для 8 видов деревьев, 6 из которых представлены на рис. 2.

Кривые ценотической изменчивости древесных видов по градиенту сукцессионного процесса соответствуют ценоклинам градиентного анализа Уиттекера (Whittaker, 1960). В сукцессионных це-

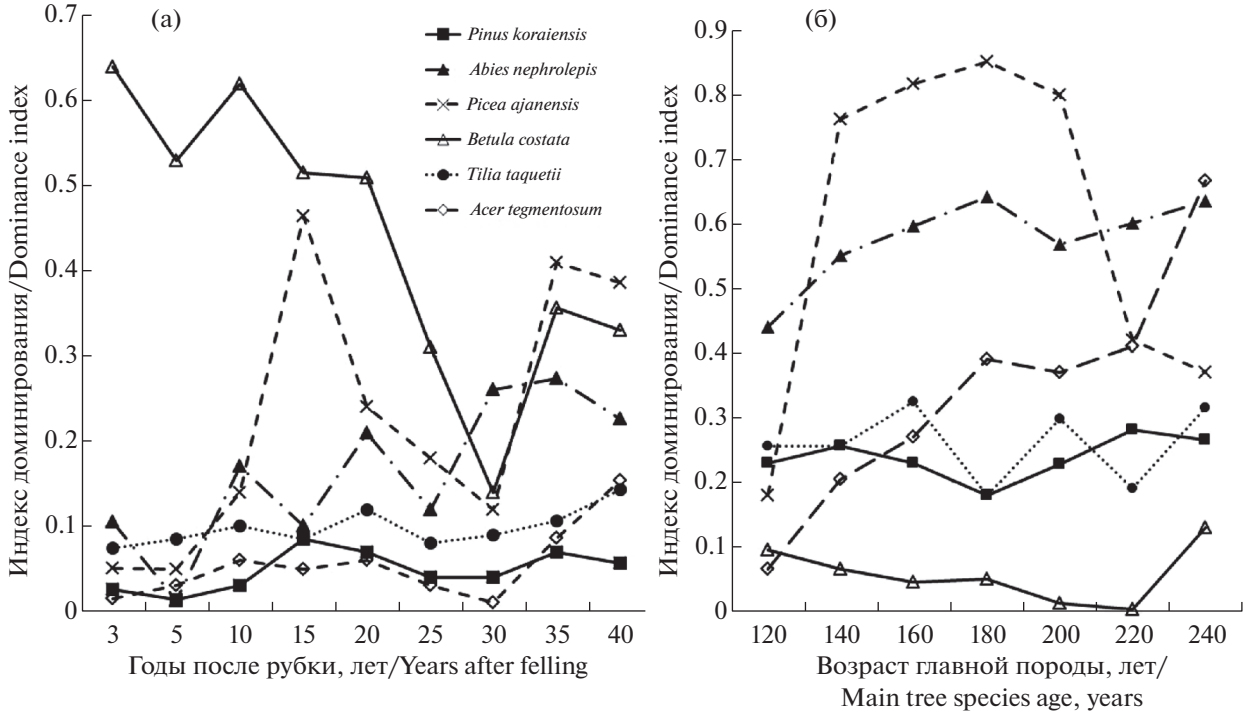

Рис. 2. Показатели индекса доминирования и линии тренда для основных ценозообразующих древесных видов на разных стадиях восстановления кедрово-пихтово-еловых лесов после условно-сплошных (а) и подневольно-выборочных (б) рубок.

Fig. 2. Indicators of the dominance index and the trend line for main coenose-forming tree species at different stages of restoration of Korean pine-fir-spruce forests after conditionally clear fellings (a) and after forced selective fellings (б).

ноклинах наиболее высокая ценотическая значимость (0.5 и более) на отдельных этапах лесовосстановительного процесса принадлежит 3 видам (*Betula costata*, *Picea ajanensi* и *Abies nephrolepis*).

Относительно высокая фитоценотическая значимость у серийных видов (*Betula costata*, *B. platyphylla*, *Populus tremula*) отмечена только в первые 20–30 лет после сплошных рубок древостоев. В дальнейшем для них характерны низкие индексы доминирования, несмотря на их преобладание в составе древостоев. Это связано с низкой численностью их молодого поколения, неспособного возобновляться под пологом своего же древостоя.

У климаксовых видов (*Picea ajanensis* и *Abies nephrolepis*) индексы доминирования до 40 лет после условно-сплошных рубок сравнительно низкие. После 50–60 лет они становятся стабильно высокими благодаря переходу многих деревьев этих видов в тонкомер и достижению генеративного периода у некоторых растений с ускоренным ростом, что обеспечивает постоянный приток молодых растений.

После подневольно-выборочных рубок индексы доминирования у ели аянской резко снижаются в результате лесозаготовительных работ и механического повреждения молодых растений во время рубки древостоя. Вместе с тем уже через 20 лет после рубки ценотическая значимость у ели значительно возрастает. При этом ценообразующая роль ели аянской превышает ценотическую значимость пихты белокорой до ее 200-летнего возраста. После массового распада старшего поколения ели, связанного с завершением их жизненного цикла в 200–220 лет, индексы доминирования у этого вида значительно снижаются.

Индексы доминирования у сосны корейской в сообществах этого сукцессионного ряда после разных способов рубок довольно низкие (менее 0.3), так как она выступает лишь как постоянный сопутствующий вид к темнохвойным породам. Роль постоянных сопутствующих видов с невысокими показателями индексов доминирования играют и климаксовые широколиственные породы (*Acer tegmentosum*, *A. ukurunduense* и *Tilia taquetii*).

Среди кустарников и деревянистых лиан наиболее высокие показатели как по численности скелетных осей, так и их встречаемости в сообществах на всех стадиях лесовосстановительных сукцессий после сплошных и выборочных рубок характерны для двух видов: геоксильного кустар-

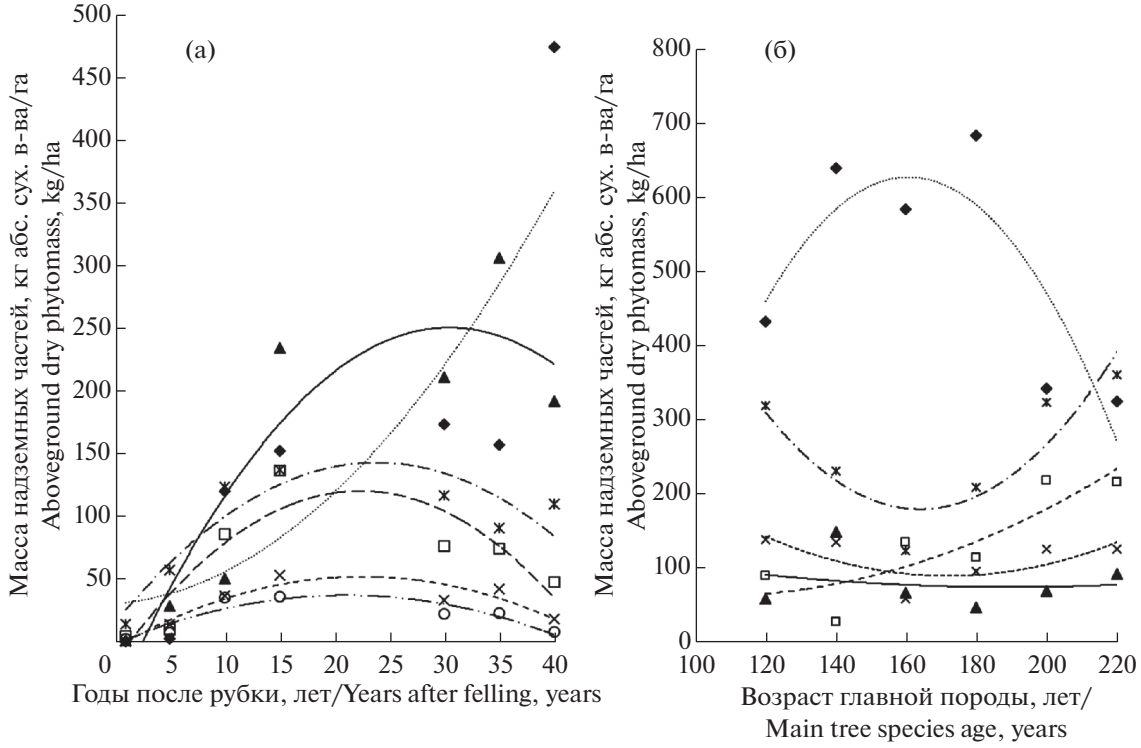

Рис. 3. Изменение массы надземных частей скелетных осей у ценопопуляций пяти видов кустарников и деревянистой лианы в первые 40 лет после условно-сплошных (а) и подневольно-выборочных (б) рубок в кедрово-пихтово-еловых лесах. Условные обозначения: ◆ ····· *Acer barbinerve*, ▲ — *Corylus mandshurica*, ж —· *Philadelphus tenuifolius*, □ — — *Actinidia kolomikta*, × – – - *Eleutherococcus senticosus*, ○ – ·· *Sambucus racemosa*.

Fig. 3. Change in the mass of the aboveground parts of skeletal axes in coenopopulations of five species of shrubs and woody vine in the first 40 years after conditionally clear (a) and forced selective (б) fellings in Korean pine-fir-spruce forests. Symbols: ◆ ····· *Acer barbinerve*, ▲ — *Corylus mandshurica*, × —· *Philadelphus tenuifolius*, □ — — *Actinidia kolomikta*, × – – - *Eleutherococcus senticosus*, ○ – ·· *Sambucus racemosa*.

ника средней величины – чубушника тонколистного (*Philadelphus tenuifolius*) и деревянистой лианы актинидии коломикта (*Actinidia kolomikta*). На молодых хорошо освещенных вырубках преобладают их скелетные оси до 200 (300) см высоты (длины), а под сомкнутым пологом как серийных, так и климаксовых древостоев основное их количество не превышает 50–100 см. Крупные лианы актинидии коломикта представлены лишь единичными экземплярами. После сплошных рубок, начиная с третьего года до 42 лет, средняя численность скелетных осей у чубушника тонколистного составляет 3.0–5.0 тыс. экз./га, а максимальная 10.0–12.0 тыс. экз./га. Численность осей у актинидии коломикта за этот же период варьирует от 1.5 до 12.0 тыс. экз./га после сплошных рубок и от 1.0 до 17.5 тыс. экз./га после выборочных рубок.

Встречаемость на 200 площадках (2 × 2 м) у чубушника тонколистного изменяется после сплошных и выборочных рубок от 20 до 57%, а у актинидии коломикта – от 25 до 54%.

Среди травянистых растений наибольшая численность побегов и высокая встречаемость отмечены у низкотравья (*Oxalis acetosella* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Viola selkirkii* Pursh ex Goldie и др.).

Общее представление о ходе развития и накопления массы у основных ценообразующих видов нижних ярусов после условно-сплошных и подневольно выборочных рубок могут дать показатели их общей надземной фитомассы в абсолютно-сухом состоянии (рис. 3 и 4).

Прямая корреляция между численностью растений и их биомассой отсутствует из-за значительных различий в размерах растений. В первые годы после условно-сплошных рубок по накоплению массы надземных частей в кустарниковом ярусе преобладают те же серийные виды – (*Philadelphus tenuifolius* и *Actinidia kolomikta*), совместно составляющие 40–50% от общей массы (120–200 кг абс. сух. вещ-ва/га) надземных частей всех кустарников и деревянистых лиан.

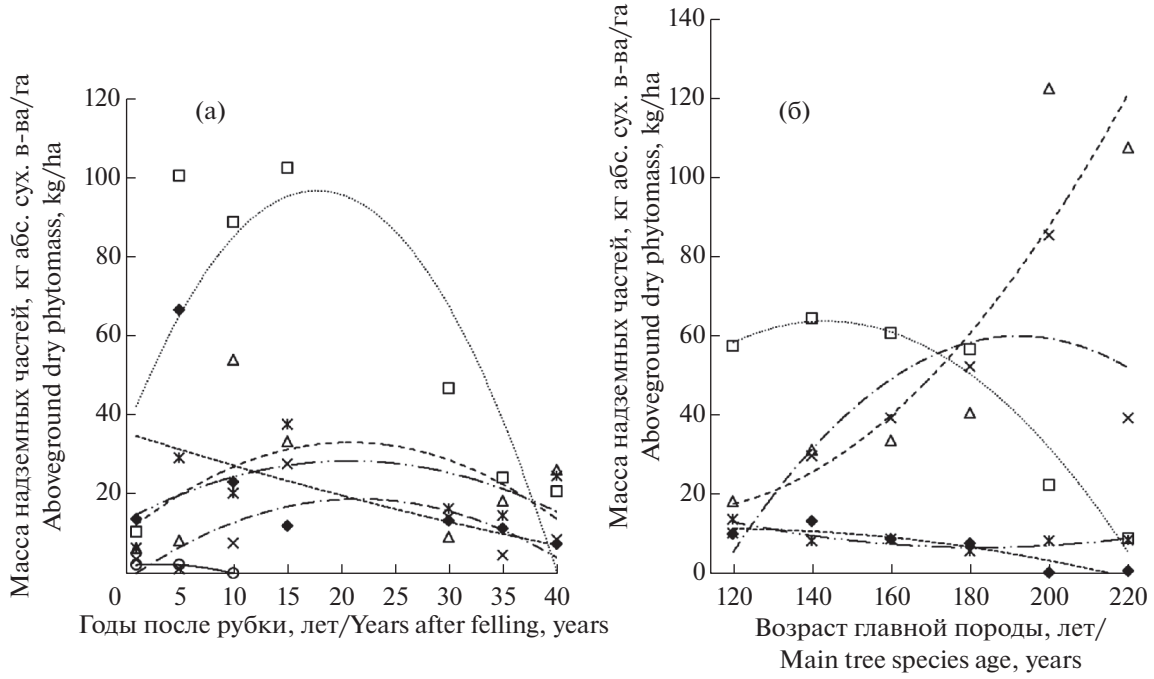

Рис. 4. Изменение массы надземных частей у ценопопуляций шести видов травянистых растений после условно-сплошных (а) и подневольно-выборочных (б) рубок в кедрово-пихтово-еловых лесах. Условные обозначения: ◆ ---- *Carex campylorhina*, △ ——— *Leptorumohra amurensis*, ж — · · *Diplazium sibiricum*, □ ····· *Carex xyphium*, × — · *Dryopteris crassirhizoma*, ○ — *Impatiens noli-tangere.*

Fig. 4. Change in the mass of aboveground parts in coenopopulations of six herbaceous plant species after conditionally clear (a) and forced selective (б) fellings in Korean pine-fir-spruce forests. Symbols: ◆ ---- *Carex campylorhina*, △ ——— *Leptorumohra amurensis*, ж — · · *Diplazium sibiricum*, □ ····· *Carex xyphium*, × — · *Dryopteris crassirhizoma*, ○ — *Impatiens noli-tangere.*

Среди инициальных видов в этот же период наиболее активно развивается крупный аэроксильный кустарник (*Sambucus racemosa*). В восстанавливающихся лесах после подневольно-выборочных рубок доминирующая роль в кустарниковом ярусе принадлежит климаксовому виду (*Acer barbinerve*), скелетные оси которого в этих лесорастительных условиях достигают 12 м выс. и значительно превышают все остальные виды по массе надземных частей (рис. 3).

На завершающих стадиях лесовосстановительных сукцессий после подневольно-выборочных рубок и в климаксовых сообществах общая масса надземных частей кустарников и деревянистых лиан составляет в среднем 800–1000 кг абс. сух. вещ-ва/га.

Общая масса надземных частей травянистых растений после условно-сплошных рубок имеет низкие значения и в первые два года составляет в среднем 120–150 кг абс. сух. вещ-ва/га. Многие тенелюбивые растения, характерные для коренных сообществ (*Leptorumohra amurensis*, *Dryopteris crassirhizoma*, *Carex xiphium* и др.), в первые годы после рубки погибают от механического повреждения и усыхают от недостаточного увлажнения и избыточного освещения. В то же время у светолюбивых папоротников и осок (*Diplazium sibiricum*, *Pseudocystopteris spinulosa* (Maxim.) Ching, *Carex campylorhina* и др.) масса надземных частей быстро возрастает благодаря их активному вегетативному разрастанию от сохранившихся надземных и подземных органов. Развитие многочисленных растений инициальных видов (*Impatiens noli-tangere* L., *Chamerion angustifolium* (L.) Holub, *Lamium barbatum* Siebold et Zucc.) Mennema и др.) способствуют увеличению общей массы надземных частей травянистых растений до 500–600 кг абс. сух. вещ-ва/га.

Образование сомкнутого полога из серийных древесных видов (*Betula costata*, *B. platyphylla*, *Salix caprea* и др.), начиная с 10–15 (20) лет после сплошной рубки древостоя, и формирование из ели и пихты после 20–25 лет, приводят к значительному снижению общей массы надземных частей у большинства ценопопуляций травянистых растений (рис. 4).

После подневольно-выборочных рубок общая масса надземных частей травяного покрова обычно незначительно изменяется и составляет в среднем 300–400 кг абс. сух. вещ-ва/га. На завер-

шающих стадиях лесовосстановительных сукцессий и в климаксовых сообществах рассматриваемого типа сукцессионных рядов основную роль в накоплении надземной фитомассы травяного покрова играют папоротники (*Leptorumohra amurensis*, *Dryopteris crassirhizoma*) и осока мечевидная (*Carex xiphium*).

Общий флористический состав сообществ после условно-сплошных рубок колеблется в широких пределах – от 24 до 82 видов, в то время как после подневольно-выборочных рубок изменяется от 64 до 76 видов на площади, равной 50 × 50 м. При этом на долю травянистых растений приходится около 70% от общего числа видов высших сосудистых растений, а доли древесных и кустарниковых видов составляют примерно одинаково – по 15%.

Минимальное число видов отмечено в первые два года, а максимальное количество видов приходится на 5–10 годы после условно-сплошных рубок.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ лесовосстановительного процесса в течение 30–42 лет после условно-сплошных и подневольно-выборочных рубок в сообществах кедрово-пихтово-елового широкотравно-осоково-папоротникового леса Южного Сихотэ-Алиня показал, что естественный ход возобновления и развития молодого поколения хвойных лесообразователей в целом осуществляется удовлетворительно во всех исследованных сообществах. При этом в разных категориях подроста после условно-сплошных рубок, а также в составе древостоев после подневольно-выборочных рубок преобладают темнохвойные породы (*Picea ajanensis* и *Abies nephrolepis*). Успешность лесовозобновительного процесса на исследуемых участках была связана с незначительной площадью вырубок (менее 1 га) и прилегающим к вырубкам массивам коренных лесов.

Наиболее быстрый и успешный лесовосстановительный процесс без смены коренных пород осуществлялся после зимней подневольно-выборочной рубки. После удаления крупномерных стволов ели и сосны корейской, имевших возраст 170–190 лет, средний возраст верхнего полога древостоев снижался до 110–130 лет, а состав и структура насаждений почти полностью восстановились к 20 годам после рубки.

После условно-сплошных рубок восстановление лесов, как правило, идет через смену климаксовых хвойных пород на быстрорастущие серийные виды берез, осины, и в козьей и поронайской (*Salix caprea*, *S. taraikensis*), черемухи Маака и других видов.

Изучение динамики численности древесных пород показало, что в первые 4 года после сплошных рубок около 20–40% предварительного подроста ели аянской и пихты белокорой усыхает. В последующие годы происходит активное семенное возобновление этих пород за счет единичных сохранившихся деревьев и примыкающих участков коренных лесов. По мере дальнейшего роста молодых растений ели и пихты происходит смыкание их крон и к 20–25 годам после сплошных рубок формируются отдельные сомкнутые их группы. Из-за сильного затенения под их пологом большинство растений разных биоморф погибают и образуются редкопокровные синузии.

В первые 20–30 лет после условно-сплошных рубок наиболее высокие показатели фитоценотической значимости среди древесных видов имеют серийные виды (*Betula costata*, *B. platyphylla*, *Populus tremula*), но после 50–60 лет наиболее высокими показателями фитоценотической значимости отличаются темнохвойные климаксовые виды (*Picea ajanensis* и *Abies nephrolepis*).

Среди кустарников и деревянистых лиан наиболее высокую численность и встречаемость на всех стадиях восстановительных сукцессий после сплошных и выборочных рубок имеют два серийных вида – *Philadelphus tenuifolius* и *Actinidia kolomikta*. Ценопопуляции этих же видов преобладают и по запасам надземной фитомассы, особенно после сплошных рубок. Начиная с 15–20 лет после условно-сплошных рубок основную роль в накоплении надземной фитомассы играют ценопопуляции *Acer barbinerve*.

Наибольшие показатели численности и встречаемости среди травянистых растений в ходе всего сукцессионного процесса после рубок главного пользования имеют ценопопуляции мелкотравья (*Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Viola selkirkii* и др.), а по накоплению фитомассы надземных частей наибольшую роль играют ценопопуляции папоротников (*Leptorumohra amurensis*, *Dryopteris crassirhizoma*) и осоки мечевидной (*Carex xiphium*).

Таким образом, при проведении подневольно-выборочных рубок структура и состав коренных лесов нарушаются в слабой степени, а в ходе условно-сплошных рубок нарушения приводят к формированию производных лесов. Зимние подневольно-выборочные рубки в наибольшей степени способствуют восстановлению и сохранению коренных лесов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Bardunov, Cherdantseva] Бардунов Л.В., Черданцева В.Я. 1982. Листостебельные мхи Южного Приморья. Новосибирск. 208 с.

[Chumin et al.] Чумин В.Т., Ковалев А.П., Обручников С.Г. 1981. Влияние сплошных рубок с применением агрегатных машин на сохранность тонкомера и подроста. – Лесное хозяйство. 1: 12–14.

Clements F.E. 1928. Plant succession and indicators. N.Y. 452 p.

[Dylis, Vipper] Дылис Н.В., Виппер П.Б. 1953. Леса западного склона Среднего Сихотэ-Алиня. М.; Л. 304 с.

[Karpov] Карпов В.Г. 1969. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л. 335 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, Gumarova] Комарова Т.А., Гумарова Р.Р. 2005. Синтаксономия лесной растительности с участием сосны корейской в среднегорном поясе Южного и Среднего Сихотэ-Алиня. – Комаровские чтения. 52: 9–97.

[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.

[Korchagin] Корчагин А.А. 1976. Строение растительных сообществ. – Полевая геоботаника. Т. 5. Л. 313 с.

[Kovalev, Alekseenko] Ковалев А.П., Алексеенко А.Ю. 2018. Лесные ресурсы ДВ и перспективы неистощительного пользования. – В кн.: Материалы третьей Междунар. науч.-техн. конф. “Леса России: политика, промышленность, наука, образование”. СПб. С. 150–152.

[Kovalev et al.] Ковалев А.П., Орлов А.М., Лашина Е.В., Грищенова Ю.А. 2019. Состояние и перспективы использования лесных ресурсов Приморского края. – Сибирский лесной журнал. 5: 15–21.

Krestov P.V., Song J.S., Nakamura Y., Verkholat V.P. 2006. A phytosociological survey of the deciduous temperate forests of mainland Northeast Asia. – Phytocoenologia. 36(1): 77–150.

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. https://doi.org/10.1186/s13717-019-0198-0

[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.

[Melekhov] Мелехов И.С. 1980. Лесоведение. М. 408 с.

[Pravila...] Правила рубок главного пользования в лесах Дальнего Востока. 1970. М. 44 с.

[Rysin, Rysina] Рысин Л.П., Рысина Г.П. 1965. Почвенный запас травянистых растений в лесу и факторы, влияющие на их прорастание. – В кн.: Леса Подмосковья. М. С. 5–27.

Saxena A.K., Singht J.S. 1982. A phytosociological analysis of woody species in forest communities of a part of Kumaun Himalaya. – Vegetatio. 50 (1): 3–22.

Simpson E.H. 1949. Measurement of diversity. – Nature. 163: 163–188.

[Sochava et al.] Сочава В.П., Липатова В.В., Горшков А.А. 1962. Опыт учета полной продуктивности надземной части травяного покрова. – Бот. журн. 42 (4): 473–484.

[Solov’ev] Соловьев К.П. 1963. О динамике древостоев после рубок в Приморье. – Сб. тр. ДальНИИЛХ. 5: 29–39.

[Solov’ev, Solodukhin] Соловьев К.П., Солодухин Е.Д. 1975. Возобновление древесных пород в лесах Дальнего Востока. – В кн.: Возобновление леса. М. С. 283–303.

[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. ДальНИИЛХ. 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.

[Vasil’ev] Васильев В.Н. 1937. Растительный покров Малого Хингана. – Тр. ДВ фил. АН СССР. Сер. ботан. 2: 103–272.

[Voroshilov] Ворошилов В.П. 1970. Естественное возобновление пихтово-еловых лесов Приморского края после рубок и пожаров: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Владивосток. 23 с.

[Voroshilov, Man’ko] Ворошилов В.П., Манько Ю.И. 1972. Выживаемость хвойного подроста на сплошных вырубках в пихтово-еловых лесах. – В кн.: Использование и воспроизводство лесных ресурсов Дальнего Востока. Хабаровск. С. 91–93.

[Voroshilov] Ворошилов В.П. 1975. Выживаемость и рост хвойного подроста после рубок в ельниках Среднего Сихотэ-Алиня. – В кн.: Стационарные исследования в пихтово-еловых лесах Сихотэ-Алиня. Владивосток. С. 123–130.

Whittaker R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. – Ecol. Monogr. 30: 279–338.

FOREST RECOVERY SUCCESSIONS AFTER FINAL FELLINGS IN KOREAN PINE-DARK CONIFEROUS BROADLEAVED SEDGE-FERN FORESTS OF THE SOUTH SIKHOTE-ALIN MOUNTAINS

T. A. Komarova[a,#], N. B. Prokhorenko[b,##], S. G. Glushko[c,###], and N. V. Terekhina[d,####]

[a] *Federal Research Center of Land Biodiversity of Eastern Asia, Far Eastern Branch of RAS 100-letiya Vladivostoka Ave., 159, Vladivostok, 690022, Russia*

[b] *Kazan Federal University Kremlyovskaya Str., 18, Kazan, 420008, Republic of Tatarstan, Russia*

[c] *Kazan State Agrarian University K. Marx Str., 65, Kazan, 420008, Republic of Tatarstan, Russia*

[d] *Institute of Earth Sciences, St. Petersburg State University 10th line of Vasilyevsky Island, 33/35, St. Petersburg, 199178, Russia*

[#]*e-mail: mata41@mail.ru*

[##]*e-mail: nbprokhorenko@mail.ru*

[###]*e-mail: glushkosg@mail.ru*

[####]*e-mail: n.terehina@spbu.ru*

The results of more than 30 years of research on reforestation successions after fellings made in the second half of the last century in the Korean-pine-fir-spruce broadleaved-sedge-fern forests of Southern Sikhote-Alin, are discussed. Changes in the species composition, abundance and coenotic role of dominant species of different biomorphs are considered, ranging from a one-year-old clearing after conditionally clear felling to a native Korean-pine-fir-spruce coniferous forest about 220 years old, restored after forced selective felling. The fastest reforestation process without change of bedrock is carried out after winter selective felling. After conditionally clear fellings with use of heavy aggregate equipment, that violate the ground cover and litter as well as damage the undergrowth of tree species, forest restoration proceeds through the replacement of coniferous species with fast-growing deciduous species. In general, the reforestation process in the surveyed areas is proceeding successfully, which is associated with a small area of felling (less than 1 ha each) and the proximity of primary forests.

Keywords: forced selective and conditionally clear fellings, forest recovery, phytocenotic significance of coenopopulations

REFERENCES

Bardunov L.V., Cherdantseva V.Ya. 1982. Listostebel'nye mhi Yuzhnogo Primor'ya. Novosibirsk. 208 p. (In Russ.).

Chumin V.T., Kovalev A.P., Obruchnikov S.G. 1981. Vliyanie sploshnykh rubok s primeneniem agregatnykh mashin na sokhrannost' tonkomera i podrosta [Influence of clear cuttings with the use of modular machines on the safety of thinner and undergrowth]. – Lesnoe hozyaystvo. 1: 12–14 (In Russ.).

Clements F.E. 1928. Plant succession and indicators. N.Y. 452 p.

Dylis N.V., Vipper P.B. 1953. Lesa zapadnogo Sikhote-Alin'a [Forests of the western slope of the Middle Sikhote-Alin]. Moscow, Leningrad. 304 p. (In Russ.).

Karpov V.G. 1969. Experimental'naya fitotsenologiya temnokhvoynoy tayga [Experimental phytocenology of the dark coniferous taiga]. Leningrad. 335 p. (In Russ.).

Komarova T.A. 1992a. Poslepozharnye suktsessii 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. Razvitie i produktivnost' travyanistykh i kustarnikovykh populatsiy (lesa Yuzhnogo Sikhote-Alin'a) [Development and productivity of herbaceous and shrub coenopopulations (forests of Southern Sikhote-Alin)]. – Lesa Yuzhnogo Sikhote-Alin'a. Vladivostok. 184 p. (In Russ.).

Komarova T.A., Gumarova R.R. 2005. Sintaksonomiya lesnoy rastitel'nosti s uchastiem sosny koreyskoy v srednegornom poyase Yuzhnogo i Srednego Sikhote-Alin'a [Syntaxonomy of forest vegetation with the participation of Korean pine in the mid-mountain belt of the Southern and Central Sikhote-Alin]. – V.L. Komarov Memorial Lectures. 52: 9–97 (In Russ.).

Komarova T.A., Prokhorenko N.B., Glushko S.G., Terekhina N.V. 2017. Poslepozharnye sukstessii v lesakh Sikhote-Alin'a s uchastiem *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc. [Post-fire successions in the forests of Sikhote-Alin with the participation of *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc.]. Saint Petersburg. 402 p. (In Russ.).

Korchagin A.A. 1976. Stroenie rastitel'nykh soobzhestv [Structure of plant communities]. – Polevaya geobotanika. Vol. 5. Leningrad. 313 p. (In Russ.).

Kovalev A.P., Alekseenko A.Yu. 2018. Lesnye resursy DV i perspektivy neistoshzhitel'nogo pol'zovaniya [Forest resources of the Far East and prospects for sustainable use]. – In: Materialy tret'ei Mezhdunarodnoi nauch.-tehn. Konf. "Lesa Rossii: politika, promyshlennost', nauka, obrazovanie". Saint-Petersburg. P. 150–152 (In Russ.).

Kovalev A.P., Orlov A.M., Lashina E.V., Grishzhenova Yu.A. 2019. The prospects of using forest resources in Pri-

morsky Krai. – Siberian Forest Journal. 5: 15–21 (In Russ.).

Krestov P.V., Song J.S., Nakamura Y., Verkholat V.P. 2006. A phytosociological survey of the deciduous temperate forests of mainland Northeast Asia. – Phytocoenologia. 36 (1): 77–150.

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. https://doi.org/10.1186/s13717-019-0198-0

Man'ko Yu.I., Voroshilov V.P. 1967. Estestvennoe vozobnovlenie na vyrubkakh i garyakh v kedrovo-shirokolistvennykh lesakh leashrskogo 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.). Melekhov I.S. 1980. Lesovedenie. [Forest science]. Moscow. 408 p. (In Russ.).

Pravila rubok glavnogo pol'zovaniya v lesakh Dal'nego Vostoka. [Rules for final felling in the forests of the Far East]. 1970. Moscow. 44 p. (In Russ.).

Rysin L.P., Rysina G.P. 1965. Pochvennyy zapas travyanistykh rasteniy v lesu i factory, vliyayushchie na ikh prorastanie [Soil reserve of herbaceous plants in the forest and factors influencing their germination. – In: Lesa Podmoskov'ya. Moscow. P. 5–27 (In Russ.).

Saxena A.K., Singht J.S. 1982. A phytosociological analysis of woody species in forest communities of a part of Kumaun Himalaya. – Vegetatio. 50 (1): 3–22.

Simpson E.H. 1949. Measurement of diversity. – Nature. 163: 163–188.

SochavaV.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.).

Solov'ev 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.).

Solov'ev K.P., Solodukhin E.D. 1975. Vozobnovlenie drevesnykh porod v lesakh Dal'nego Vostoka [Renewal of tree species in the forests of the Far East]. – In: Vozobnovlenie lesa. Moscow. P. 283–303 (In Russ.).

Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka. [Vascular plants of the Soviet Far East]. 1985–1996. St. Petersburg. Vol. 1–8. (In Russ.).

Sovremennoe sostoyanie lesov rossiskogo Dal'nego Vostoka i perspectivy 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. Metodicheskie ukazaniya k izucheniyu tipov lesa. [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.).

Vasil'ev V.N. 1937. Rastitel'nyy pokrov Malogo Khingana [Vegetation cover of Lesser Khingan]. – Trudy DV fil. AN SSSR. Ser. botan. 2: 103–272 (In Russ.).

Voroshilov V.P. 1970. Estestvennoe vozobnovlenie pikhtovo-elovykh lesov Primorskogo kraya posle rubok i pozharov [Natural regeneration of fir-spruce forests in Primorsky Krai after logging and fires]. Abstract of PhD in Agriculture. Vladivostok. 23 p.

Voroshilov V.P., Man'ko Yu.I. 1972. Vyzhivaemost' khvoynogo podrosta na sploshnykh vyrubkakh v pikhtovo-elovykh lesakh [Survival rate of coniferous undergrowth in clear-cut areas in fir-spruce forests]. – In: Ispol'zovanie i vosproizvodstvo lesnykh resursov Dal'nego Vostoka. Khabarovsk. P. 91–93 (In Russ.).

Voroshilov V.P. 1975. Vyzhivaemost' i rost khvoinogo podrosta posle rubok v el'nikakh Srednego Silhote-Alin'a. [Survival and growth of coniferous undergrowth after felling in the spruce forests of the Middle Sikhote-Alin]. – In: Statsionarnye issledovaniya v pikhtovo-elovyh leash Sikhote-Alin'a. Vladivostok. P. 123–130 (In Russ.).

Whittaker R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. – Ecol. Monogr. 30: 279–338.

EDN: GADPPE
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 10, с. 954–965

СООБЩЕНИЯ

СОДЕРЖАНИЕ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ В СИСТЕМЕ ПОЧВА–РАСТЕНИЕ НА ГРЯЗЕВОМ ВУЛКАНЕ АЛЯТ (АЗЕРБАЙДЖАН)

© 2022 г. Ш. Г. Исаева[1,*], И. В. Лянгузова[2,], Ш. Н. Гасымов[1], Р. Т. Абдыева[1]**

[1] Институт ботаники НАН Азербайджана
Бадамдарское шоссе, 40, Баку, Az1004, Азербайджанская Республика
[2] Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Профессора Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия
**e-mail: s.isayeva@botany.science.az*
***e-mail: ILyanguzova@binran.ru*

Поступила в редакцию 20.07.2022 г.
После доработки 12.08.2022 г.
Принята к публикации 16.08.2022 г.

В работе представлены результаты изучения разнообразия растительных сообществ, встречающихся на территории грязевого вулкана Алят (40°05′2.85″ с.ш., 49°1′99.42″ в.д., Азербайджан), а также оценки миграции тяжелых металлов в системе почва–доминирующие виды растений. На ключевых участках от вершины вулкана до его основания сделаны геоботанические описания, отобраны доминирующие виды растений и образцы почвы. Методом эмиссионной спектроскопии с индуктивно-связанной плазмой в почвенных и растительных образцах определено содержание Cd, Co, Cr, Cu, Fe, Mn, Al, Ni, Pb и Zn. Установлено, что флора и растительность вулкана по сравнению с окружающей ценофлорой характеризуются более низким богатством видового (11 видов) и таксономического разнообразия, общее проективное покрытие в растительных сообществах не превышает 25%. В растительных сообществах на территории грязевого вулкана, в основном, присутствуют солеустойчивые виды, относящиеся к типичным галофитам. В поверхностном слое почвы (0–20 см) ключевых участков концентрации металлов располагаются в убывающем ряду: Fe > Al > Mn > Zn > > Cr > Pb > Cu > Ni > Co > Cd. Несмотря на высокую степень засоления территории грязевого вулкана, концентрации большинства металлов не превышают их регионального фонового содержания, за исключением Zn и Cd. Доминирующие виды растений [*Caroxylon dendroides* (=*Salsola dendroides*), *Suaeda microphylla*, *Caroxylon nodulosum* (=*Salsola nodulosa*)] характеризуются специфичностью в поглощении исследованных металлов и отличаются слабой миграцией элементов из почвы в растение, коэффициенты биологического накопления не превышают 0.3, т.е. это типичные виды-исключатели.

Ключевые слова: грязевой вулкан, тяжелые металлы, коэффициент биологического поглощения, флора, растительные группировки, солянки, эфемеры

DOI: 10.31857/S0006813622100039

Деятельность грязевых вулканов формирует уникальные природные ландшафты, растительность которых представлена различными стадиями первичной сукцессии. На территории Азербайджана повышенный радиационный баланс (40.4–48 ккал/см^2 в год) и пониженная относительная увлажненность (20–50%) обусловили доминирование злаково-разнотравной эфемеровой растительности с участием *Hordeum murinum* subsp. *leporinum* (Link) Arcang., *Bromus japonicus* Thunb., *Eremopyrum oirientale* (L.) Jaub. et Spach и разнотравья *Spergularia diandra* (Guss.) Heldr., *Calendula arvensis* (Vaill.) L., *Psylliostachys spicata* (Willd.) Nevski и др. (Апшеронский полуостров); душистополынно-древовидносолянковых *Caroxylon dendroides+Artemisia fragrans* сообществ (Западный Гобустан) и растительных сообществ солянковой пустыни из *Suaeda microphyla* Pall. (Восточный Гобустан) на сероземно-бурых, сероземно-бурых солонцеватых, сероземных почвах (Budagov, 1988). Однако вопросы формирования, развития, дифференциации и морфологии грязевулканических ландшафтов пока исследованы довольно слабо. Изучение различных аспектов трансформации растительности и отдельных эдификаторных и доминантных видов растительных сообществ в результате деятельности грязевых вулканов – важная и актуальная задача, которая открывает также и биоиндикационные возмож-

ности для оценки среды и грязевулканической активности (Kopanina, 2019).

Грязевой вулканизм – природное явление, которое представлено во всех регионах мира. Масштабы извержений грязевых вулканов меньше, по сравнению с магматическими вулканами, но происходят эти извержения чаще (с периодичностью в единицы и десятки лет). Важной особенностью грязевулканических ландшафтов является их динамичность, которая во многом определяется именно деятельностью вулкана – интенсивностью и частотой извержений. Территория Азербайджана является уникальным на Земле регионом по количеству расположенных здесь грязевых вулканов, их разнообразию и проявлениям активной деятельности. В общей сложности грязевые вулканы страны составляют 45% от числа всех вулканов в мире. На территории Азербайджана встречаются все формы проявления грязевого вулканизма – действующие (70%), потухшие, погребенные, подводные, островные, нефтяные. Некоторые вулканы-гиганты, особенно часто встречающиеся на территории Азербайджана, имеют высоту 400–450 м, площадь их кратерной площадки достигает 900–1000 м^2, а общий объем твердых выбросов в момент извержения превышает 2400 млн. м^3. Особо крупных размеров достигают грязевые вулканы Алятской гряды – Туорогай, Большой Кянизадаг, Дашгиль, Котурдаг, Айрантекян, Кара-кюре, Солахай и др. (Kholodov, 2012). Наибольшую площадь грязевулканические ландшафты занимают в Гобустане (Kerimova, 2010). В материале, слагающем сопочную брекчую грязевых вулканов, выделяют обломки пород или автокластиты, сопочный шлам и сопочный пелит (сопочный ил). На долю автокластитов обычно приходится не более 5% от всей массы твердых выбросов грязевых вулканов. Встречаются автокластиты, в основном, среди выбросов крупных, морфологически развитых грязевых вулканов, в то время как в выбросах грязевых сопок, грифонов и сальз они отсутствуют или отмечаются в незначительных количествах. Сопочный шлам имеет гетерокластическую структуру и состоит из мелких обломков, образовавшихся в результате механической обработки кластического материала, а также глинистой и известково-глинистой массы. Сопочный пелит является продуктом извержения, характерным для грифонов и сальз, и формируется в результате более продолжительного действия жидкой и газовой фаз на шламовый материал (Gadgiyeva et al., 2021).

Грязевые вулканы являются природными источниками повышенной экологической опасности. Прежде всего это выбросы вулканами токсичных химических веществ. Грязевулканические воды и брекчии обогащены микроэлементами и токсичными металлами (Hg, As, Li, B, Mo, Sr, Yb, Pb), концентрации которых выше кларковых. Поступая на поверхность, солевые растворы приводят к формированию литогенной основы с высоким солесодержанием и более интенсивному развитию на ней по сравнению с окружающими территориями галофитной растительности (*Climacoptera crassa* (M. Bieb.) Botsch., *Suaeda acuminata* (C.A. Mey) Moq., *S. altissima* (L.) Pall.) (Akhmedov, 1985).

Галофиты существуют в условиях засоленности почвы, постоянной почвенной и атмосферной сухости, перегрева, резких суточных колебаний температур, интенсивной инсоляции, сильных ветров (Berezina, 2009). Эугалофиты накапливают NaCl в надземной части, криногалофиты выделяют соли на поверхность листьев, псевдогалофиты ограничивают или избегают поступления соли (Genkel, 1982). Для истинных (облигатных) галофитов соль оказывает благотворное влияние, гликофиты и факультативные галофиты чувствительны к соли, их рост и продуктивность снижаются на засоленной почве. Экологическая дифференциация галофитов основана на разных стратегиях адаптации к засолению на уровне целого растения, органов, тканей и клетки. У эугалофитов осморегуляторную роль выполняют ионы Na^+, а у криногалофитов – низкомолекулярные осмолиты, такие как пролин, бетаин, сахара и др. (Rozentsvet et al., 2017).

Хорошо известно, что для нормальной жизнедеятельности растениям помимо основных и макроэлементов (C, N, S, P, Ca, Mg, K) необходимы различные микроэлементы (Fe, Mn, Cu, Mo, Zn и др.), которые в зависимости от концентрации могут рассматриваться и как токсичные тяжелые металлы (Kuznetsov, Dmitrieva, 2011). Современная классификация микроэлементов разделяет по их значимости для живых организмов на следующие группы: 1) жизненно необходимые – Fe, Mn, I, Cu, Zn, Co, Cr, Mo, Se; 2) условно необходимые – Li, B, Ni, V, Si, F, Br, Ti; 3) токсичные – Be, Al, Cd, Pb, Hg, Ba, Tl, Bi и др. (Rebrov, Gromova, 2008). Повышенные концентрации микроэлементов, превышающие необходимое для жизнедеятельности растений количество, оказывают токсическое действие, приводят к ингибированию роста, хлорозам и некрозам листьев, карликовости растений.

Учитывая вышеизложенное, в задачи настоящей работы входило: 1) изучение разнообразия растительных сообществ, встречающихся на территории вулкана Алят; 2) определение содержания тяжелых металлов в доминирующих видах растений и почве; 3) оценка миграции тяжелых металлов в системе почва–растение.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ

Грязевой вулкан Алят шпорообразной формы расположен в 57 км к юго-западу от Баку и в 6 км к северо-востоку от железнодорожной станции и в окрестностях поселка Алят (Кура–Аразская низменность), на побережье Каспийского моря на высоте 181 м над ур. моря (рис. 1). Относительная высота вулкана около 26–27 м. Его усеченный, сильно оголенный конус с 15-метровым кратерным останцем сложен грязевулканической брекчией. Площадь брекчиевого покрова 143.8 га, его мощность у центра извержения 70 м, на окраине – 20 м.

Климат в районе исследования преимущественно с мягкой зимой и сухим жарким летом. Годовое количество солнечной радиации составляет 2200–2400 час/год. Этот район отличается наименьшим количеством осадков (200–400 мм), но является самым ветреным регионом страны. Среднегодовая скорость ветра составляет 4–6 м/сек. и более (Mamedov et al., 2010).

В районах извержения грязевых вулканов на высоте 100–300 м над ур. моря формируются серо-бурые почвы, почвообразующая порода – горная брекчия грязевого вулкана (Aliyev et al., 2015). Характерными чертами этих почв являются засоленность и высокая карбонатность, реакция почвенного раствора сильнощелочная (pH = 8.7–9.0); гранулометрический состав почв – среднесуглинистая.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование было проведено в июне 2017 г. и состояло из двух этапов: 1) изучение растительности (видовой состав, доминирующие виды, растительные группировки и их размещение); 2) изучение содержания Cd, Co, Cr, Cu, Fe, Mn, Al, Ni, Pb, Zn в почвах и доминирующих видах растений.

Рис. 1. Грязевой вулкан Алят.
Fig. 1. Mud volcano Alat.

Ключевые участки были заложены от эруптивного центра вниз по склону, ключевой участок 4 – незагрязненный участок, контроль (табл. 1).

На каждом ключевом участке были заложены пробные площадки размером 5×5 м, число которых зависело от встречаемости растений. На каждой площадке проводили описание видового состава с указанием обилия каждого вида (Braun-Blangued, 1964), а также учитывали местоположение площадок по отношению к основанию вулкана (вершина/кратер, верхняя часть склона, средняя часть склона, нижняя часть склона, подножие-депрессия), крутизну и экспозицию склона. Для идентификации видов использовали базу данных World Checklist of Vascular Plants (WCVP). Растительные сообщества выделяли при общем проективном покрытии: для трав и кустарничков >25%; для кустарников >15%. При меньших по-

Таблица 1. Местоположение ключевых участков и доминирующие виды растений
Table 1. Location of key areas and dominant plant species

№ ключевого участка Number of key area	Координаты Coordinates	Высота над уровнем моря, м Altitude above sea level, m	Расстояние от эруптивного центра вниз по склону, м Distance from the eruptive center down the slope, m	Доминирующий вид Dominant species
1	N 40°05′2.85″ E 49°1′99.42″	181	0	Нет растительности No vegetation
2	N 39°59′8.16″ E 49°2′42.02″	97	15–20	*Caroxylon dendroides* (Pall.) Tzvel.
3	N 39°59′8.21″ E 49°2′42.25"	93	30	*Suaeda microphylla* Pall.
4	N 39°59′8.03″ E 49°2′40.09″	78	65 (подножие/base)	*Caroxylon nodulosum* Moq.

казателях объекты исследования рассматривали как растительные группировки.

Для изучения химического состава растений и поверхностного слоя почвы (0–20 см) на ключевых участках отбирали образцы доминирующих видов растений в 4-кратной повторности и пробы поверхностного слоя почвы в 3-кратной повторности. В дополнение к почвенным пробам отбирали в 3-кратной повторности образцы почвы непосредственно из корнеобитаемого слоя (ризосферы) доминирующих видов растений. Всего для химического анализа отобрано 12 проб растительного материала и 21 почвенный образец.

В лаборатории образцы растений тщательно промывали сначала водопроводной, а затем деионизированной водой для удаления пыли и частиц почвы. Образцы растений сушили в сушильном шкафу (24 ч при 105°C), измельчали и просеивали через сито с диаметром отверстий 1 мм. Образцы почвы были высушены на воздухе и просеяны через сито из нержавеющей стали с диаметром отверстий 1 мм для удаления камней и корней растений. К навеске 300 мг растительного или почвенного образца добавляли 5 мл конц. HNO_3 и 3 мл 30-процентного раствора H_2O_2. Мокрое озоление образца проводили в установке для микроволнового разложения (Berghof Speedwave). Охлажденный раствор доводили до объема 25 мл деионизованной водой. В полученном растворе определяли содержание Cd, Co, Cr, Cu, Fe, Mn, Al, Ni, Pb и Zn методом оптической эмиссионной спектроскопии с индуктивно-связанной плазмой (ICP-ОЭС) в лаборатории Института им. Р.Т. Эрдогана (г. Ризе). Все анализы проводили в 3-кратной повторности с контролем точности измерений по стандартным образцам.

Для оценки миграции исследуемых металлов из поверхностного слоя почвы в доминирующие виды растений рассчитывали коэффициент биологического поглощения, который представляет собой отношение содержания элемента в растении к его содержанию в почве (Perel'man, 1989).

Статистическая обработка полученных результатов включала методы описательной статистки и ANOVA. Для оценки достоверности различий использовали непараметрические критерии Краскела–Уоллиса (H) и Манна–Уитни (z).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Ввиду высокой засоленности почвы (Abduev, 2003) большинство растений характеризуется солеустойчивостью, и они относятся к типичным галофитам. Основными сообществами на прилегающей к вулкану территории являются солянки с доминированием *Suaeda microphylla* Pall., *S. acuminata* (C.A. Mey.) Moq., *S. altissima* (L.) Pall. и полукустарничковые солянковые (*Caroxylon dendroides* (Pall.) Tzvel., *C. nodulosum* Moq., *Reaumuria alternifolia* (Labill.) Britte, *Frankenia hirsuta* L.) с синузиями однолетних и многолетних злаков (*Bromus japonicus* Thunb., *Eremopyrum orientale* (L.) Jaub. et Spach, *Aeluropus littoralis* (Gouan) Parl.) и разнотравья (*Spergularia diandra* (Guss.) Heldr. et Sart., *Plantago notata* Lag., *Psylliostachys spicata* (Willd.) Nevski) (рис. 2, 3). В растительном покрове с низкими значениями обилия присутствуют такие полукустарнички, как *Artemisia fragrans* Willd., *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. Bieb., *Kalidium caspicum* (L.) Ung.-Sternb. Всего насчитывается 25 видов сосудистых растений.

Рис. 2. Многолетнесолянковые сообщества на грязевом вулкане Алят. На переднем плане *Caroxylon dendroides* (Pall.) Tzvelev.

Fig. 2. Perennial halophyte communities on the Alat mud volcano. *Caroxylon dendroides* (Pall.) Tzvelev in the foreground.

Изучение растительного покрова самого вулкана показало, что его флора и растительность по сравнению с окружающей ценофлорой характеризуются более низким богатством видового и таксономического разнообразия. Видовой состав насчитывает 11 видов (табл. 2). Из них 3 вида (27%) – лекарственные растения флоры Азербайджана, 6 видов (54%) являются индикаторами высокого засоления, что указывает на присутствие солей как в глубоких, так и поверхностных корнеобитаемых слоях почвы. Виды *Halocnemum strobilaceum*, *Kallidium caspicum* являются индикаторами хлоридного, а *Caroxylon nodulosum*, *Caroxylon dendroides*, *Suaeda microphylla* сульфатного засоления (Abduev, 2003). Общее проективное покрытие в растительных сообществах составляет <25%.

Основными растительными группировками вулкана являются *Halocnemum strobilaceum* + *Caroxylon dendroides* (верхняя часть склона, 181 м над ур. моря), *Halocnemum strobilaceum* + *Kalidium*

Рис. 3. Сообщества *Caroxylon nodulosum* Moq. на грязевом вулкане Алят.
Fig. 3. Communities of *Caroxylon nodulosum* Moq. on the Alat mud volcano.

caspicum (средняя часть склона, 107–121 м над ур. моря), + *Bromus japonicus* + *Herbosa* (нижняя часть склона, 78–95 м над ур. моря), у подножия вулкана в депрессии – *Suaeda microphylla* + *Bromus japonicus* + *Herbosa* и + *Bromus japonicus* + *Herbosa*. С повышением от основания к кратеру вулкана наблюдаются смена доминантов и изменение фитоценотической роли присутствующих здесь видов. По градиенту высоты от депрессии до кратера значимость *Caroxylon nodulosum* Moq., *Suaeda microphylla* Pall., *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. Bieb., злаков и травянистых растений значительно снижается, а *Caroxylon dendroides* (Pall.) Tzvel. сохраняется.

Оценка содержания ряда химических элементов в поверхностном слое (0–20 см) почв ключевых участков грязевого вулкана показала, что концентрации металлов располагаются в убывающем ряду: Fe > Al > Mn > Zn > Cr > Pb > Cu > Ni > Co > Cd (табл. 3). Сравнительный анализ по критерию Краскела–Уоллиса не выявил значимых различий в содержании ни одного исследуемого металла в почвах ключевых участков, т.е. в почвах всех ключевых участков содержится одинаковое количество каждого из перечисленных металлов, несмотря на достаточно широкий размах варьирования содержания химических элементов. Как видно из данных табл. 3, концентрации большинства металлов не превышают их регионального фонового содержания, за исключением Zn и Cd. В почвах ключевых участков содержание цинка в среднем в 2 раза, а кадмия в 10 раз превышает их региональные фоновые значения.

Проведенный анализ по непараметрическому критерию Манна–Уитни не выявил достоверных различий в содержании всех исследуемых металлов в образцах почв ключевых участков и в образцах, взятых в корнеобитаемом слое почвы. Из сказанного следует, что химический состав почвы не оказал влияния на произрастание доминирующих видов растений на ключевых участках грязевого вулкана Алят, и он не связан со сменой доминирующих видов по склону вулкана.

Оценка содержания исследуемых металлов в доминирующих видах растений грязевого вулкана выявила избирательность и специфичность в накоплении отдельных элементов. Специфичность видов в накоплении металлов проявляется как в суммарном содержании всех исследуемых металлов, так и в концентрациях отдельных элементов (рис. 4, табл. 4). Наименьшие величины содержания металлов наблюдаются у *Suaeda microphylla*, а максимальные – у *Caroxylon nodulosum*, что отражается в достоверных различиях в суммарном содержании всех исследуемых металлов ($H = 7.00$, $p = 0.03$). Концентрации металлов во всех исследуемых видах растений располагаются в убывающем ряду: Al > Fe > Mn > Zn > Cu > Cr > > Ni > Pb > Cd > Co, и эта последовательность в содержании отдельных металлов отличается от убывающего ряда концентраций в поверхностном слое почв ключевых участков (табл. 3, 4). Примерно 50% от суммарного содержания приходится на долю Al и 43–44% – на долю Fe, относительное содержание остальных элементов варьирует от 0.01 до 3.7% от их суммарного содержания. Как показывают данные табл. 4, содержание большинства металлов в доминирующих видах растений находится в пределах нормального их содержания в растениях. Содержание Cd примерно в 3 раза превышает нормальное его содержание, но не достигает пределов избыточного его содержания. Концентрация Cr существенно превышает нижний предел его токсического содержания в растениях.

Оценку миграции металлов из почвы в растение проводили на основе коэффициента биологического поглощения. Наименьшими значениями этого показателя отличаются Co, Pb, Fe (0.03–0.05), наибольшими – Zn, Cd, Cu (0.27–0.31), для остальных элементов они находятся в пределах 0.08–0.15 (рис. 5). У доминирующих видов растений (*Caroxylon dendroides*, *Suaeda microphylla*, *Caroxylon nodulosum*) коэффициенты биологического поглощения всех исследуемых элементов варьируют в узком интервале значений и достоверно не различаются между видами растений.

ОБСУЖДЕНИЕ

Территория грязевого вулкана Алят характеризуется высокой степенью засоления, содержание

Таблица 2. Характеристика доминирующих видов растений
Table 2. Characters of dominant plant species

Вид Species	Жизненная форма Life form	Экотип Ecolype	Значение Importance and use
Chenopodiaceae Vent.			
Caroxylon dendroides (Pall.) Tzvel.	полукустарничек dwarf semishrub	ксерогалофит xerohalophyte	Важный компонент зимних пастбищ, индикатор засоленных и деградированных почв, подземных водоемов A very important component of winter pastures, an indicator of degraded and saline soils, groundwaters
Caroxylon nodulosum Moq.	полукустарничек dwarf semishrub	ксерогалофит xerohalophyte	Наиболее важный компонент зимних пастбищ The most important component of winter pastures
Suaeda microphylla Pall.	полукустарничек dwarf semishrub	ксерогалофит xerohalophyte	Компонент зимних пастбищ на солончаках. Сырье для получения поташа A component of winter pastures on salt marshes. Raw material for potash production
Halocnemum strobilaceum (Pall.) M. Bieb.	полукустарничек dwarf semishrub	ксерогалофит xerohalophyte	Важный компонент зимних пастбищ. Используется для производства поташа. Оказывает токсическое действие на вредителей растений. Встречается на влажных солончаках An important component of winter pastures. Used to produce potash. Has a toxic effect on plant pests. Occurs on wet and hilly salt marshes
Kalidium caspicum (L.) Ung.-Sternb.	полукустарничек dwarf semishrub	ксерогалофит xerohalophyte	В осенне-зимний период может служить кормом для скота. Ранее использовали для получения поташа Can serve as a livestock fodder in autumn-winter period. Formerly used to produce potash
Tamaricaceae Link			
Reaumuria alternifolia (Labill.) Britten	полукустарничек dwarf semishrub	ксерогалофит xerohalophyte	–
Poaceae Barnhart			
Aeluropus littoralis (Gouan) Parl.	многолетник корневищный rhizomatous perennial	галоксеромезофит haloxeromesophyte	Полезное растение для борьбы с эрозией; встречается в очень засушливых условиях, в низинах, на засоленных глинистых почвах A useful plant for erosion control, occurs in very dry conditions, in lowlands, in saline areas, on heavy clay soil
Bromus japonicus Thunb.	однолетник annual	ксерофит xerophyte	Вредный сорняк зерновых полей. Не переносит щелочных почв A noxious weed in grain fields. Does not tolerate alkaline soils
Plumbaginaceae Juss.			
Psylliostachys spicata (Willd.) Nevski	однолетник annual	галоксерофит haloxerophyte	–
Plantaginaceae Juss.			
Plantago notata Lag.	однолетник annual	ксерофит xerophyte	–
Compositae Giseke			
Artemisia fragrans Willd.	полукустарничек dwarf semishrub	ксерофит xerophyte	–

Таблица 3. Содержание тяжелых металлов (мг/кг) в почвах ключевых участков на грязевом вулкане Алят
Table 3. Content of heavy metals (mg/kg) in soils of key areas of the mud volcano Alat

Металл Metal	КУ1 Key area 1	КУ2 Key area 2	КУ3 Key area 3	КУ4 Key area 4	Фоновое содержание в земной коре* Background content in the Earth's crust	H (p)
Fe	27900 ± 3205* (21730–32485)	30230 ± 2485 (20025–36675)	32490 ± 930 (29930–36645)	31805 ± 965 (28475–34985)	50000	1.50 (0.68)
Al	13250 ± 1233 (10815–14790)	24990 ± 6075 (8510–51800)	27020 ± 6245 (11945–55270)	14360 ± 1600 (8510–19390)	н. д.	6.96 (0.07)
Mn	535 ± 87 (405–700)	517 ± 68 (334–810)	548 ± 26 (473–641)	612 ± 45 (500–811)	950	2.52 (0.47)
Zn	156 ± 5 (148–164)	167 ± 20 (86–221)	147 ± 19 (78–201)	129 ± 23 (79–221)	70	1.15 (0.77)
Cr	65.2 ± 7.0 (51.2–72.5)	69.6 ± 6.1 (48.0–89.6)	72.8 ± 3.1 (60.5–80.3)	76.2 ± 1.0 (73.2–79.3)	100	3.18 (0.36)
Pb	48.5 ± 3.9 (43.5–56.2)	46.7 ± 5.9 (29.8–63.9)	43.5 ± 5.0 (27.0–60.0)	41.9 ± 6.2 (26.0–63.9)	13	0.83 (0.84)
Cu	40.2 ± 6.0 (28.2–47.1)	39.7 ± 4.3 (24.0–49.4)	42.8 ± 1.2 (37.5–46.5)	49.3 ± 6.2 (40.6–79.3)	55	0.53 (0.91)
Ni	34.9 ± 3.4 (28.2–39.2)	33.6 ± 2.8 (22.7–41.2)	38.4 ± 1.2 (35.8–43.1)	40.3 ± 1.5 (33.9–44.7)	75	5.57 (0.13)
Co	12.6 ± 1.2 (10.2–14.0)	11.9 ± 1.0 (9.1–14.6)	14.2 ± 0.9 (10.5–17.1)	14.1 ± 0.4 (12.4–15.3)	25	6.11 (0.11)
Cd	2.2 ± 0.5 (1.3–2.7)	2.2 ± 0.4 (0.7–3.3)	2.1 ± 0.3 (0.7–2.7)	2.4 ± 0.2 (2.0–3.3)	0.2	0.66 (0.88)

Примечание. КУ – ключевой участок; * – фоновое содержание в земной коре (Krauskopf, Bird, 1995; Hasan et al., 2013). Здесь и в табл. 4 приведены средние со стандартной ошибкой, в скобках указан размах варьирования; H – критерий Краскела–Уоллиса; p – уровень значимости; н.д. – нет данных.

Note. КУ – key area; * – background content in the Earth's crust (Krauskopf, Bird, 1995; Hasan et al., 2013). Here and in Table 4, the means with a standard error are specified, with a range of variation in brackets; H – the Kraskel–Wallis criterion; p – significance level; н.д. – no data.

Таблица 4. Содержание металлов (мг/кг) в доминирующих видах растений
Table 4. Content of metals (mg/kg) in dominant plant species

Металл Metal	Нормальное (токсическое)* Normal (toxic)	*Caroxylon dendroides* (Pall.) Tzvelev	*Suaeda microphylla* Pall.	*Caroxylon nodulosum* Moq.	H (p)
Al	н.д.	2205 ± 217 (1970–2640)	747 ± 79 (613–953)	3145 ± 157 (2990–3300)	**7.03 (0.03)**
Fe	н.д.	1864 ± 163 (1660–2185)	655 ± 82 (455–830)	2565 ± 5 (2560–2570)	**7.02 (0.03)**
Mn	20–300 (300–500)	90 ± 10 (73–108)	55 ± 5 (45–67)	126 ± 17 (109–142)	**7.01 (0.03)**
Zn	27–150 (100–400)	44.9 ± 9.3 (35.0–63.5)	32.5 ± 8.1 (18.6–56.0)	46.6 ± 6.5 (40.1–53.1)	2.20 (0.33)
Cu	5–30 (20–100)	14.1 ± 1.0 (12.4–15.8)	10.4 ± 1.5 (8.6–14.9)	19.4 ± 2.9 (16.5–22.4)	5.44 (0.07)
Cr	0.1–0.5 (5–30)	9.1 ± 1.0 (7.5–10.9)	5.5 ± 0.9 (3.7–7.3)	10.7 ± 1.1 (9.6–11.9)	**6.44 (0.04)**
Ni	0.1–5 (10–100)	4.5 ± 0.6 (3.5–5.6)	3.0 ± 0.2 (2.7–3.6)	6.3 ± 0.2 (6.1–6.5)	**6.20 (0.045)**
Pb	5–10 (30–300)	1.9 ± 0.4 (1.1–2.4)	1.0 ± 0.2 (0.5–1.3)	2.2 ± 0.2 (2.0–2.5)	4.20 (0.12)
Cd	0.05–0.2 (5–30)	0.61 ± 0.06 (0.50–0.70)	0.60 ± 0.10 (0.36–0.75)	0.75 ± 0.13 (0.62–0.87)	0.78 (0.68)
Co	0.02–1.0 (15–30)	0.37 ± 0.07 (0.25–0.50)	0.20 ± 0.06 (0.10–0.36)	0.56 ± 0.06 (0.50–0.62)	5.14 (0.08)

Примечание. * – Нормальное содержание элемента в растениях, в скобках указано избыточное или токсическое содержание (Kabata-Pendias, Pendias, 2001); H – критерий Краскела–Уоллиса; p – уровень значимости; н.д. – нет данных.

Note. * – Normal content of the element in plants, with excess or toxic content specified in brackets (Kabata-Pendias, Pendias, 2001); H – the Kraskel–Wallis criterion; p – significance level; н.д. – no data.

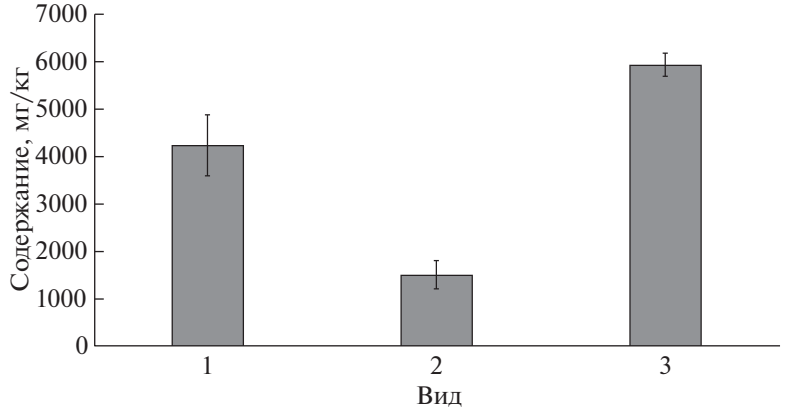

Рис. 4. Суммарное содержание (мг/кг) исследуемых металлов в доминирующих видах растений грязевого вулкана Алят.
1 – *Caroxylon dendroides* (Pall.) Tzvelev; 2 – *Suaeda microphylla* Pall.; 3 – *Caroxylon nodulosum* Moq.
Fig. 4. Total content of the studied metals (mg/kg) in dominant plant species of the mud volcano Alat.
1 – *Caroxylon dendroides* (Pall.) Tzvelev; 2 – *Suaeda microphylla* Pall.; 3 – *Caroxylon nodulosum* Moq.

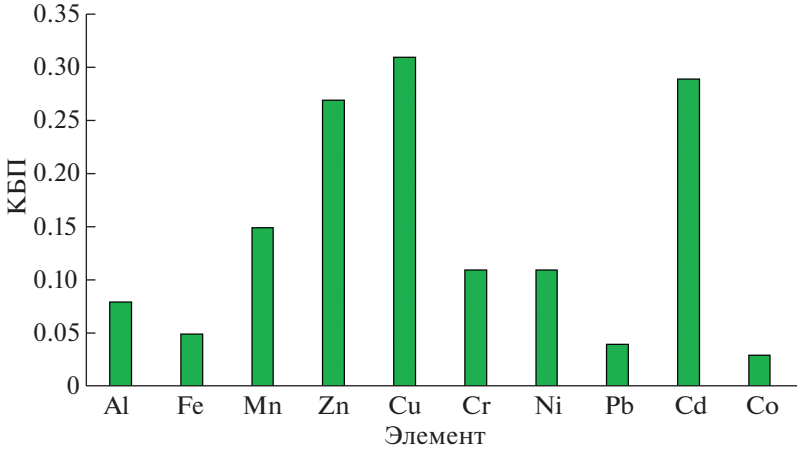

Рис. 5. Средние коэффициенты биологического поглощения доминирующих видов растений грязевого вулкана Алят.
Fig. 5. Average coefficients of biological absorption of the dominant plant species of the mud volcano Alat.

натрия в образцах вулканической грязи превышает 2% (Abduev, 2003; Gadgiyeva et al., 2021).

Выделенные нами доминирующие виды грязевого вулкана Алят – *Caroxylon dendroides*, *Suaeda microphylla*, *Caroxylon nodulosum*, относятся к эугалофитам, накапливающим NaCl в надземных частях растений.

Интересно было провести сопоставление полученных нами данных о содержании ряда металлов в поверхностном слое почв с химическим составом образцов вулканической грязи вулкана Алят (Gadgiyeva et al., 2021). Сравнительный анализ выявил как совпадение, так и различия в содержании ряда элементов. Валовое содержание Fe, Mn, Co в поверхностном слое почв ключевых участков сопоставимо с их содержанием в вулканической грязи. Концентрации Ni, Cu, Cr в 2–5 раз меньше, а Zn в 1.5 раза больше соответствующих значений в образцах вулканической грязи. Максимальные различия отмечены для Pb и Al: в вулканической грязи содержится в 6 раз больше алюминия и в 10 раз меньше свинца по отношению к исследованным нами почвам. Отсутствие достоверных различий в содержании всех исследуемых металлов в почвах ключевых участков и сопоставимые с литературными данными концентрации ряда металлов свидетельствуют о сходстве химического состава вулканической грязи и формируемых на ее основе почв, а различия могут быть обусловлены разными методами химического анализа. Рентгено-флуорес-

центный метод позволяет определять содержание большого числа химических элементов, включая редкоземельные и лантаноиды, но он обладает меньшей точностью измерения содержания ряда элементов по сравнению с методом эмиссионной спектроскопии с индуктивно-связанной плазмой.

Хорошо известно, что для нормальной жизнедеятельности растениям помимо основных и макроэлементов (C, N, S, P, Ca, Mg, K) необходимы различные микроэлементы (Fe, Mn, Cu, Mo, Zn и др.), которые в зависимости от концентрации могут рассматриваться и как токсичные тяжелые металлы (Kuznetsov, Dmitrieva, 2011). Современная классификация микроэлементов разделяет по их значимости для живых организмов на следующие группы: 1) жизненно необходимые – Fe, Mn, I, Cu, Zn, Co, Cr, Mo, Se; 2) условно необходимые – Li, B, Ni, V, Si, F, Br, Ti; 3) токсичные – Be, Al, Cd, Pb, Hg, Ba, Tl, Bi и др. (Rebrov, Gromova, 2008). Повышенные концентрации микроэлементов, превышающие необходимое для жизнедеятельности растений количество, оказывают токсическое действие, приводят к ингибированию роста, хлорозам и некрозам листьев, карликовости растений. Доминирующие виды грязевого вулкана Алят накапливают в своей надземной части незначительные концентрации металлов, содержание практически всех элементов не превышает нормального их содержания в растениях (табл. 4). Исследуемые виды *Caroxylon dendroides*, *Suaeda microphylla* обогащены хромом и кадмием, содержание которых избыточно или токсично для растений. Поглощение и накопление металлов надземными частями исследуемых видов растений обусловлены видовой принадлежностью растений, т.к. достоверные различия в содержании всех исследованных металлов в образцах почвы ключевых участков и в корнеобитаемом слое почвы в местах произрастания доминирующих видов растений отсутствуют. По суммарному содержанию металлов виды можно расположить в убывающем порядке: *Caroxylon nodulosum* > *Caroxylon dendroides* > *Suaeda microphylla*.

Согласно существующей в настоящее время классификации, все растения можно подразделить на три группы: 1) аккумуляторы, накапливающие металлы в основном в надземных органах, как при высоких, так и при низких концентрациях металлов в почве; 2) индикаторы, концентрация металлов в которых отражает уровень их содержания в окружающей среде; 3) исключатели, у которых поступление металлов в надземную часть ограничено, несмотря на их высокую концентрацию в среде и накопление в корнях (Seregin, Kozhevnikova, 2006). Оценка поглощения исследуемого набора металлов из поверхностного слоя почвы надземными частями доминирующих видов растений грязевого вулкана Алят выявила незначительную степень миграции всех элементов. Коэффициенты биологического поглощения всех исследованных металлов в надземных частях *Caroxylon dendroides*, *Suaeda microphylla*, *Caroxylon nodulosum* не превышают 0.3, что позволяет отнести эти виды растений к исключателям. Можно предположить, что, несмотря на высокую степень засоленности почвы, функция корневого барьера у исследуемых видов растений не нарушена, и в надземные части поступает лишь небольшое количество тяжелых металлов, которые не оказывают токсического воздействия на солеустойчивые виды растений. Следует подчеркнуть, что наименьшие величины коэффициентов биологического поглощения практически для всех исследованных металлов зарегистрированы у *Suaeda microphylla*, что также подтверждает специфичность в накоплении элементов доминирующими видами растений.

Таким образом, можно заключить, что смена доминирующих видов растений вниз по склону грязевого вулкана Алят не связана ни с химическим составом почвы, ни с уровнем поглощения тяжелых металлов надземными частями солеустойчивых растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования разнообразия растительных сообществ, встречающихся на территории грязевого вулкана Алят (Азербайджан), и миграции тяжелых металлов в системе почва–доминирующие виды растений позволяют сделать следующее заключение.

Вследствие высокой степени засоления почв в окрестностях грязевого вулкана Алят видовой состав растений отличается низкой степенью разнообразия (обычно присутствует 16–25 видов), а растения относятся к типичным галофитам. Основными сообществами на прилегающей к вулкану территории являются однолетнесолянковые с доминированием *Suaeda acuminata*, *Suaeda altissima* и полукустарничковые (*Suaeda microphylla*, *Caroxylon dendroides*, *C. nodulosum, Frankenia hirsuta*) солянковые с синузией злаков (*Bromus japonicus*, *Eremoperum orientale*, *Aeluropus littoralis*) и разнотравья (*Spergularia diandra*, *Plantago notata*, *Psylliostachys spicata*). Видовой состав растений (11 видов) на территории вулкана обеднен в сравнении с окружающей ценофлорой, общее проективное покрытие в растительных сообществах не превышает 25%. Основными растительными группировками вулкана являются *Halocnemum strobilaceum* + *Caroxylon dendroides* (верхняя часть склона, 181 м над ур. моря), *Halocnemum strobilaceum* + *Kalidium caspicum* (средняя часть склона, 107–121 м над ур. моря), *Caroxylon nodulosum* + + *Bromus japonicus* + *Herbosa* (нижняя часть скло-

на, 78–95 м над ур. моря), у подножия вулкана в депрессии – *Suaeda microphylla* + *Bromus japonicus* + + *Herbosa* и *Caroxylon nodulosum* + *Bromus japonicus* + + *Herbosa*. С подъемом от основания к кратеру вулкана наблюдаются смена доминантов и изменение фитоценотической роли присутствующих видов.

Сравнительный анализ содержания Fe, Al, Mn, Zn, Cr, Pb, Cu, Ni, Co, Cd в поверхностном слое почвы (0–20 см) не выявил достоверных различий их концентраций между ключевыми участками и их содержанием в ризосфере доминирующих видов растений, что свидетельствует о гомогенности химического состава почвы на всей территории вулкана. Концентрации большинства металлов не превышают их регионального фонового содержания, за исключением Zn и Cd.

Доминирующие виды растений характеризуются специфичностью в поглощении исследованных металлов и отличаются слабой миграцией элементов из почвы в растение. По суммарному содержанию Fe, Al, Mn, Zn, Cr, Pb, Cu, Ni, Co, Cd в растениях исследуемые виды можно расположить в убывающем порядке: *Caroxylon nodulosum* > > *Caroxylon dendroides* > *Suaeda microphylla*. Коэффициенты биологического поглощения всех исследованных металлов в надземных частях *Caroxylon dendroides*, *Suaeda microphylla*, *Caroxylon nodulosum* не превышают 0.3, что свидетельствует о нормальном функционировании корневого барьера, препятствующего транслокации тяжелых металлов из почвы в надземные органы, и позволяет отнести эти виды растений к типичным исключателям.

На основе проведенных исследований можно констатировать, что от вершины грязевого вулкана Алят к его подножию смена доминантов и изменение фитоценотической роли присутствующих видов не связаны ни с химическим составом почвы, ни с уровнем поглощения тяжелых металлов надземными частями солеустойчивых растений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность научно-исследовательскому центру Института им. Р.Т. Эрдогана (г. Ризе) за оказанную помощь при проведении химических анализов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Abduev] Абдуев М.Р. 2003. Почвы с делювиальной формой засоления и вопросы их мелиорации. Баку. 93 с.

[Akhmedov] Ахмедов А.Г. 1985. Грязевые вулканы и окружающая среда. Баку. 50 с.

Aliyev Ad.A., Guliyayev I.S., Dadashov F.H., Rahmanov R.R. 2015. Atlas of world mud volcanoes. Baku. 321 p.

[Berezina] Березина Н.А. 2009. Экология растений. М. 400 с.

Braun-Blangued J. 1964. Pflanzenosociologie. Wien–New York. 3A. 830 p.

[Budagov] Будагов Б.А. 1988. Современные естественные ландшафты Азербайджанской ССР. Баку. 80 с.

[Gadgiyeva et al.] Гаджиева С.Р., Алиева Т.И., Шахназарова Н.М. 2021. Определение элементного состава извержений грязевого вулкана Алят. – В кн.: Материалы Междун. науч. экологической конф., посвященной Году науки и технологий. Краснодар. С. 474–475.

[Genkel] Генкель П.А. 1982. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. М. 280 с.

Hasan B.A., Kabir S., Selim R.A.H.M., Zaman M.N., Ahsan A., Rashid M. 2013. Enrichment factor and geo-accumulation index of trace metals in sediments of the ship breaking area of Sitakund Upazilla (Bhatiary–Kumira), Chittagong, Bangladesh. – Journal of Geochemical Exploration. 125: 130–137.

Kabata-Pendias A., Pendias H. 2001. Trace elements in soil and plants. London. 413 p.

[Kerimova] Керимова Э.Д. 2010. Современное антропогенное воздействие на геосистемы грязевых вулканов и окружающих территорий. – Антропогенная трансформация природной среды. 1: 359–364.

[Kholodov] Холодов В.Н. 2012. Грязевые вулканы: распространение и генезис. – Геология и полезные ископаемые Мирового океана. 4: 5–27.

[Kopanina] Копанина А.В. 2019. Растительность Южно-Сахалинского грязевого вулкана как индикатор активности. – В кн.: Тезисы докл. III Всеросс. научн. конф. с международ. участием “Геодинамические процессы и природные катастрофы”. Южно-Сахалинск. С. 162.

Krauskopf K.B., Bird D.K. 1995. Introduction to Geochemistry. 3rd ed. New York. 647 p.

[Kuznetsov, Dmitrieva] Кузнецов В.В., Дмитриева Г.А. 2011. Физиология растений. М. 783 с.

Mamedov G.Sh., Khalilov M.Y., Mamedova S.Z. 2010. Climate. – In: Ecological Atlas. Baku. P. 20–29.

[Perel’man] Перельман А.И. 1989. Геохимия. М. 419 с.

[Rebrov, Gromova] Ребров В.Г., Громова О.А. 2008. Витамины, макро- и микроэлементы. М. 960 с.

Rozentsvet O.A., Nesterov V.N., Bogdanova E.S. 2017. Structural and physiological, and biochemical aspects of salinity tolerance of halophytes. – Plant Physiology. 64(4): 4641–477. https://doi.org/10.1134/S1021443717040112

Seregin I.V., Kozhevnikova A.D. 2006. Physiological role of nickel and its toxic effect on higher plants. – Plant Physiology. 53(2): 257–277. https://doi.org/10.1134/S1021443706020178

World Checklist of Vascular Plants. http://wcvp.science.kew.org/

CONTENT OF HEAVY METALS IN THE SOIL–PLANT SYSTEM ON THE ALAT MUD VOLCANO (AZERBAIJAN)

Sh. G. Isayeva[a,#], I. V. Lyanguzova[b,##], Sh. N. Gasimov[a], and R. T. Abdiyeva[a]

[a] *Institute of Botany, Azerbaijan National Academy of Sciences Badamdar, 40, Baku, AZ1004, Azerbaijan*

[b] *V. L. Komarov Botanical Institute of RAS Prof. Popov Str., 2, Saint Petersburg, 197376, Russia*

[#] *e-mail: s.isayeva@botany.science.az*

[##] *e-mail: ilyanguzova@binran.ru*

The paper presents the results of studying the diversity of plant communities found on the territory of the Alat mud volcano (40°05′2.85″ N, 49°1′99.42″ E, Azerbaijan), as well as an assessment of the migration of heavy metals in the system of the soil – dominant plant species. In key areas from the top of the volcano to its base, a geobotanical description was carried out using the Brown-Blangued method, dominant plant species and soil samples were selected, including those in the root layer of the soil. The content of Cd, Co, Cr, Cu, Fe, Mn, Al, Ni, Pb, and Zn was determined by inductively coupled plasma emission spectroscopy in soil and plant samples. It has been established that the flora and vegetation of the volcano, in comparison with the surrounding cenoflora, is characterized by a lower species richness (11 species) and taxonomic diversity; the total projective cover in plant communities does not exceed 25%. In the plant communities on the territory of the mud volcano, there are mainly salt-tolerant species belonging to typical halophytes. With an increase from the base to the crater of the volcano, a change in dominants and a change in the phytocenotic role of the species present are observed. In the surface layer of the soil (0–20 cm), the metal concentrations in the key areas are located in a decreasing series: Fe > Al > Mn > Zn > Cr > Pb > Cu > Ni > Co > Cd. Despite the high degree of salinization of the territory of the mud volcano, the concentrations of most metals do not exceed their average content of the Earth's crust, with the exception of Zn and Cd. The dominant plant species [*Caroxylon dendroides* (=*Salsola dendroides*), *Suaeda microphylla*, *Caroxylon nodulosum* (=*Salsola nodulosa*)] are characterized by species specificity in the absorption of the studied metals and are characterized by weak migration of elements from the soil into the plant; the coefficients of biological accumulation do not exceed 0.3, i.e. these species are typical exceptions.

Keywords: mud volcano, heavy metals, biological absorption coefficient, flora, plant groups, saltwort, ephemera

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors express their gratitude to the Research Center of the R.T. Erdogan Institute (Rize) for their assistance in carrying out chemical analyses.

REFERENCES

Abduev M.R. 2003. Pochvy s delyuvial'noy formoy zasoleniya i voprosy ikh melioratsii [Soils with deluvial form of salinization and issues of their melioration]. Baku. 93 p. (In Russ.).

Akhmedov A.G. 1985. Gryazevye vulkany i okruzhayushchaya sreda [Mud volcanoes and the environment]. Baku. 50 p. (In Russ.)

Aliyev Ad.A., Guliyayev I.S., Dadashov F.H., Rahmanov R.R. 2015. Atlas of world mud volcanoes. Baku. 321 p.

Berezina N.A. 2009. Ecologiya rasteniy [Ecology of plants]. Moscow. 400 p. (In Russ.).

Braun-Blangued J. 1964. Pflanzenosociologie. Wien–New York. 3A. 830 p.

Budagov B.A. 1988. Sovremennye estestvennyye landshafty Azerbaidzhanskoy SSR [Modern natural landscapes of the Azerbaidzhan SSR. Baku. 80 p. (In Russ.).

Gadgiyeva S.R., Aliyeva T.I., Shakhnazarova N.M. 2021. Opredeleniye elementnogo sostava izverzheniy gryazevogo vulkana Alat [Determination of the elemental composition of the Alat mud volcano eruptions]. – In: Materialy mezhdunarodnoi nauchnoi ekolocheskoi konferentsii, posvyashchennoi Godu nauki i tekhnologii. Krasnodar. P. 474–475 (In Russ.).

Genkel P.A. 1982. Fiziologiya zharo- i zasukhoustoychivykh rasteniy [Physiology of heat and drought resistance of plants]. Moscow. 280 p. (In Russ.).

Hasan B.A., Kabir S., Selim R.A.H.M., Zaman M.N., Ahsan A., Rashid M. 2013. Enrichment factor and geoaccumulation index of trace metals in sediments of the ship breaking area of Sitakund Upazilla (Bhatiary–Kumira), Chittagong, Bangladesh. – Journal of Geochemical Exploration. 125: 130–137.

Kabata-Pendias A., Pendias H. 2001. Trace elements in soil and plants. London. 413 p.

Kerimova E.D. 2010. Sovremennoye antropogennoye vozdeystvie na geosistemy gryazevykh vulkanov i okrughayushchikh territoriy [Modern anthropogenic impact on the geosystems of mud volcanoes and surrounding areas]. – Antropogennaya transformatsiya prirodnoi sredy. 1: 359–364 (In Russ.).

Kholodov V.N. 2012. Gryazevyye vulkany: rasprostraneniye i genezis [Mud volcanoes: distribution and genesis]. –

Geologiya i poleznyye iskopaemyye Mirovogo okeana. 4: 5–27 (In Russ.).

Kopanina A.V. 2019. Rastitel'nost' Yuzhno-Sakhalinskogo gryazevogo vulkana kak indicator aktivnosti [Vegetation of the Yuzhno-Sakhalinsk mud volcano as an indicator of activity]. – In: Geodinamicheskiye protsessy i prirodnyye katastrofy. Tezisy dokladov III Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii s mezhdunarodnym echastiem. Yuzhno-Sakhalinsk. P. 162 (In Russ.).

Krauskopf K.B., Bird D.K. 1995. Introduction to Geochemistry. 3rd ed. New York. 647 p.

Kuznetsov V.V., Dmitriyeva G.A. 2011. Fiziologiya rasteniy [Plant Physiology]. Moscow. 783 p. (In Russ.).

Mamedov G.Sh., Khalilov M.Y., Mamedova S.Z. 2010. Climate. – In: Ecological Atlas. Baku. P. 20–29.

Perel'man A.I. 1989. Geokhimiya [Geochemistry]. Moscow. 419 p. (In Russ.).

Rebrov V.G., Gromova O.A. 2008. Vitaminy, makro- i mikroelenty [Vitamins, macro- and microelements]. Moscow. 960 p. (In Russ.).

Rozentsvet O.A., Nesterov V.N., Bogdanova E.S. 2017. Structural and physiological, and biochemical aspects of salinity tolerance of halophytes. – Plant Physiology. 64(4): 4641–477. https://doi.org/10.1134/S1021443717040112

Seregin I.V., Kozhevnikova A.D. 2006. Physiological role of nickel and its toxic effect on higher plants. – Plant Physiology. 53 (2): 257–277. https://doi.org/10.1134/S1021443706020178

World Checklist of Vascular Plants. http://wcvp.science.kew.org/

EDN: NSIDVV
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 10, с. 966–982

СООБЩЕНИЯ

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЛУГОВОЙ И СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ К ЗАПАДУ И ВОСТОКУ РЕКИ ОБИ

© 2022 г. А. Ю. Королюк[1,*], М. П. Тищенко[1,]**

[1] *Центральный сибирский ботанический сад СО РАН*
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия

**e-mail: akorolyuk@rambler.ru*

***e-mail: tishenko-1957@mail.ru*

Поступила в редакцию 11.05.2022 г.
После доработки 15.08.2022 г.
Принята к публикации 16.08.2022 г.

Луга и степи представляют зональные типы травяной растительности лесостепной и степной зон юго-восточной части Западно-Сибирской равнины, которые пересекает долина реки Оби. Целью работы было определить различия луговой и степной растительности восточнее и западнее Оби. На основе анализа массива 1826 геоботанических описаний выделены экологически аналогичные сообщества в правобережье и левобережье Оби. Для этого использовались показатели среднегодового количества осадков и увлажнения почвы, определяемого с помощью экологических оптимумов растений. В результате кластерного анализа, сравнения встречаемости и активности видов были выделены типы растительных сообществ, а с использованием формализованных критериев – дифференцирующие виды. Показано, что ведущий вклад в ценотическое и флористическое разнообразие травяной растительности вносит увлажненность местообитаний, связанная с положением в рельефе. Пересеченный рельеф правобережья способствует хорошей сохранности естественных травяных сообществ, которые дифференцируются комплексом луговостепных мезоксерофитов либо луговолесных мезофитов. В равнинном левобережье, в связи с тотальной распашкой, зональные комплексы растительности были разрушены, в результате чего в дифференцирующих группах видов лугов представлены синантропные элементы. Установлено, что уровень сходства левобережных и правобережных травяных сообществ снижается по мере увеличения сухости. Выявленные закономерности позволяют определить общие принципы дифференциации травяной растительности региона и проследить смену с запада на восток синтаксонов флористической классификации.

Ключевые слова: травяная растительность, биоразнообразие, экологические шкалы растений, флористическая классификация, Западная Сибирь

DOI: 10.31857/S0006813622100076

В распространении видов растений и растительных сообществ мы часто оперируем горными системами, бассейнами рек или их долинами, выделяя рубежи и придавая им разный ранг. В работах по геоботаническому районированию и классификации растительности Западной Сибири как такой рубеж рассматривается река Обь (Kuminova et al., 1963; Makunina, 2016). Ее широкая долина в верхнем течении отделяет область предгорных равнин на востоке от Приобского плато и двух низменностей – Барабинской и Кулундинской на западе. До настоящего времени отсутствуют работы, где для доказательства различий левобережных и правобережных травяных сообществ применяются формализованные подходы. Это определяет актуальность представляемого исследования.

Цель работы – на обширном фактическом материале проанализировать различия луговой и степной растительности восточнее и западнее Оби.

ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

С.С. Воскресенский (Voskresenskiy, 1962), отмечая геоморфологическое единство территории приподнятых денудационных равнин по обе стороны Оби, рассматривает ее как единое целое и относит к Приобскому плато. В.А. Николаев (Nikolayev, 1988) разделяет Присалаирскую предгорную равнину в правобережье Оби и Приобское плато в левобережье. Перечисленные геоморфологические районы относятся к Западно-Сибирской равнине. Однако, несмотря на общий рав-

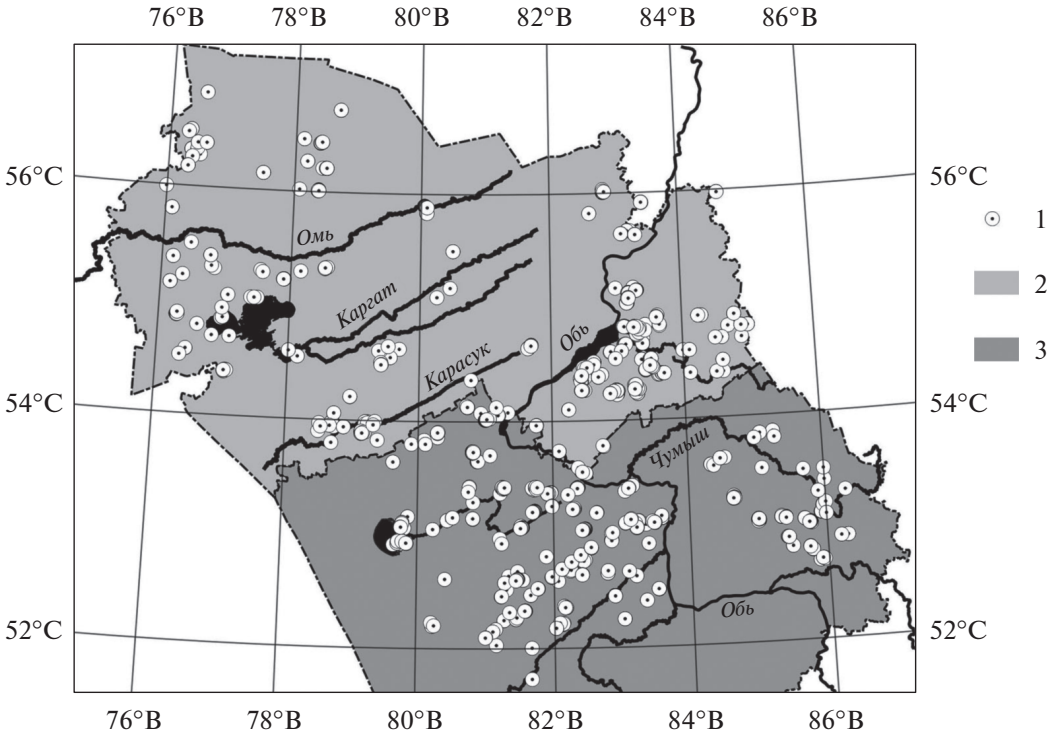

Рис. 1. Район исследований. 1 – точки геоботанических описаний, 2 – Новосибирская область, 3 – Алтайский край.
Fig. 1. Study area. 1 – locations of relevés, 2 – Novosibirsk Region, 3 – Altai Territory.

нинный характер, рельеф правобережья и левобережья Оби имеет существенные различия. К западу от нее расположены слабо рассеченные равнины Барабы и Кулунды с максимальными высотами 150–160 м, для которых, в том числе, характерен гривисто-лощинный рельеф, а также Приобская повышенная равнина, расчлененная на плоские водоразделы системой древних ложбин и речных долин. Правобережье Оби представляет собой предгорную сильно рассеченную равнину с хорошо разработанным эрозионным рельефом, основу которого составляет овражно-балочная сеть, лога и глубоко врезанные речные долины, обеспечивающие дренаж и сток поверхностных вод. Абсолютные высоты водоразделов составляют от 180–220 м на западе до 300–400 м на востоке (Nikolayev, 1988).

Климатические различия предгорных равнин Приобского плато и Присалаирской равнины, заключающиеся в лучших условиях увлажнения последней, связаны с тем, что окружающие горные массивы Салаира и Северо-Восточного Алтая задерживают влажные воздушные массы (Mezentsev, Karnatsevich, 1969). Почвенный покров правобережной части Верхнего Приобья довольно однородный и простой по составу, преобладающими почвами являются черноземы и серые лесные (Gorshenin, 1955; Baykov, Teplova, 2010). Этим он отличается от почвенного покрова центральной части Западно-Сибирской равнины, который характеризуется большой пестротой, обусловленной процессами засоления и заболачивания.

Район исследования расположен преимущественно в пределах лесостепной зоны, частично захватывая северную часть степной и южную часть таежной (подтаежной подзоны) (рис. 1). Из экстразональной растительности здесь развиты сосновые боры на боровых песках, которые тянутся лентами по долинам и древним террасам рек на Приобском плато. К востоку от Оби массивы сосновых боров протягиваются вдоль долин рек Ини и Берди. Подчеркивая разницу в природных условиях районов Западно-Сибирской равнины, расположенных к западу и востоку от Оби, А.В. Куминова и др. (Kuminova et al., 1963) рассматривают левобережную и правобережную Приобские лесостепи как две самостоятельные подпровинции провинции Западно-Сибирской низменности. Е.М. Лавренко и др. (Lavrenko et al., 1991) относили эти районы к Западносибирской лесостепной провинции, не выделяя подпровинций. По мнению Н.И. Макуниной (Makunina, 2016), на территории западносибирской лесостепи р. Обь является основным рубежом – по спектру растительных сообществ равнинная левобе-

режная лесостепь сильно отличается от возвышенной предгорной лесостепи Обь-Томского междуречья.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

За последние несколько десятилетий нами был собран большой массив геоботанических описаний, представляющий все типы растительности Южной Сибири. Его значительную часть представляют описания луговых и степных сообществ степной и лесостепной зон. В анализ были включены описания с территории Новосибирской области и Алтайского края (рис. 1). Основой использованного алгоритма анализа послужило выделение экологически аналогичных сообществ, базирующееся на биоклиматических параметрах и увлажнении почв, определяемого по экологическим шкалам растений.

На первом этапе из фитоценотеки лаборатории экологии и геоботаники ЦСБС СО РАН были отобраны 1826 описаний луговых и степных сообществ, представляющие два класса – Molinio-Arrhenatheretea Tx. 1937 и Festuco-Brometea Br.-Bl. et R. Tx. in Br.-Bl. 1947. С использованием базы Worldclim для каждого описания по географическим координатам было определено годовое количество осадков. Для правобережных описаний этот показатель варьировал от 408 до 529 мм в год, для левобережных – от 307 до 500 мм, таким образом, участок данного градиента, на котором наблюдается пересечение массивов описаний к востоку и западу от Оби, составляет от 408 до 500 мм. Осадки отражают природную зональность и общий тренд климатических изменений, но увлажнение местообитаний в значительной степени зависит от положения в рельефе. Поэтому массив описаний разделялся на группы в соответствии как с количеством осадков, так и с положением на градиенте увлажнения (от 48 до 64 ступени), определяемым с помощью экологических оптимумов растений (Korolyuk, 2006). Для выделения экологических аналогов описания были сгруппированы в 16 групп (табл. 1). Для выделения групп по отношению к фактору увлажнения использовался шаг в 4 ступени. В своих предыдущих работах (Korolyuk, 2014, 2017) мы показали, что для степей эта разница значительна и отражает дифференциацию на уровне рангов ассоциации и выше. Полученные 16 массивов опи-

Таблица 1. Распределение описаний по отношению к ступеням увлажнения и количеству осадков
Table 1. Distribution of relevés in relation to moisture grades and precipitation

Ступени увлажнения Grades of moisture	Осадки (мм в год) Precipitation (mm/year)	Число описаний Number of relevés	Группа описаний Group of relevés
Правобережье/Right bank			
48–52	400–450	20	R–A1
48–52	450–500	51	R–B1
52–56	400–450	28	R–A2
52–56	450–500	68	R–B2
56–60	400–450	68	R–A3
56–60	450–500	80	R–B3
60–64	400–450	19	R–A4
60–64	450–500	153	R–B4
Левобережье/Left bank			
48–52	400–450	43	L–A1
48–52	450–500	25	L–B1
52–56	400–450	80	L–A2
52–56	450–500	36	L–B3
56–60	400–450	96	L–A3
56–60	450–500	60	L–B3
60–64	400–450	135	L–A4
60–64	450–500	54	L–B4

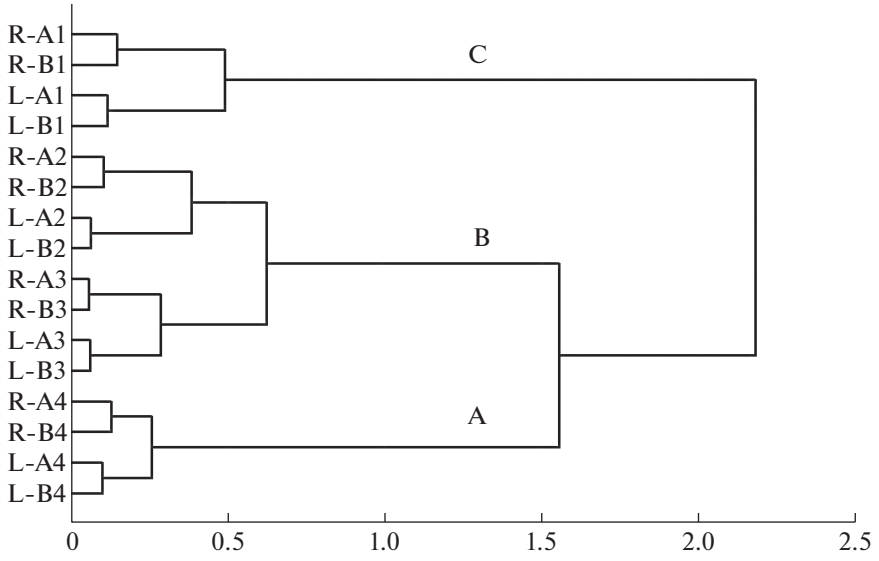

Рис. 2. Кластерный анализ сводных описаний.
Fig. 2. Cluster analysis of synthetic relevés.

саний, однородных по положению на градиентах осадков и увлажнения местообитания, послужили основой дальнейшего анализа, который заключался в сравнении экологически сходных пар сводных описаний, представляющих правобережье и левобережье Оби. Для выделения близких типов сообществ использовался кластерный анализ, а также сравнение встречаемости и активности видов с выделением дифференцирующих видов по формальным критериям. Активность вида подсчитывалась как квадратный корень из произведения встречаемости на среднее проективное покрытие, данный показатель отражает степень преуспевания вида и отражает его потенциал как доминанта. Латинские названия растений приводятся в соответствии с базой данных International Plant Names Index (IPNI).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На первом этапе в программе IBIS 7.2 было создано 16 сводных описаний, представляющих списки видов с показателями встречаемости и активности. Рассчитанная матрица сходства с использованием коэффициента Чекановского-Дайса-Съеренсена и показателей встречаемости видов была подвергнута кластерному анализу по методу Уорда, выполненному в программе Statistica 8.0. На первом уровне кластеризации сводные описания сгруппировались попарно, в каждую пару попали типы сообществ из правобережья или левобережья, аналогичные по увлажнению местообитаний (рис. 2). Это показывает то, что на относительно небольшой части градиента количества осадков – от 400 до 500 мм, группы описаний, представляющие одни ступени увлажнения, характеризуются наибольшим сходством флористического состава.

На втором уровне кластеризации в группы по 4 объединились правобережные и левобережные кластеры, представляющие аналогичные ступени увлажнения. Гетерогенность рельефа и связанное с ним разнообразие уровней увлажнения почв является причиной сосуществования заметно различающихся типов сообществ, даже если мы ограничиваемся рассмотрением ценозов, развивающихся на автоморфных почвах. Ярким примером тому могут служить балочные системы, где сообщества разнотравно-злаковых степей по южным выпуклым склонам могут соседствовать с лесными лугами по северным вогнутым участкам балок. Как следствие значительной неоднородности увлажнения местообитаний в балках мы можем рассматривать общеизвестное правило предварения (Alekhin, 1951). По этим причинам многие луговые и степные типы сообществ имеют широкое зональное распространение, от подтаежной подзоны до северной части степной зоны. Ожидаемо, видовой состав этих типов в большей степени зависит от положения в рельефе и увлажнения почв, чем от количества осадков.

На третьем уровне кластеризации обособились остепненные луга (кластер А), которые впоследствии объединились с лугами (кластер В) и лишь потом со степями (кластер С). Таким образом, общая структура дендрограммы отражает объективное разделение анализируемого массива описаний на два типа растительности: луговой и степной.

Таблица 2. Дифференцирующие и общие виды растений для групп описаний, соответствующих ступеням увлажнения 48–52
Table 2. Differential and common plant species for groups of relevés corresponding to moisture grades 48–52

Вид/Species	Встречаемость/Occurrence		Активность/Activeness	
	П	Л	П	Л
Виды, дифференцирующие правобережье/Differential species for the right bank				
Carex pediformis	47	21	6	2
Goniolimon speciosum	62	6	4	1
Artemisia frigida	44	21	15	5
Stipa pennata	48	15	11	3
Spiraea hypericifolia	40	15	7	3
Dianthus versicolor	40	11	2	1
Scorzonera austriaca **H-S**	40	3	3	1
Potentilla acaulis	35	5	14	1
Allium nutans	34	2	4	0
Orostachys spinosa	35	0	15	0
Draba nemorosa	34	0	2	0
Carex duriuscula	27	6	8	1
Cotoneaster melanocarpus	28	2	2	0
Androsace maxima **H-S**	30	0	2	0
Poa transbaicalica	26	3	4	1
Adonis vernalis	24	0	3	0
Pulsatilla patens	23	0	3	0
Artemisia commutata	21	0	2	0
Виды, дифференцирующие левобережье/Differential species for the left bank				
Nonea rossica	37	75	3	5
Elytrigia repens	28	72	3	10
Plantago urvillei	23	55	1	5
Bromopsis inermis	7	66	1	10
Thymus marschallianus **H-S**	0	62	0	12
Euphorbia virgata	7	50	1	5
Artemisia austriaca **H-S**	2	52	0	9
Calamagrostis epigeios	9	40	1	12
Verbascum phoeniceum **H-S**	9	33	1	2
Astragalus onobrychis	4	33	1	2
Salvia stepposa **H-S**	0	36	0	6
Jurinea multiflora **H-S**	0	34	0	3
Artemisia dracunculus	2	24	0	4
Общие виды/Common species				
Festuca valesiaca s.l.	87	87	29	22
Stipa capillata	68	90	30	40
Koeleria cristata	75	74	19	13
Carex supina **H-S**	58	80	8	15
Medicago falcata	68	69	14	14

Таблица 2. Окончание

Вид/Species	Встречаемость/Occurrence		Активность/Activeness	
	П	Л	П	Л
Artemisia glauca	47	75	11	16
Phlomoides tuberosa **Bp**	51	71	5	10
Galium verum **Bp**	72	50	8	6
Potentilla humifusa **H-S**	58	62	5	8
Seseli ledebourii **H-S**	52	53	6	6
Potentilla bifurca **H-S**	34	63	4	7
Poa angustifolia	43	52	7	15
Potentilla argentea aggr.	39	50	2	5
Veronica spicata	33	52	2	4
Fragaria viridis **Bp**	37	41	6	10
Cleistogenes squarrosa	35	36	6	5
Androsace septentrionalis	47	24	3	1
Veronica incana **H-S**	35	33	6	4
Phleum phleoides	31	33	3	3
Stipa zalesskii **H-S**	21	41	7	15
Potentilla conferta	28	33	2	3
Thalictrum minus	26	34	3	4
Helictotrichon desertorum **H-S**	33	25	8	9
Berteroa incana	30	21	2	1
Heteropappus altaicus	21	37	3	4

Примечание. П – правобережье, Л – левобережье. Диагностические виды: **H-S** – порядка **Helictotricicho-Stipetalia**, **Bp** – порядка **Brachypodietalia pinnati**.

Note. П – right bank, Л – left bank. Diagnostic species: **H-S** – of the order **Helictotricicho-Stipetalia**, **Bp** – of the order **Brachypodietalia pinnati**.

Сравнение типов сообществ, соответствующих ступеням увлажнения 48–52, показывает их принадлежность к степям класса **Festuco-Brometea**. Левобережье и правобережье по формальным критериям дифференцирует 31 вид, при этом число общих видов со встречаемостью более 20% хотя бы в одном из двух типов заметно меньше – 25 видов (табл. 2). Из них 5 видов, дифференцирующих левобережье, использованы в диагностической комбинации порядка настоящих засушливых степей **Helictotricicho-Stipetalia** Toman 1969, а три вида вовсе не были отмечены в описаниях восточнее Оби. Еще два вида из диагноза порядка значительно активнее в левобережье – *Carex supina* и *Stipa zalesskii*. Это позволяет говорить о том, что в существующей системе флористической классификации долина Оби является восточной границей данного порядка, восточнее в составе класса представлены порядки **Brachypodietalia pinnati** Korneck 1974 и **Stipetalia sibiricae** Arbuzova et Zhitl. ex Korolyuk et Makunina 2001.

Положение описаний на ступенях 52–56 отражает их принадлежность к степям, а именно порядку **Brachypodietalia pinnati** из состава класса **Festuco-Brometea**. Соотношение дифференцирующих и общих видов в анализируемой паре составляет 27 и 35 (табл. 3) соответственно, что заметно отличается от более ксерофитной пары сообществ. Луговые степи правобережья Оби прежде всего дифференцируются хорошо выраженным комплексом луговостепных мезоксерофитов: *Peucedanum morisonii*, *Adonis vernalis*, *Artemisia latifolia*, *Poa urssulensis*, *Vicia amoena*, *Campanula bononiensis*. Особенно выделяется *Peucedanum morisonii*, имеющий показатель активности 20 и выступающий доминантом в сообществах ассоциации **Peucedani morisonii–Calamagrostietum epigeii** Tishchenko et Korolyuk 2020, широко распространенной в центральной части северной правобережной лесостепи на выпуклых склонах балок (Tishchenko, Korolyuk, 2020). В диагноз этой ассоциации входят и другие виды из упомянутого комплекса – *Adonis vernalis* и *Artemisia latifolia*. Если в правобережье, благодаря балочному

Таблица 3. Дифференцирующие и общие виды растений для групп описаний, соответствующих ступеням увлажнения 52–56
Table 3. Differential and common plant species for groups of relevés corresponding to moisture grades 52–56

Вид/Species	Встречаемость/Occurrence		Активность/Activeness	
	П	Л	П	Л
Виды, дифференцирующие правобережье/Differential species for the right bank				
Galium verum **Bp**	70	24	9	3
Thalictrum minus	63	27	7	4
Peucedanum morisonii	64	7	20	2
Linaria vulgaris	54	12	3	1
Adonis vernalis	64	1	9	0
Dianthus versicolor	49	15	3	1
Artemisia latifolia	42	16	9	3
Poa urssulensis	50	5	9	1
Vicia amoena	40	5	6	1
Campanula sibirica	35	6	2	1
Allium nutans	27	3	5	0
Pimpinella saxifraga **Bp**	24	1	2	0
Campanula bononiensis	21	0	1	0
Виды, дифференцирующие левобережье/Differential species for the left bank				
Carex supina **H-S**	24	57	3	10
Berteroa incana	18	54	1	4
Convolvulus arvensis	20	43	2	3
Potentilla bifurca **H-S**	12	42	1	4
Cynoglossum officinale	12	36	1	2
Thymus marschallianus **H-S**	1	42	0	6
Erigeron acris	5	37	1	2
Trifolium pratense **Bp**	8	32	1	2
Artemisia dracunculus	9	30	1	5
Rumex acetosella	5	30	1	3
Carex caryophyllea **Bp**	7	28	1	3
Pinus sylvestris	1	30	0	2
Gypsophila paniculata	0	29	0	2
Artemisia pontica	2	27	0	5
Общие виды/Common species				
Poa angustifolia	89	94	23	39
Fragaria viridis **Bp**	97	65	31	21
Medicago falcata	77	81	17	19
Phleum phleoides	82	76	7	13
Potentilla argentea aggr.	68	88	4	12
Phlomoides tuberosa **Bp**	96	55	17	8
Achillea asiatica aggr.	61	89	6	10
Artemisia glauca	74	74	15	13
Elytrigia repens	73	74	9	11

Таблица 3. Окончание

Вид/Species	Встречаемость/Occurrence		Активность/Activeness	
	П	Л	П	Л
Stipa pennata	89	45	29	15
Plantago urvillei	69	57	7	4
Filipendula vulgaris **Bp**	71	50	14	13
Calamagrostis epigeios	59	61	21	24
Nonea rossica	53	60	4	3
Stipa capillata	59	53	18	12
Carex praecox	39	70	4	17
Bromopsis inermis	36	70	4	14
Veronica spicata	49	56	3	4
Galium ruthenicum **Bp**	37	65	4	6
Centaurea scabiosa **Bp**	54	40	6	4
Festuca valesiaca s.l.	41	47	4	8
Iris ruthenica	48	40	8	6
Dracocephalum nutans	41	36	3	3
Lithospermum officinale	43	33	2	2
Potentilla humifusa **H-S**	32	42	2	3
Seseli libanotis	39	35	5	4
Astragalus danicus **Bp**	32	37	3	2
Taraxacum officinale **Bp**	28	38	2	2
Scabiosa ochroleuca	43	22	3	1
Jacobaea vulgaris	24	40	1	3
Ranunculus polyanthemos **Bp**	28	29	2	2
Dactylis glomerata **Bp**	35	20	4	3
Stellaria graminea **Bp**	25	29	2	2
Vicia cracca **Bp**	25	28	2	3
Melandrium album	21	30	1	2

Примечание. П – правобережье, Л – левобережье. Диагностические виды: **H-S** – порядка **Helictotricicho-Stipetalia**, **Bp** – порядка **Brachypodietalia pinnati**.

Note. П – right bank, Л – left bank. Diagnostic species: **H-S** – of the order **Helictotricicho-Stipetalia**, **Bp** – of the order **Brachypodietalia pinnati**.

рельефу, сохранились естественные сообщества луговых степей, то в равнинной лесостепи левобережья комплекс характерных для нее луговостепных видов был в значительной мере разрушен и обеднен вследствие массовой распашки земель. Он включает лишь 3 вида: *Artemisia pontica*, *A. dracunculus* и *Carex caryophyllea*. В настоящее время сообщества, соответствующие ступеням увлажнения 52–56, представлены залежами разного возраста, что объясняет постоянное присутствие в них синантропных элементов (*Berteroa incana*, *Convolvulus arvensis*, *Cynoglossum officinale*, *Erigeron acris*, *Rumex acetosella*). Еще одна отличительная черта луговых степей правобережья заключается в присутствии мезофитных растений: *Thalictrum minus*, *Linaria vulgaris* и *Pimpinella saxifraga*. В левобережных сообществах на данных ступенях увлажнения мезофиты почти не встречаются (исключение составляет только *Trifolium pratense*). Что касается степной флоры, то в левобережных сообществах луговых степей прослеживается участие видов порядка **Helictotricicho-Stipetalia** (*Carex supina*, *Potentilla bifurca*, *Thymus marschallianus*), которых нет в правобережье. Такие растения, как *Dianthus versicolor* и *Allium nutans*, дифференцируют сообщества как луговых, так и настоящих степей правобережья. Среди общих видов 11 относятся к порядку луговых степей **Brachypodietalia pinnati**.

Таблица 4. Дифференцирующие и общие виды растений для групп описаний, соответствующих ступеням увлажнения 56–60
Table 4. Differential and common plant species for groups of relevés corresponding to moisture grades 56–60

Вид/Species	Встречаемость/Occurrence		Активность/Activeness	
	П	Л	П	Л
Виды, дифференцирующие правобережье/Differential species for the right bank				
Pulmonaria mollis	61	30	4	2
Origanum vulgare	58	25	6	3
Festuca pratensis	60	18	10	3
Pimpinella saxifraga **Bp**	59	12	8	3
Phleum pratense	45	13	7	3
Peucedanum morisonii	53	5	12	1
Vicia amoena	46	9	7	2
Trommsdorffia maculata	37	15	3	2
Thalictrum minus	38	12	4	1
Helictotrichon pubescens **Bp**	39	11	7	2
Adonis vernalis	48	1	5	.
Viola hirta **Bp**	41	7	2	1
Vicia unijuga	42	5	5	1
Dracocephalum ruyschiana	33	11	3	1
Geranium bifolium	37	6	2	1
Leucanthemum vulgare **Bp**	29	5	4	1
Poa urssulensis	29	4	4	.
Lathyrus humilis	27	2	2	.
Vicia tenuifolia	23	2	4	1
Campanula altaica	25	0	2	.
Виды, дифференцирующие левобережье/Differential species for the left bank				
Carex praecox	21	61	1	11
Phleum phleoides	25	56	3	8
Veronica spicata	13	44	1	4
Erigeron acris	8	30	1	2
Festuca valesiaca s.l.	5	28	1	4
Inula britannica	2	30	.	3
Artemisia pontica	0	29	.	4
Общие виды/Common species				
Poa angustifolia	97	96	29	39
Fragaria viridis **Bp**	95	81	36	24
Achillea asiatica aggr.	74	94	6	12
Filipendula vulgaris **Bp**	90	66	26	16
Phlomoides tuberosa **Bp**	87	57	13	7
Calamagrostis epigeios	64	76	27	29
Dactylis glomerata **Bp**	91	49	27	15
Medicago falcata	75	63	15	13
Elytrigia repens	53	84	8	14

Таблица 4. Окончание

Вид/Species	Встречаемость/Occurrence		Активность/Activeness	
	П	Л	П	Л
Vicia cracca **Bp**	69	68	6	9
Potentilla argentea aggr.	60	74	4	8
Ranunculus polyanthemos **Bp**	71	62	4	4
Plantago urvillei	64	66	4	8
Astragalus danicus **Bp**	62	56	5	4
Thalictrum simplex L0	58	59	9	10
Taraxacum officinale **Bp**	61	56	4	5
Bromopsis inermis	54	56	15	14
Lupinaster pentaphyllus	57	49	4	4
Lathyrus pratensis **Bp**	46	57	4	6
Linaria vulgaris	68	35	4	2
Trifolium pratense **Bp**	43	57	5	6
Galium ruthenicum **Bp**	60	39	5	3
Galium boreale **Bp**	55	43	5	5
Seseli libanotis	59	39	9	7
Iris ruthenica	60	38	10	6
Stellaria graminea **Bp**	60	31	4	3
Cirsium setosum	56	32	6	3
Centaurea scabiosa **Bp**	54	30	9	4
Agrimonia pilosa	56	28	5	3
Sanguisorba officinalis	52	30	5	4
Melandrium album	37	42	3	3
Lathyrus pisiformis	47	32	3	2
Dracocephalum nutans	37	31	2	2
Galatella biflora	33	33	4	6
Vicia sepium	39	27	3	2
Hieracium umbellatum	32	33	3	3
Convolvulus arvensis	29	33	3	3
Inula salicina **Bp**	35	25	3	3
Lithospermum officinale	39	21	2	1
Galium verum **Bp**	21	36	2	4
Filipendula stepposa	33	21	4	3
Geum aleppicum	24	26	2	2
Artemisia vulgaris	25	25	2	2
Nonea rossica	23	25	1	2
Potentilla chrysantha	23	21	2	2
Amoria repens	21	21	4	2

Примечание. П – правобережье, Л – левобережье. **Bp** – диагностические виды порядка **Brachypodietalia pinnati**.
Note. П – right bank, Л – left bank. **Bp** – diagnostic species of the order **Brachypodietalia pinnati**.

Анализ ступеней 56–60, соответствующих остепненным лугам, показывает дальнейшее уменьшение отношения числа дифференцирующих и общих видов – 27 и 46 (табл. 4). При этом 20 видов отличают правобережные сообщества, подтверждая их своеобразие. В системе флористической классификации они относятся либо к порядку **Brachypodietalia pinnati** класса **Festuco-**

Таблица 5. Дифференцирующие и общие виды растений для групп описаний, соответствующих ступеням увлажнения 60–64
Table 5. Differential and common plant species for groups of relevés corresponding to moisture grades 60–64

Вид/Species	Встречаемость/Occurrence		Активность/Activeness	
	П	Л	П	Л
Виды, дифференцирующие правобережье/Differential species for the right bank				
Dactylis glomerata **Bp**	97	33	31	12
Bromopsis inermis	58	24	17	4
Heracleum dissectum	69	4	13	1
Galium mollugo	64	5	17	1
Anthriscus sylvestris	49	18	25	8
Leucanthemum vulgare **Bp**	50	15	8	1
Veronica chamaedrys	56	7	10	1
Geranium sylvaticum	39	14	3	1
Equisetum sylvaticum	38	8	6	1
Vicia sylvatica	35	6	3	1
Bupleurum longifolium	39	1	7	0
Vicia unijuga	35	4	4	1
Bunias orientalis	32	2	2	0
Vicia tenuifolia	24	2	5	0
Виды, дифференцирующие левобережье/Differential species for the left bank				
Artemisia vulgaris	28	64	3	5
Poa palustris	13	43	1	8
Sonchus arvensis	7	41	1	5
Veronica longifolia	11	37	1	3
Heracleum sibiricum	0	45	0	10
Pastinaca sylvestris	3	35	1	6
Potentilla anserina	5	26	1	5
Equisetum arvense	1	27	0	2
Общие виды/Common species				
Cirsium setosum	87	84	9	10
Lathyrus pratensis **Bp**	72	92	5	12
Poa angustifolia	77	82	17	26
Vicia sepium	78	79	5	6
Vicia cracca **Bp**	70	84	6	10
Elytrigia repens	63	86	9	25
Phleum pratense	65	71	15	18
Festuca pratensis	68	65	14	15
Achillea asiatica aggr.	44	79	4	9
Trifolium pratense **Bp**	64	58	9	9
Ranunculus polyanthemos **Bp**	74	47	4	3
Stellaria graminea **Bp**	69	51	4	3
Galium boreale **Bp**	57	58	7	7
Filipendula ulmaria	52	62	15	14

Таблица 5. Окончание

Вид/Species	Встречаемость/Occurrence		Активность/Activeness	
	П	Л	П	Л
Thalictrum simplex	47	66	7	11
Pulmonaria mollis	67	45	5	5
Taraxacum officinale **Bp**	47	56	6	5
Agrimonia pilosa	59	43	4	3
Crepis sibirica	51	43	9	8
Calamagrostis epigeios	42	50	11	14
Aegopodium podagraria	57	34	19	13
Angelica sylvestris	46	43	5	6
Melandrium album	49	40	3	2
Ranunculus acris **Bp**	34	48	2	8
Sanguisorba officinalis	43	39	4	7
Vicia megalotropis	29	52	3	7
Phlomoides tuberosa **Bp**	48	31	4	3
Geum aleppicum	32	42	2	3
Linaria vulgaris	40	33	3	2
Viola hirta **Bp**	43	28	2	2
Rubus saxatilis	35	34	9	7
Fragaria viridis **Bp**	40	28	8	6
Hieracium umbellatum	24	42	2	5
Agrostis gigantea	25	41	6	9
Potentilla argentea aggr.	40	26	3	2
Lathyrus pisiformis	36	28	2	2
Inula salicina **Bp**	28	34	2	4
Thalictrum minus	39	22	4	2
Urtica dioica	40	21	8	2
Serratula coronata	29	31	3	4
Origanum vulgare	36	22	3	2
Amoria repens	30	27	5	4
Brachypodium pinnatum **Bp**	28	28	9	9
Arctium tomentosum	26	29	2	2
Pimpinella saxifraga **Bp**	32	23	3	4
Geranium bifolium	22	25	1	2
Chamaenerion angustifolium	23	21	2	3

Примечание. П – правобережье, Л – левобережье. **Bp** – диагностические виды порядка **Brachypodietalia pinnati**.
Note. П – right bank, Л – left bank. **Bp** – diagnostic species of the order **Brachypodietalia pinnati**.

Brometea, либо к порядку **Galietalia veri** Mirkin et Naumova 1986 класса **Molinio-Arrhenatheretea**. Обширная группа общих видов включает 17 из диагноза порядка **Brachypodietalia pinnati**, 10 – класса **Festuco-Brometea**, 14 – порядка **Galietalia veri** (из них 8 видов диагностируют оба порядка), 15 – класса **Molinio-Arrhenatheretea**. Такие же условия увлажнения характерны для сухих лесных лугов подсоюза **Aconito barbati–Vicenion unijugae** Korolyuk et al. 2016 (союз **Crepidion sibiricae** Mirkin ex Ermakov et al. 1999 порядка **Carici macrourae–Crepidetalia sibiricae** Ermakov et al. 1999), развивающихся по опушкам березовых колков в лесостепной зоне. Как в случае луговых степей, правобереж-

ные остепненные и сухие лесные луга дифференцируются четко выраженным комплексом лугово-степных и опушечных мезоксерофитов (*Peucedanum morisonii*, *Adonis vernalis*, *Vicia amoena*, *Trommsdorffia maculata*, *Poa urssulensis*, *Origanum vulgare*, *Lathyrus humilis*, *Vicia tenuifolia*, *Viola hirta*, *Campanula altaica*), к которым добавляются лугово-лесные растения: *Pulmonaria mollis*, *Thalictrum minus*, *Helictotrichon pubescens*, *Vicia unijuga*, *Dracocephalum ruyschiana*. Наибольшую активность, так же, как и в луговых степях, проявляет *Peucedanum morisonii*, который является диагностическим видом широко распространенной в правобережной предгорной лесостепи ассоциации сухих лесных лугов **Filipendulo vulgaris–Brachypodietum pinnati** Makunina et al. 2010. Западнее Оби этот вид встречается гораздо реже на остепненных лугах союза **Galatellion biflorae** Korolyuk 1993. Группа луговых мезофитов, дифференцирующих остепненные луга правобережья, включает *Festuca pratensis*, имеющую наибольшую активность в сообществах, а также *Pimpinella saxifraga*, *Phleum pratense* и *Leucanthemum vulgare*. Участие большинства луговых видов в остепненных лугах левобережья незначительно, при этом большую роль играют степные и луговостепные *Carex praecox*, *Phleum phleoides*, *Veronica spicata* и *Festuca valesiaca*, а также галотолерантные *Artemisia pontica* и *Inula britannica*.

Ступеням 60–64 соответствуют настоящие (порядок **Arrhenatheretalia** R. Tx. 1931) и лесные луга (порядок **Carici macrourae–Crepidetalia sibiricae**) класса **Molinio–Arrhenatheretea**. Число дифференцирующих видов 22 при 47 общих видах отражает высокое флористическое сходство правобережных и левобережных сообществ (табл. 5). Настоящие луга носят производный характер и формируются на старых залежах в северной лесостепи. Об этом свидетельствует тот факт, что в группу общих видов вошли такие синантропные элементы, как *Cirsium setosum*, *Melandrium album*, *Arctium tomentosum*. Особенно высоким постоянством и активностью в луговых сообществах отличается *Cirsium setosum*. Большинство луговых и лугово-лесных видов имеют сходные показатели встречаемости и активности по обе стороны от Оби. Из луговых злаков лишь *Dactylis glomerata* и *Bromopsis inermis* дифференцируют правобережные луга этих ступеней увлажнения, причем *Dactylis glomerata* является постоянным компонентом (встречаемость 97%) и наиболее обычным доминантом (активность 31) сообществ как настоящих, так и лесных лугов Верхнего Приобья. На настоящих и лесных лугах левобережья *Dactylis glomerata* встречается гораздо реже, только в районах, прилегающих к Оби в составе залежных лугов субассоции **Cirsio setosi–Phleetum pratensis dactyletosum glomeratae** Tishchenko et Korolyuk 2010 (Tishchenko, Korolyuk, 2010), и на умеренно влажных лесных лугах ассоциации **Campanulo bononiensis–Dactylidetum glomeratae** Tishchenko et Korolyuk 2018 в Касмалинском ленточном бору (Tishchenko, Korolyuk, 2018) Алтайского края. Из мезофитного разнотравья в группу дифференцирующих видов правобережных лугов входят *Galium mollugo*, *Leucanthemum vulgare*, *Bunias orientalis* и *Veronica chamaedrys*, диагностические виды субассоциаций **Festuco pratensis–Dactylidetum glomeratae trifolietosum pratensis** Makunina 1998 и **Cirsio setosi–Phleetum pratensis dactyletosum glomeratae** Tishchenko et Korolyuk 2010 (Makunina, Maltseva, 2008; Tishchenko, Korolyuk, 2020). Среди видов, дифференцирующих правобережные луга, выделяется большая группа лугово-лесных мезофитов: *Bupleurum longifolium*, *Heracleum dissectum*, *Geranium sylvaticum*, *Equisetum sylvaticum*, *Vicia sylvatica*. Группа дифференцирующих видов левобережных лугов малочисленна. Это *Heracleum sibiricum*, *Poa palustris* и *Veronica longifolia*, а также синантропные виды *Artemisia vulgaris*, *Sonchus arvensis*, *Pastinaca sylvestris* и *Equisetum arvense*, отражающие преимущественно залежный характер лугов данного уровня увлажнения.

Синтаксономические спектры луговой и степной растительности, представляющие левобережье и правобережье Оби, кардинально отличаются. Только две луговые ассоциации (**Cirsio setosi–Phleetum pratensis** Tishchenko et Korolyuk 2010 и **Filipendulo vulgaris–Dactylidetum glomeratae** Dymina 1989) встречаются и в левобережье, и в правобережье, при этом они представлены разными субассоциациями. Наибольшие отличия на уровне союзов проявляются среди лесных лугов порядка **Carici macrourae–Crepidetalia sibiricae** и луговых степей порядка **Brachypodietalia pinnati**, которые имеют естественное происхождение и развиваются в местообитаниях, не подвергавшихся распашке. Различия лесных лугов связаны с тем, что мелколиственные и светлохвойные леса класса **Brachypodio–Betuletea** Ermakov, Korolyuk et Lashchinsky 1991, с которыми они связаны топологически и сукцессионно, представлены в левобережье и правобережье разными порядками. Диагностические комбинации лесных порядков и луговых союзов в значительной мере перекрываются (Korolyuk et al., 2016).

Луговые степи класса **Festuco–Brometea** представляют собой зональный тип в лесостепной зоне, до тотальной распашки они занимали большие пространства на плакорах по обе стороны от Оби. В настоящее время их распространение на предгорной равнине Обь-Томского междуречья связано со световыми склонами оврагов и балок (Makunina, 2016), в центральной части Западно-Сибирской равнины – с опушками колочных и балочных мелколиственных лесов, а также меж-

колочными равнинами (Korolyuk, 2014). Луговые степи и остепненные луга Барабинской низменности относятся к союзу **Galatellion biflorae**, в диагностическую комбинацию которого входят галотолерантные виды, не характерные для хорошо дренированного правобережья Оби, где распространены сообщества союза **Poo urssulensis–Artemisietum glaucae** Saitov et Mirkin 1991.

Настоящие луга порядка **Arrenatheretalia** и остепненные луга порядка **Galietalia veri** и к западу, и к востоку от Оби развиваются преимущественно на старозалежных землях, что сглаживает различия между ними. Тем не менее они отличаются на уровне ассоциаций или, как минимум, субассоциаций. Так, ассоциация настоящих лугов **Cirsio setosi–Phleetum pratensis** широко распространена на залежах подтаежной и южно-таежной подзон Обь-Иртышского междуречья и представлена разными субассоциациями (Tishchenko, Korolyuk, 2010; Tishchenko, 2012). Широкое распространение в правобережной лесостепи имеют сообщества ассоциации **Festuco pratensis–Dactylidetum glomeratae** Dymina 1989, которая не встречается к западу от Оби. Локальное распространение в левобережье имеет асс. **Aegopodio podagrariae–Phleetum pratensis** Tishchenko 2012 (Tishchenko, 2012), а в правобережье – асс. **Bunio orientalis–Dactyletum glomeratae** Makunina in Lashchinsky et al. 2011, описанная Н.И. Макуниной (Lashchinskiy et al., 2011) в предгорьях Кузнецкого Алатау, и отмеченная в бассейне р. Издревая, притоке р. Ини (Lashchinskiy et al., 2014).

Остепненные луга порядка **Galietalia veri** представлены в лесостепном Приобье к западу и востоку от Оби одной ассоциацией **Filipendulo vulgaris–Dactylidetum glomeratae**, имеющей широкий ареал, охватывающий все лесостепные и подтаежные предгорья Алтае-Саянской горной области (Makunina, Maltseva, 2008). К западу от Оби ассоциация встречается лишь на Приобском плато, на южной периферии Бурлинской боровой ленты и представлена субассоциацией **F. v.–D. g. artemisietosum ponticae** Tishchenko in Lashchinsky et al. 2018, которая отличается от типичной субассоциации, характерной для правобережья, высоким постоянством видов Западно-Сибирских остепненных лугов и луговых степей: *Artemisia pontica*, *A. dracunculus*, *Carex supina* и др. (Lashchinskiy et al., 2018).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На видовой состав луговых и степных сообществ юго-восточной части Западно-Сибирской равнины влияют увлажненность местообитаний и расположение относительно Оби, которую можно рассматривать как природный рубеж в дифференциации растительности. Годовое количество осадков играет меньшую роль при дифференциации сообществ лесостепной зоны и прилегающих к ней районов юга подтаежной подзоны и севера степной зоны.

Видовой состав луговых сообществ во многом зависит от их генезиса. Распределение на градиенте увлажнения объединяет в одну группу сообщества разного происхождения: естественные луга, расположенные на опушках леса и на непригодных для распашки участках, а также производные луга на старозалежных землях. Пересеченный рельеф правобережья способствует гораздо лучшей сохранности естественных травяных сообществ по сравнению с левобережьем. Они хорошо дифференцируются комплексом луговостепных мезоксерофитов (остепненные луга и луговые степи 52–60 ступеней увлажнения) либо лугово-лесных мезофитов (влажные лесные луга 60–64 ступеней увлажнения), менее активных к западу от Оби. В связи с тотальной распашкой земель в равнинном левобережье зональные видовые комплексы на плакорах были разрушены, и в дифференцирующих группах видов луговых сообществ всех ступеней увлажнения массово представлены синантропные элементы.

Уровень сходства левобережных и правобережных травяных сообществ снижается по мере увеличения сухости. Наиболее схожи луга, представляющие 60–64 ступени увлажнения. Многие луговые и синантропные виды имеют сходные показатели встречаемости и активности по обе стороны от Оби за счет залежного происхождения настоящих лугов. Остепненные луга и луговые степи левобережья Оби имеют более ксерофитный состав, о чем свидетельствует участие степных ксерофитов порядка **Helictotricicho-Stipetalia**, в то время как для правобережных сообществ аналогичных ступеней увлажнения характерно постоянное присутствие луговых мезофитов.

По синтаксономическому составу луговая и степная растительность правобережья и левобережья Оби существенно различаются. Только 2 ассоциации лугов (**Cirsio setosi–Phleetum pratensis** и **Filipendulo vulgaris–Dactylidetum glomeratae**) встречаются и к западу, и к востоку от Оби, при этом они представлены разными субассоциациями. Наибольшие отличия (в ранге союзов флористической классификации) проявляются среди лесных лугов порядка **Carici macrourae–Crepidetalia sibiricae** и луговых степей порядка **Brachypodietalia pinnati**, которые имеют естественное происхождение и развиваются в местообитаниях, не подвергавшихся распашке. Настоящие луга порядка **Arrenatheretalia** и остепненные луга порядка **Galietalia veri** развиваются преимущественно на старозалежных землях, что сглаживает различия между аналогичными сообществами, расположенными к западу и к востоку от Оби. Тем не ме-

нее они отличаются на уровне ассоциаций или субассоциаций.

Выявленные закономерности позволяют определить общие принципы дифференциации травяной растительности и представить схему флористической классификации степей и лугов в форме закономерно сменяющихся при движении с запада на восток синтаксонов ранга союза, ассоциации и субасоциации. При этом учет степени увлажнения местообитаний дает возможность выделить экологические аналоги в правобережье и левобережье Оби. Расширение географического охвата вплоть до ареала анализируемых классов с применением предложенных формализованных алгоритмов позволит сформировать единый взгляд на структуру травяной растительности с учетом ее экологических особенностей и флористического состава.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Alekhin] Алехин В.В. 1951. Растительность СССР в основных зонах. Изд. 2-е. М. 483 с.

[Baykov, Teplova] Байков К.С., Теплова Г.Х. 2010. Почвенная карта 1:3 000 000. – В кн.: Природное районирование и современное состояние Новосибирской области (атлас). Новосибирск. С. 6.

[Gorshenin] Горшенин К.П. 1955. Почвы южной части Сибири (от Урала до Байкала). М. 592 с.

[Korolyuk] Королюк А.Ю. 2006. Экологические оптимумы растений юга Сибири. – Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 12: 3–28.

[Korolyuk] Королюк А.Ю. 2014. Сообщества класса **Festuco-Brometea** на территории Западно-Сибирской равнины. – Растительность России. 25: 45–70. https://doi.org/10.31111/vegrus/2014.25.45

[Korolyuk] Королюк А.Ю. 2017. Степи Северного Казахстана – синтаксономическая ревизия. – Растительность России. 30: 61–77. https://doi.org/10.31111/vegrus/2017.30.61

[Korolyuk et al.] Королюк А.Ю., Тищенко М.П., Ямалов С.М. 2016. Лесные луга Западно-Сибирской равнины и новый взгляд на систему порядка **Carici macrourae–Crepidetalia sibiricae**. – Растительность России. 29: 67–88. https://doi.org/10.31111/vegrus/2016.29.67

[Kuminova et al.] Куминова А.В., Вагина Т.А., Лапшина Е.И. 1963. Геоботаническое районирование юго-востока Западно-Сибирской низменности. – В кн.: Растительность степной и лесостепной зон Западной Сибири. (Труды ЦСБС. Вып. 6). Новосибирск. С. 35–62.

[Lavrenko et al.] Лавренко Е.М., Карамышева З.В., Никулина Р.И. 1991. Степи Евразии. Л. 146 с.

[Lashchinskiy et al.] Лащинский Н.Н., Макунина Н.И., Писаренко О.Ю., Гуляева А.Ф. 2011. Ландшафтообразующая растительность северной части Мелафировой подковы (Кемеровская область). – Растительный мир Азиатской России. 2(8): 85–99.

[Lashchinskiy et al.] Лащинский Н.Н., Тищенко М.П., Писаренко О.Ю., Лащинская Н.В. 2014. Растительный покров подтаежных ландшафтов предгорной равнины правобережья реки Оби. – Растительность России. 24: 63–85. https://doi.org/10.31111/vegrus/2014.24.63

[Lashchinskiy et al.] Лащинский Н.Н., Королюк А.Ю., Тищенко М.П., Лащинская Н.В. 2018. Синтаксономия и пространственная структура растительности Бурлинского ленточного бора. – Растительный мир Азиатской России. 1 (29): 57–81. https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-1(57-81)

[Makunina] Макунина Н.И. 2016. Растительность лесостепи Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области. Новосибирск. 183 с.

[Makunina, Maltseva] Макунина Н.И., Мальцева Т.В. 2008. Растительность лесостепных и подтаежных предгорий Алтае-Саянской горной области. – Сибирский ботанический вестник: электрон. журнал. 3 (1–2): 45–156. Режим доступа: https://www.csbg.nsc.ru/uploads/journal.csbg.ru/pdfs/i4.pdf (дата обращения: 03.04.2019).

[Mezentsev, Karnatsevich] Мезенцев В.С., Карнацевич И.В. 1969. Увлажненность Западно-Сибирской равнины. Л. 168 с.

[Nikolayev] Николаев В.А. 1988. Геоморфологическое районирование сельскохозяйственной зоны Западно-Сибирской равнины. – В кн.: Рельеф Западно-Сибирской равнины. Новосибирск. С. 139–146.

[Tishchenko] Тищенко М.П. 2012. Синтаксономия суходольных настоящих лугов подтаежной подзоны Западно-Сибирской равнины. – Растительный мир Азиатской России. 2(10): 114–126.

[Tishchenko, Korolyuk] Тищенко М.П., Королюк А.Ю. 2010. Суходольные луга левобережья Оби (Томская область). – Растительность России. 16: 56–68. https://doi.org/10.31111/vegrus/2010.16.56

[Tishchenko, Korolyuk] Тищенко М.П., Королюк А.Ю. 2018. Синтаксономия луговой растительности Кулундинской и Касмалинской боровых лент. – Растительность России. 34: 101–119. https://doi.org/10.31111/vegrus/2018.34.101

[Tishchenko, Korolyuk] Тищенко М.П., Королюк А.Ю. 2020. Синтаксономическое разнообразие луговой растительности правобережной части Верхнего Приобья (Новосибирская область). – Растительный мир Азиатской России. 4 (40): 3–35.

[Voskresenskiy] Воскресенский С.С. 1962. Геоморфология Сибири. М. 352 с.

DIFFERENTIATION OF MEADOW AND STEPPE VEGETATION WEST AND EAST OF OB' RIVER

A. Yu. Korolyuk[a,#] and M. P. Tishchenko[a,##]

[a] *Central Siberian Botanical Garden of the SB RAS*
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia
[#]*e-mail: akorolyuk@rambler.ru*
[##]*e-mail: tishenko-1957@mail.ru*

Meadows and steppes represent zonal types of grassland vegetation in the forest-steppe and steppe zones of the West Siberian Plain. In its southeastern part, the plain is intersected by the Ob River valley. The purpose of our study was to determine the differences between meadow and steppe vegetation to the east and west of the Ob River. The analysis of 1826 relevés allowed to determine ecologically similar communities on the right and left banks of the river. The average annual precipitation and soil moisture, the latter determined using plant indicator values, were analyzed. As a result of cluster analysis based on constancy and importance values of species, the main plant communities were identified. Differential species were determined using formalized criteria. It was established that the species composition of meadow and steppe communities in the studied area is firstly affected by the soil moisture and their location relative to the Ob valley, which can be considered as a natural boundary in vegetation differentiation. The annual precipitation does not affect the species composition of meadows and steppes significantly. Coenotic and floristic diversity of grasslands mainly depends on the moisture that is determined by their position in the relief. The rugged relief of the right bank contributes to a good preservation of natural communities, which are indicated by a complex of meadow-steppe mesoxerophytes or meadow-forest mesophytes. In the flat left bank, due to the plowing, zonal vegetation complexes were totally destroyed. As a result of the destruction, synanthropic elements are represented in the indicator groups of meadow species. The similarity between the left-bank and right-bank communities decreases as dryness increases. Wet meadows corresponding to 60–64 grades of moisture are the most similar. The steppe meadows and meadow steppes of the left bank corresponding to 52–60 grades of moisture are more xerophytic as compared to the right bank. The herbaceous vegetation of the right and left banks of the Ob differs significantly in syntaxonomic composition. The greatest differences (in the rank of alliances of the floristic classification) are shown between forest meadows of the order **Carici macrourae–Crepidetalia sibiricae** and meadow steppes of the order **Brachypodietalia pinnati**. These communities are natural and develop in habitats that have not been ploughed. Typical meadows of the order **Arrenatheretalia** and steppe meadows of the order **Galietalia veri**, which develop mainly on old fallow lands, differ at the level of associations or subassociations. It is possible to determine the general principles of grassland differentiation in the studied region and to trace the changes in syntaxa from west to east. The analysis of habitat moisture makes it possible to identify ecological analogues in the right and left banks of the Ob.

Keywords: herb vegetation, biodiversity, ecological scales of plants, floristic classification, West Siberia

ACKNOWLEDGEMENTS

The work is perfomed within the framework of the state assignment No. AAAA-A21-121011100007-6 of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS.

REFERENCES

Alekhin V.V. 1951. Rastitel'nost' SSSR v osnovnykh zonakh [Vegetation of the USSR in the main zones]. Ed. 2nd. Moscow. 483 p. (In Russ.).

Baykov K.S., Teplova G.Kh. 2010. Pochvennaya karta 1: 3 000 000 [Soil map 1: 3 000 000]. – In: Prirodnoye rayonirovaniye i sovremennoye sostoyaniye Novosibirskoy oblasti (atlas). Novosibirsk. P. 6. (In Russ.).

Gorshenin K.P. 1955. Pochvy yuzhnoy chasti Sibiri (ot Urala do Baykala) [Soils of the southern part of Siberia (from the Urals to Baikal)]. Moscow. 592 p. (In Russ.).

Korolyuk A.Yu. 2006. Ekologicheskiye optimumy rasteniy yuga Sibiri [Ecological optima of plants in the south of Siberia]. – Bot. issled. Sibiri i Kazakhstana. 12: 3–28. (In Russ.).

Korolyuk A.Yu. 2014. Plant communities of the class Festuco-Brometea in the West Siberian Plane. – Rastitel'nost' Rossii. 25: 45–70. (In Russ.). https://doi.org/10.31111/vegrus/2014.25.45

Korolyuk A.Yu. 2017. Steppes of the Northern Kazakhstan – the syntaxonomical revision. – Rastitel'nost' Rossii. 30: 61–77. (In Russ.). https://doi.org/10.31111/vegrus/2017.30.61

Korolyuk A.Yu., Tishchenko M.P., Yamalov S.M. 2016. Forest meadows of the West Siberian Plain and revision of the order Carici macrourae–Crepidetalia sibiricae. – Rastitel'nost' Rossii. 29: 67–88 (In Russ.). https://doi.org/10.31111/vegrus/2016.29.67

Kuminova A.V., Vagina T.A., Lapshina E.I. 1963. Geobotanicheskoye rayonirovaniye yugo-vostoka Zapadno-Sibirskoy nizmennosti [Geobotanical zoning of the southeast of the West Siberian lowland]. – In: Rastitel'nost' steponoy i lesostepnoy zon Zapadnoy Sibiri. Trudy Tsentralnogo sibirskogo botanicheskogo sada. Vyp. 6. Novosibirsk. P. 35–62 (In Russ.).

Lavrenko E.M., Karamysheva Z.V., Nikulina R.I. 1991. Stepi Evrasii [Steppes of Eurasia]. Leningrad. 146 p. (In Russ.).

Lashchinskiy N.N., Makunina N.I., Pisarenko O.Yu., Gulyayeva A.F. 2011. Landscape-forming vegetation of Melafir horseshoe northern part (Kemerovo oblast). – Rastitelnyy mir Aziatskoy Rossii. 2 (8): 85–99 (In Russ.).

Lashchinskiy N.N., Tishchenko M.P., Pisarenko O.Yu., Lashchinskaya N.V. 2014. Vegetation cover of subtaiga landscapes in premountain plain on a right bank of the Ob' River. – Rastitel'nost' Rossii. 24: 63–85 (In Russ.). https://doi.org/10.31111/vegrus/2014.24.63

Lashchinskiy N.N., Korolyuk A.Yu., Tishchenko M.P., Lashchinskaya N.V. 2018. Syntaxonomy and spatial structure of the Burla ribbon pine forest. – Rastitelnyy mir Aziatskoy Rossii. 1 (29): 57–81 (In Russ.). https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-1(57-81)

Makunina N.I. 2016. Rastitel'nost' lesostepi Zapadno-Sibirskoy ravniny i Altaye-Sayanskoy gornoy oblasti [The forest-steppe vegetation of the West Siberian Plain and the Altai-Sayan mountain region]. Novosibirsk. 183 p. (In Russ.).

Makunina N.I., Maltseva T.V. 2008. The vegetation of forest-steppe and subtaiga foothills of Altai-Sayani mountain system. – Sib. Bot. Vestnik: Electron. Zhurn. 3 (1–2): 45–156 (In Russ.). Rezhim dostupa: http://www.csbg.nsc.ru/uploads/journal.csbg.ru/pdfs/i4.pdf (data obrashcheniya: 03.04.2019).

Mezentsev V.S., Karnatsevich I.V. 1969. Uvlazhnennost' Zapadno-Sibirskoy ravniny Увлажненность Западно-Сибирской равнины. [Humidity of the West Siberian Plain]. Leningrad. 168 p. (In Russ.).

Nikolaev V.A. 1988. Geomorfologicheskoye rayonirovaniye selskokhozyaystvennoy zony Zapadno-Sibirskoy ravniny [Geomorphological zoning of the agricultural zone of the West Siberian Plain]. – In: Rel'yef Zapadno-Sibirskoy ravniny. Novosibirsk. P. 139–146 (In Russ.).

Tishchenko M.P. 2012. The syntaxonomy of subtaiga watershed true meadows from West Siberian plane. – Rastitelny mir Aziatskoy Rossii. 2(10): 114–126 (In Russ.).

Tishchenko M.P., Korolyuk A.Yu. 2010. Well drained meadows on the left bank of the Ob River (Tomsk region). – Rastitel'nost' Rossii. 16: 56–68 (In Russ.). https://doi.org/10.31111/vegrus/2010.16.56

Tishchenko M.P., Korolyuk A.Yu. 2018. The syntaxonomy of the meadow vegetation of Kulunda and Kasmala pine forest strips (Altai Territory). – Rastitel'nost' Rossii. 34: 101–119 (In Russ.). https://doi.org/10.31111/vegrus/2018.34.101

Tishchenko M.P., Korolyuk A.Yu. 2020. Syntaxonomic diversity of meadow vegetation of right-bank part of the Upper Ob basin (Novosibirsk oblast). Rastitel'nyy mir Aziatskoy Rossii. 4 (40): 3–35 (In Russ.). https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2020-4(3-35)

Voskresenskiy S.S. 1962. Geomorfologiya Sibiri [Geomorphology of Siberia]. Moscow. 352 p. (In Russ.).

EDN: NJGLEQ
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 10, с. 983–995

СООБЩЕНИЯ

МОРФОГЕНЕЗ *PHLOMOIDES OREOPHILA* (LAMIACEAE) И ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНАЛЬНО-ЗОНАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ ЭЛЕМЕНТАРНОГО ПОБЕГА В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ПРОИЗРАСТАНИЯ

© 2022 г. Е. К. Комаревцева[1,*], В. А. Черемушкина[1,]**

[1] Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
ул. Золотодолинская 101, Новосибирск, 630090, Россия
**e-mail: elizavetakomarevceva@yandex.ru*
***e-mail: cher.51@mail.ru*

Поступила в редакцию 18.02.2022 г.
После доработки 12.08.2022 г.
Принята к публикации 16.08.2022 г.

Изучены морфогенез и функционально-зональная структура элементарного побега *Phlomoides oreophila* в горно-степном сообществе (Горный Алтай) и на высокогорном лугу (хребет Саур). Установлено, что *P. oreophila* – поликарпическое моноподиально-розеточное каудексобразующее растение, развивающееся по моноподиальной розеточной модели побегообразования. Онтогенез сложный, особь проходит следующие фазы морфогенеза: скелетный моноподиальный побег (*j*, *im*, *v*), система скелетного моноподиального побега (g_1), куст (g_2) и клон из многоосных и одноосных партикул (g_3, *ss*, *s*). Основная структурная единица растения – система многолетнего скелетного розеточного побега, состоящая из элементарных побегов, флоральная зона которых характеризуется интеркалярным расположением генеративных побегов. Элементарный побег включает зоны ассимилирующих и чешуевидных листьев, его функционально-зональная структура соответствует структуре монокарпического побега, выделенной W. Troll. Выявлено, что сезонные границы годичного и элементарного побегов не совпадают. В годичный побег входят зона обогащения прошлогоднего элементарного побега, зоны возобновления и торможения элементарного побега текущего года. Установлено, что редкое ветвление связано с нестабильностью зоны возобновления элементарного побега и определяется степенью развития флоральной зоны, зависящей от возраста особи и условий произрастания.

Ключевые слова: архитектурная модель, побегообразование, годичный побег, элементарный побег, функционально-зональная структура, *Phlomoides oreophila*

DOI: 10.31857/S0006813622100052

Описание архитектуры растения подразумевает анализ структуры и ее развития в онтогенезе растения. Согласно концепции архитектурных моделей все многообразие растительных форм сводится к наследственно закрепленным типам побегового тела растения, основанных, прежде всего, на способе роста побеговых систем (Hallé, Oldeman, 1970; Serebryakova, 1977; Hallé, Oldeman,Tomlinson, 1978; Barthélémy, Caraglio, 2007). Эта концепция применима как к древесным (Edelin, 1981; Caraglio, Edelin, 1990), так и к травянистым видам (Jeannoda-Robinson, 1977; Serebryakova, 1979, 1981; Hallé, 1986; Markov, 1990, Notov, Kuznetsova, 2004; Shul'kyna, 2015; Savinykh, 2006; Tatarenko, 2015, Gambino et al., 2016). Знание структурной организации (архитектуры) растений разных жизненных форм применяется в разных областях: в эволюционной биологии – для выяснения эволюции отдельных таксонов и их биогеографии (гетерохрония, архитектурные конвергенции и дивергенции) (Serebryakova, 1979; Bruy et al., 2018; Anest et al., 2021); в экологии – при изучении механизмов адаптации растений к окружающей среде и моделирования сценариев изменения структурного биоразнообразия в условиях меняющегося климата и возрастающего антропогенного влияния (Caraglio et al., 2007; Fourcaud et al., 2008; Mathieu et al., 2008; Guo et al., 2011; Kostina, 2015; Klimešová et al., 2019; Talovskaya, Cheryomushkina, 2022 и др.).

Большое значение для установления особенностей архитектуры растения имеет понятие о структурно-функциональных зонах побегов у травянистых видов, произрастающих в условиях сезонных изменений климата. Под функциональным зонированием побега подразумевается выделение специализированных участков с соб-

ственными функциями (Troll, 1964). Причем в зависимости от структуры и способа нарастания число и последовательность зон побега варьируют (Musina, 1976; Serebryakova, Petukhova, 1978; Borisova, Popova, 1990; Savinykh, 1999; Astashenkov, 2015). Этот аспект слабо изучен у трав с моноподиальной моделью побегообразования. В растительном покрове России моноподиальные виды составляют 11.5%, причем число их увеличивается при переходе от южных степей до горных тундр, что свидетельствует об адаптивном характере этого типа побегообразования (Serebryakov, 1952). Моноподиальные виды встречаются в разных семействах: Gentianaceae (Serebryakova, 1979) Rosaceae (Serebryakova, Petukhova, 1978; Serebryakova, Pavlova, 1986; Notov, Kuznetsova, 2004); Violaceae (Serebryakova, Bogomolova**,** 1984); Fabaceae (Mikhailova, 1972; Plennik, Kuznetsova, 1976), Lamiaceae (Denisova, Cheryomushkina, 2007).

К видам с моноподиальным нарастанием побега относится *Phlomoides oreophila* (Kar. et Kir.) Adylov, Kamelin et Makhm. – зопничек горолюбивый (сем. Lamiaceae). Это малоизученный азиатский горный вид, ареал которого охватывает горные системы: Горный Алтай, Тарбагатай, Джунгарский Алатау, север Западного и Центрального Тянь-Шаня, Памиро-Алай. Вид приурочен к лесостепному и лесному поясам, доходит до субальпийского. Характерными местообитаниями вида являются каменистые склоны, предпочитает карбонатные породы (Orazova, 1964; Adylov, Makhmedov, 1987; Doron'kyn**,** 1997, Lazkov, 2016). Цель работы – изучение побегообразования и функционально-зональной структуры скелетного побега *Phlomoides oreophila*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в Горном Алтае и в горах Восточного Казахстана. В Горном Алтае ценопопуляция (ЦП 1) располагается на высоте 993 м над ур. м. на пологом участке (2°) юго-восточного каменистого склона (30°) в кустарниковой овсецово-ковыльной степи в окрестностях села Белый Бом (Горный Алтай, Айгулакский хребет). Общее проективное покрытие в фитоценозе (ОПП) составляет 45%. Проективное покрытие (ПП) *Phlomoides oreophila* 10%. Кустарниковый ярус представлен *Caragana microphylla* Lam., *Spiraea hypericifolia* L. Злаковую основу составляют виды: *Stipa krylovii* Roshev., *Helictotrichon desertorum* (Less.) Pilg. Полидоминантный травостой составляют: *Carex pediformis* C.A. Mey, *Euphorbia virgata* Waldst. &Kit., *Minuartia euxina* Klok., *Gentianopsis barbata* (Froel.) Ma, *Polygala hybrida* DC., *Aster alpinus* L., *Thalictrum foetidum* L., *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Artemisia frigida* Willd., *Artemisia commutata* Besser и др. В Восточном Казахстане ценопопуляция (ЦП 2) находится на высоте 2133 м над ур. м. (Восточный Казахстан, хребет Саур) на западном склоне (уклон 5°) в составе альпийского осоково-змееголовниково-манжеткового луга. ОПП сообщества 100%. ПП *Phlomoides oreophila* 5%. Для травостоя характерно присутствие *Carex perfusca* (30%), из разнотравья преобладают *Dracocephalum grandiflorum* L. (25%), *Alchemilla cyrtopleura* (25%), *Bistorta officinalis* Delarbre (10%).

Развитие особей изучено с использованием популяционно-онтогенетического подхода (Rabotnov, 1950; Uranov, 1967; Hallé, 1986; Smirnova, 1976). Морфогенез побега описан согласно представлениям о побеговой структуре особей моноподиальных трав (Gatsuk, 1974; Serebryakova, 1977). За единицу роста принят элементарный побег (Spath, 1912; Grudzinskaya, 1960; Gatsuk, 1974). Структурно-функциональное зонирование побеговой системы проведено по W. Troll (1964) с дополнениями Л.С. Мусиной (Musina, 1976) и Т.И. Серебряковой (Serebryakova, Petukhova, 1978) для моноподиальных трав. Тип соцветия установлен согласно Т.В. Кузнецовой и А.К. Тимонину (Kuznetsova, Timonin, 2017). Длительность онтогенетических состояний определена через отношение длины каудекса к длине годичного прироста. Такой способ позволяет достаточно точно выяснить продолжительность прегенеративных состояний. У молодого растения каудекс сохраняет свою целостность, на нем хорошо видны остатки листьев и их пазушные почки. По нижним пазушным почкам выявлялась граница между каудексом и главным корнем и определялась длина каудекса. В генеративном периоде подземная часть растения расщепляется на несколько жгутов, и не все спящие почки сохраняются в нижней части каудекса. В результате его длина определялась по самым нижним сохранившимся спящим почкам, что, видимо, не всегда соответствовало реальной нижней границе каудекса. Поэтому длительность генеративных и постгенеративных состояний вычислена приблизительно. Структура почек изучалась с помощью стереомикроскопа Carl Zeiss SteREO Discovery.V12 с камерой AxioCam HRc (Германия). Для выявления особенностей развития вида в ценопопуляциях у виргинильных и взрослых генеративных особей были проанализированы следующие биоморфологические параметры: длина и ширина зеленого розеточного и стеблевого листа, число пар розеточных листьев, число метамеров годичного побега, число метамеров в тирсе и его длина, число цветков в одном дихазии (в пазухе одного стеблевого листа), длина и диаметр каудекса, общая длина подземной части растения, возраст виргинильных особей. Выборка составила до 25 растений в каждом состоянии. Полученные значения биоморфологических параметров

Рис. 1. Цветущее растение *Phlomoides oreophila* (фото В.А. Черемушкиной).
Fig. 1. Flowering plant of *Phlomoides oreophila* (photo by V.A. Cheryomushkina).

обработаны статистически в пакете программы Excel. Рассчитаны средние значения признаков, ошибка среднего, минимальное и максимальное значения. Достоверность различий параметров особей из разных ценопопуляций определена по *t*-критерию Стьюдента при 5%-м уровне значимости (Zaitsev, 1991).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Phlomoides oreophila – поликарпическое моноподиально-розеточное каудексообразующее растение (рис. 1). На розеточном побеге листья двух типов: чешуевидные и ассимилирующие. Чешуевидные листья имеют разросшееся пленчатое вытянутое основание листа, листовая пластинка практически отсутствует, только у верхней пары листьев над основанием отмечается сильно редуцированная листовая пластинка. Ассимилирующие листья длинночерешковые (до 12 см) с крупной листовой пластинкой (длиной до 7 см) широкояйцевидной формы с глубокосердцевидным основанием и городчатым краем. Годичный рост начинается с раскрытия чешуевидных листьев и отрастания пазушных генеративных побегов, выше которых на скелетном побеге развертываются 2–4 пары ассимилирующих листьев. Зацветает растение во второй половине мая. В пазухах чешуевидных листьев формируются вегетативно-генеративные почки, прорастающие в полурозеточные генеративные побеги, и вегетативные почки, дающие начало розеточным побегам следующего порядка. Пазушные почки зеленых листьев всегда вегетативные и не участвуют в побегообразовании. Каждый год в конце вегетации зеленые листья отмирают. В подземной части из годичных приростов розеточного побега формируется каудекс, который втягивается в субстрат в результате контрактильности главного корня. На каудексе развиваются тонкие придаточные корни.

Ход онтогенеза *P. oreophila* изображен на рис. 2. В прегенеративном периоде (*j*, *im*, *v*) происходит рост первичной скелетной оси. По мере ее развития увеличивается число метамеров годичного побега. В ювенильном состоянии (*j*) он состоит из 3 метамеров с 2 парами чешуевидных и 1 парой зеленых листьев, в имматурном (*im*) – из 4–5 метамеров с 2–3 парами чешуевидных и 1–2 парами зеленых листьев, в виргинильном состоянии (*v*) – из 5–6 метамеров с 3 парами чешуевидных и 2–3 парами крупных зеленых листьев. Годичный побег увеличивается в длину с 0.2–0.3 см в ювенильном состоянии до 0.6–0.7 см в виргинильном. К середине июня в верхушечной почке розеточного побега уже заложены метамеры годичного прироста следующего вегетационного сезона. В прегенеративный период в пазухах всех листьев закладываются почки. В ювенильном состоянии они мелкие и состоят из 1 пары зачатков. Начиная с имматурного состояния, по своему развитию начинают выделяться боковые почки верхних чешуевидных листьев, их емкость увеличивается до 2 пар зачатков по сравнению с почками нижних чешуевидных и зеленых листьев. В виргинильном состоянии различия между почками двух формаций листьев усиливаются: в пазухах верхних чешуевидных листьев появляются вытянутые почки емкостью 3–4 пары зачатков. Почки

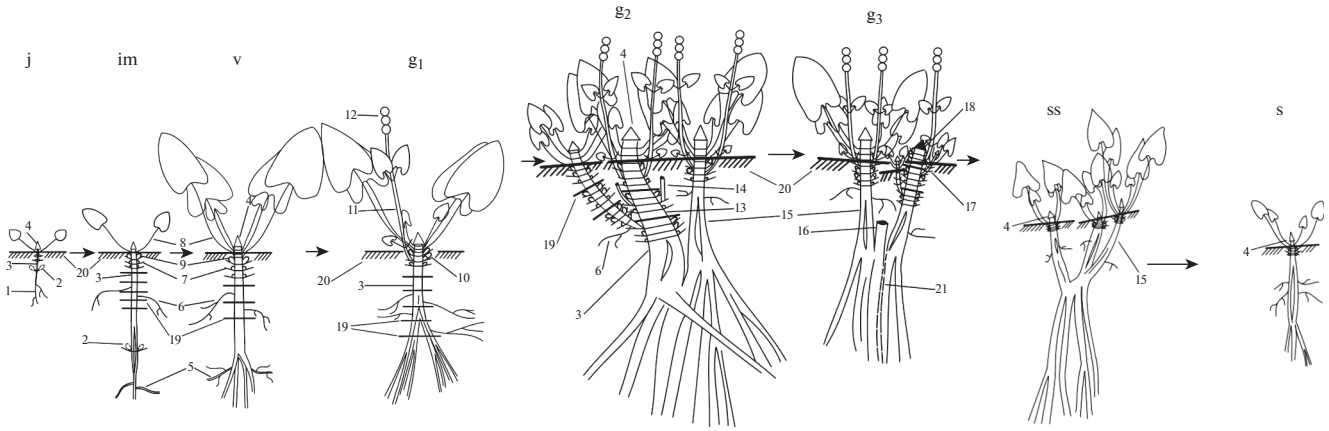

Рис. 2. Онтогенез *Phlomoides oreophila*.

1 – главный корень; 2 – семядоли; 3 – каудекс; 4 – верхушечная почка; 5 – боковой корень; 6 – придаточный корень; 7 – чешуевидный лист; 8 – зеленый лист; 9 – вегетативная почка; 10 – вегетативно-генеративная почка; 11 – генеративный побег; 12 – тирс; 13 – главная скелетная ось; 14 – отмерший генеративный побег; 15 – боковая скелетная ось; 16 – отмершая главная ось; 17 – вегетативный розеточный побег; 18 – отмершая верхушечная почка скелетной оси; 19 – граница годичных побегов; 20 – уровень почвы; 21 – разъединение скелетных осей (партикуляция). На рисунке в подземной части растений указана только часть годичных приростов.

Fig. 2. Ontogeny of *Phlomoides oreophila*.

1 – main root; 2 – cotyledons; 3 – caudex; 4 – apical bud; 5 – lateral root; 6 – adventitious root; 7 – scaly leaf; 8 – green leaf; 9 – vegetative bud; 10 – vegetative-generative bud; 11 – generative shoot; 12 – thyrsus; 13 – main skeletal axis; 14 – dead generative shoot; 15 – lateral skeletal axis; 16 – dead main axis; 17 – vegetative rosette shoot; 18 – dead apical bud of the skeletal axis; 19 – boundary of annual shoots; 20 – soil level; 21 – separation of skeletal axes (particulation). Only a part of the annual growths is depicted in the underground part of the plants.

зеленых листьев меньшей емкости – до двух пар зачатков.

В результате в прегенеративном периоде на скелетной оси прослеживается чередование двух зон – чешуевидных и ассимилирующих листьев. В зоне чешуевидных листьев по развитию выделяется верхняя пара пазушных почек. В случае механического повреждения апикальной части побега (выгрызание личинками, облом) эти почки развертываются, образуя 1–2 моноподиальных розеточных побега второго порядка. Сформированный куст партикулирует через несколько лет. Образуются одноосные партикулы с собственной корневой системой, продолжающие свое развитие.

В ювенильном состоянии подземная часть растения представлена каудексом и главным корнем. Главный корень по строению проводящей системы диархный, в каудексе образуется четыре проводящих пучка. В этом состоянии происходит продольное разделение главного корня на 2 части. У имматурных особей этот процесс распространяется через гипокотиль и семядольный узел в побеговую часть растения. Каудекс в проксимальной части разделяется на 4 части, в его средней части появляются тонкие придаточные корни. В виргинильном состоянии идет его дальнейшее расщепление вверх до метамеров годичных приростов 2–3-х предыдущих лет. Прегенеративный период длится 7–11 (14) лет: ювенильное состояние – 2–5 лет, имматурное – 2–3 года, виргинильное – 3–6 лет.

В генеративное состояние особь переходит с момента заложения вегетативно-генеративных почек на годичном побеге. Заложение их происходит в закрытой верхушечной почке скелетного побега. К середине июня она состоит из 6–7 пар зачатков (последовательно – 3 пары чешуевидных, 3–4 пары ассимилирующих листьев) и вегетативного конуса нарастания. Боковые почки зачатков чешуевидных листьев имеют разную степень развития: нижние почки мелкие (емкость 1 пара зачатков), средние и верхние развитые (3–4 и 2–3 пары зачатков соответственно). Только в средних дочерних почках в июне-июле закладывается генеративная сфера, они становятся вегетативно-генеративными и заметно увеличиваются (длина 0.5–0.7 см). К концу вегетации их емкость доходит до 5–7 пар зачатков (верхние 3–5 пар с пазушными зачатками репродуктивных органов). Развертывание этих почек происходит только после перезимовки следующей весной. Верхние почки – вегетативные, из них возможно образование боковых розеточных побегов, но не одновременно с развитием генеративных побегов.

Таблица 1. Биоморфологические параметры виргинильных и генеративных особей *Phlomoides oreophila* в разных местообитаниях
Table 1. Biomorphological parameters of virginal and generative individuals of *Phlomoides oreophila* in different habitats

Морфологические параметры Morphological parameters		Особи/Individuals			
		виргинильные/virginil		генеративные/generative	
		ЦП 1/CP 1	ЦП 2/CP 2	ЦП 1/CP 1	ЦП 2/CP 2
Длина пластинки розеточного листа, см Rosette leaf blade length, cm	*x* lim	4.2 ± 0.3 3–6	3.1 ± 0.3 2.5–4.5	7.4 ± 0.5 4.5–12	4.8 ± 0.3 3.5–6.7
Ширина пластинки розеточного листа, см Rosette leaf blade width, cm	*x* lim	4 ± 0.3 2.6–6.1	2.8 ± 0.3 2–4.4	6.5 ± 0.5 2.8–9.1	4.6 ± 0.3 2.7–6.2
Число пар розеточного листа, шт. Number of pairs of rosette leaves	*x* lim	2 ± 0.1 2–3	1.9 ± 0.2 1–3	2.6 ± 0.2 2–4	2.3 ± 0.17 1–3
Число метамеров годичного побега, шт. Number of metamers in annual shoot	*x* lim	5 ± 0.2 5–6	4.9 ± 02 4–6	6.4 ± 0.2 6–8	6 ± 0.2 5–7
Длина каудекса, см Caudex length, cm	*x* lim	4.2 ± 0.4 3–7.5	2 ± 0.2 1.2–2.5	–	–
Длина подземной части, см Length of underground part, cm	*x* lim	8.4 ± 0.6 6–11.5	8.5 ± 1.2 4.5–14	19.7 ± 2.2 9–34	11.3 ± 0.7 8–15
Диаметр каудекса, см Caudex diameter, cm	*x* lim	0.5 ± 0.04 0.4–0.7	0.5 ± 0.1 0.3–1	1.7 ± 0.1 1.2–2.2	1.3 ± 0.1 0.9–1.6
Длина генеративного побега, см Generative shoot length, cm	*x* lim	–	–	27.5 ± 1.5 16–38	18.3 ± 0.7 13–24
Длина второй пары стеблевого листа, см Length of stem leaves of the second pair, cm	*x* lim	–	–	5.2 ± 0.3 3,3–6	3.6 ± 0.2 2.7–6
Ширина стеблевого листа, см Width of stem leaves of the second pair, cm	*x* lim	–	–	4.5 ± 0.4 3.5–6.7	2.5 ± 0.2 1.4–4
Длина тирса, см Thyrsus length, cm	*x* lim	–	–	16 ± 1.3 8.5–26	10.4 ± 1.2 2.7–23
Число метамеров в тирсе, шт. Number of metamers in thyrsus	*x* lim	–	–	2,8 ± 0,14 2–4	5.5 ± 0.3 3–7
Число цветков в дихазии, шт. Number of flowers in dichasium	*x* lim	–	–	9.8 ± 0.5 7–14	7.3 ± 0.4 4–11
Возраст особи, г. (individual age, years)	*x* lim	8.8 ± 1 5–11	6.4 ± 0.3 5–7	–	–

Примечание: ЦП – ценопопуляция; *x* – среднеарифметическое значение параметра и ошибка среднеарифметического; lim – пределы изменения параметра.
Note: CP – coenopopulation; *x* – arithmetic mean value of the parameter and the arithmetic mean error; lim – limits of the parameter change.

Первое цветение отмечается в возрасте 8–15 лет. Молодое генеративное растение (g_1) имеет 1–2 генеративных неветвящихся побега высотой 13–38 см, состоящих из нескольких метамеров: нижний короткий, второй удлиненный с черешковыми листьями и 2–7 удлиненных метамеров с прицветными сидячими зелеными листьями, в пазухах которых формируются 2–3-ярусный дихазий из 4–14 цветков, образуя открытый колосовидный тирс. В верхней части тирса располагаются 3–4 сближенных метамера с недоразвитыми пазушными цимами. Эта часть тирса вскоре засыхает. Размеры генеративного побега и число метамеров в тирсе не зависят от возраста особи и определяются условиями местообитания (табл. 1). Отмечаются перерывы в цветении (до двух лет), связанные с нераскрытием сформированных вегетативно-генеративных почек. С появлением боковых генеративных побегов формируется система скелетного моноподиального побега, имеющего флоральную зону с интеркалярным цветорасположением (по: Kuznetsova, Timonin, 2017).

В подземной части молодого генеративного растения развивается одноосный каудекс, расщепленный на четыре тяжа.

В зрелом генеративном состоянии (g_2) годичный побег увеличивается до 7–8 метамеров (по 3–4 метамера с чешуевидными и с зелеными листьями). Длина годичного прироста 0.7–1 см. Различия по пазушным почкам между разными формациями листьев сохраняются. Емкость пазушных почек зеленых листьев изменяется снизу вверх от 3–4 пар зачатков до 1 пары. Они не участвуют в побегообразовании и становятся спящими. На метамерах с чешуевидными листьями (3–4 пары) располагаются вегетативные и вегетативно-генеративные почки. В нижней (первой) паре листьев пазушные почки слаборазвитые (1–2 пары зачатков) и всегда вегетативные. В следующих 2–3 парах листьев почки крупные вегетативно-генеративные. Иногда вегетативно-генеративные почки закладываются только в пазухе средних пар, а самая верхняя пара несет вегетативные почки. Наибольшее число вегетативно-генеративных почек (до 6 пар) чаще наблюдается у генеративных особей на альпийском лугу, по сравнению со степными условиями. Одновременно на годичном приросте может развиться 4–6 генеративных побегов, но чаще – не более двух–трех.

Ветвление первичной скелетной оси происходит через 5–6 лет после первого цветения (в возрасте 15–20 лет). Причем в этот год генеративные побеги не развиваются. Боковой розеточный побег (реже 2) образуется из боковой почки верхнего чешуевидного листа годичного прироста текущего года. Первые два года годичный прирост боковой оси состоит из 4 метамеров (3 пары чешуевидных и 1 пара зеленых листьев), в дальнейшем из 6–7 метамеров. На 3–5-й год боковая скелетная ось зацветает и вскоре догоняет по развитию первичную ось. Скелетные оси обоих порядков ветвятся раз в 5–15 лет, давая начало 1–2 скелетным осям следующего порядка. Образуется куст из 2–4 скелетных осей I–III порядков. Общая длина подземной части вместе с главным корнем составляет 20–35 см. Каудекс в зрелом генеративном состоянии многоосный, достигает в диаметре 1.5–3 см, разделяется с возрастом на большое число тяжей. На нем развиваются придаточные корни (диаметром 0.1–0.3 см) длиной до 15 см. В конце зрелого генеративного состояния в возрасте 30–45 лет верхушечная почка первичной скелетной оси отмирает.

В старом генеративном состоянии (g_3) вследствие партикуляции образуется плотный клон из многоосных и одноосных моноподиально нарастающих генеративных неомоложенных партикул, для которых характерны перерывы в цветении. Число метамеров годичного побега на скелетной оси n-порядка уменьшается до 6 (по 3–4 пары чешуевидных и 2–3 пары зеленых листьев). Вегетативно-генеративные почки развиваются только на одном 2–3-м метамере, крупные вегетативные почки – на верхнем (3 или 4-м) метамере. В этом состоянии формирование вегетативно-генеративных почек происходит не каждый год, вместо них развиваются вегетативные почки из 3–5 пар зачатков. На скелетной оси наблюдается чередование годичных приростов, когда в зоне чешуевидных листьев образуются только вегетативные почки или вместе с вегетативными и вегетативно-генеративные почки. Вследствие этого перерывы в цветении увеличиваются до 4-х лет. Длительность старого генеративного состояния составляет около 10–15 лет.

Субсенильная парциальная особь (*ss*) – одноосная или ветвящаяся партикула. В надземной части побегов развиваются розеточные листья, по размерам приближающиеся к листьям виргинильных растений. В зоне чешуевидных листьев формируются крупные вегетативные почки, нерегулярно развертывающиеся в боковые розеточные побеги. Через 3–6 лет апекс скелетной оси теряет способность закладывать крупные пазушные почки, в нем развиваются только почки небольшой емкости, что означает переход в сенильное состояние. Сенильная особь (*s*) – одноосная партикула, на скелетной оси которой развертываются листья имматурного типа, моноподиальное нарастание продолжается не более 5 лет, после чего скелетная ось отмирает. Длительность постгенеративного периода около 10 лет.

Таким образом, общая длительность онтогенеза составляет 50–70 (до 80) лет. Прегенеративный период достаточно длительный – 7–11 (14) лет. Первое цветение отмечается в 8–15 лет. Наибольшая продолжительность характерна для генеративного периода – 33–45 (до 55) лет.

Сравнение биоморфологических параметров особей *P. oreophila* (табл. 1), произрастающих в разных условиях, показало, что наибольшей мощности особи вида достигают в кустарниковой степи (ЦП 1). Уже в виргинильном состоянии особи отличаются большими размерами зеленых листьев и каудекса по сравнению с растениями на альпийском лугу (ЦП 2). В генеративном периоде эта тенденция еще более усиливается. Но при снижении практически всех биоморфологических показателей цветущих особей на альпийском лугу отмечается увеличение числа метамеров колосовидного тирса. Кроме изменения размерных характеристик особей вида, отмечаются и изменения в длительности отдельных периодов онтогенеза и всего онтогенеза в целом. В условиях высокогорья происходит сокращение прегенеративного периода до 7 лет по сравнению с горно-степными условиями (11 лет). На альпийском лугу первое цветение отмечается в 8–10-летнем воз-

расте, в кустарниковой степи генеративный период начинается позже – в 12–15 лет. Онтогенез особей вида на альпийском лугу длится около 50 лет, в кустарниковой степи – до 70 и более лет.

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование показало, что особи *Phlomoides oreophila* развиваются по моноподиально-розеточной модели побегообразования, выделенной Т.И. Серебряковой (Serebryakova, 1977, 1979). В целом развитие *P. oreophila* сходно с ростом моноподиально нарастающих трав, для которых характерны длительное ритмичное нарастание моноподиального розеточного побега и пазушное положение соцветий (Mikhailova, 1972; Plennik, Kuznetsova, 1976; Serebryakova, Petukhova, 1978; Serebryakova, 1979; Serebryakova, Pavlova, 1986). В то же время выявлены отличия, связанные со структурой годичного и элементарного побегов в генеративном периоде и последовательностью фаз морфогенеза.

Изучение онтогенеза моноподиально-розеточных растений показало, что особи этой модели побегообразования проходят определенные этапы формирования морфологической структуры. В процессе развития за счет ветвления образуется система скелетных моноподиальных побегов. Кроме того, происходит постепенное сокращение длительности жизни скелетных побегов последующих порядков (Serebryakova, Petukhova, 1978). Для онтогенеза *P. oreophila* нами установлены следующие последовательные этапы изменения морфологической структуры особи: скелетный моноподиальный побег (*j–v*), система скелетного моноподиального побега (g_1), куст – система скелетных моноподиальных побегов (g_2), клон из многоосных и одноосных партикул (g_3, *ss*, *s*). Подобное развитие описано для некоторых симподиально нарастающих корневищных (Serebryakova, Kagarlitskaya, 1972) и стержнекорневых каудексовых растений (Cheryomushkina, Astashenkov, 2014).

Скелетный моноподиальный побег слагается из элементарных побегов (Gatsuk, 1974), соответствующих “единицам морфогенеза” (Hallé, Martin, 1968; Barthélémy, Caraglio, 2007). Их структура определяется чередованием метамеров с чешуевидными и зелеными ассимилирующими листьями. В генеративном состоянии на элементарном побеге *P. oreophila* располагаются зеленые и чешуевидные листья, последние выполняют в основном роль верховых, несущих облиственные цветоносные побеги. Подобное строение отмечено для *Potentilla erecta* (Mikhalevskaya, Tikhonova, 1976; Serebryakova, Pavlova, 1986). Однако у *P. oreophila* в течение года развивается только одна генерация ассимилирующих листьев, что отличает его от *Potentilla erecta*. Как описано выше, годичный рост побега *P. oreophila* начинается весной с раскрытия чешуевидных, затем зеленых листьев, которые функционируют до осени и отмирают.

Также было выявлено, что структуры элементарного побега *P. oreophila* и других ранее изученных моноподиальных трав имеют различия. По аналогии со структурно-функциональной зональностью побегов симподиальных трав, установленных W. Troll (1964), Т.И. Серебрякова дала следующую формулу структуры элементарного побега для моноподиальных трав: нижняя зона торможения → зона возобновления → средняя зона торможения → зона обогащения → верхушечная почка (Serebryakova, Petukhova, 1978). Элементарный побег *P. oreophila* начинается с зоны возобновления, состоящей из одного метамера, несущего чешуевидные листья с крупными пазушными вегетативными почками, которые реализуются в вегетативные побеги (рис. 3). Выше располагается зона торможения с зелеными ассимилирующими листьями и парой чешуевидных, вегетативные почки которых становятся спящими. Далее идет зона обогащения, состоящая из метамеров с чешуевидными листьями и вегетативно-генеративными почками. Заканчивается побег верхушечной почкой, несущей зачатки следующего элементарного побега.

Соотношение разных типов почек, а значит метамерная продолжительность функциональных зон, изменяется в ходе онтогенеза. В начале генеративного периода (g_1) вегетативно-генеративные почки развиваются только на одном среднем метамере зоны обогащения. В зрелом генеративном состоянии (g_2) зона обогащения увеличивается до 2–3-х метамеров, а зона возобновления выпадает. При старении особи (g_3) зона обогащения снова сокращается до одного метамера. Активность зон обогащения и возобновления обусловлена, видимо, тем, что для развития чешуевидных листьев не требуется большого количества пластических веществ, основная часть которых идет на формирование аксиллярного комплекса. Наоборот, в пазухах крупных ассимилирующих листьев последовательно (снизу вверх) идет уменьшение емкости пазушных почек. На рис. 4 показаны средние значения емкости пазушных почек для годичного побега, состоящего из шести метамеров: с 1-го по 3-й – чешуевидные листья, с 4-го по 6-й – развитые зеленые листья. На первом метамере чешуевидные листья минимальных размеров в листовом ряду, и этой паре листьев соответствуют пазушные почки с наименьшей емкостью (2 пары зачатков). В пазухе второй пары листьев сформированы вегетативно-генеративные почки (5 пар зачатков), готовые развернуться в генеративные побеги, на третьем метамере – крупные (емкость 4 пары зачатков)

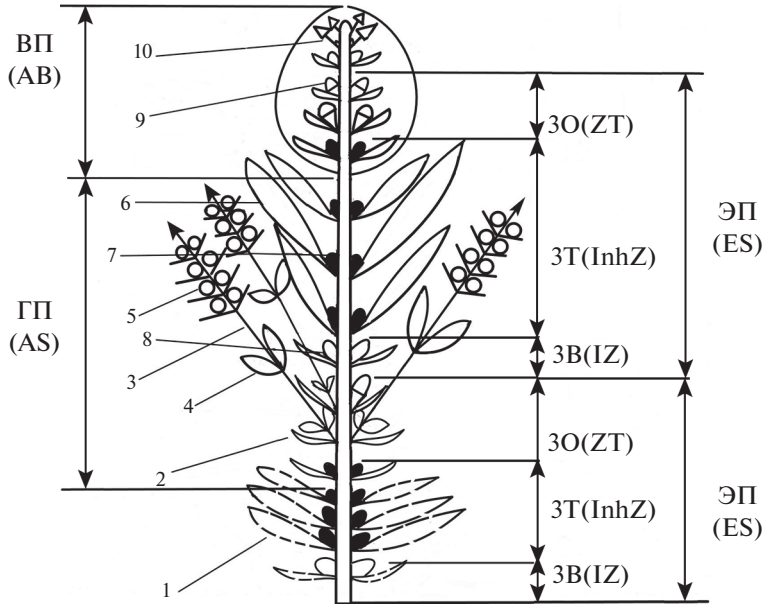

Рис. 3. Структура скелетного моноподиального розеточного побега *Phlomoides oreophila*.

1 – отмерший ассимилирующий лист; 2 – чешуевидный лист; 3 – вегетативно-генеративный побег; 4 – зеленый лист вегетативно-генеративного побега; 5 – многоярусный дихазий; 6 – ассимилирующий розеточный лист этого года; 7 – вегетативная почка в зоне торможения; 8 – вегетативная почка в зоне возобновления; 9 – вегетативно-генеративная почка; 10 – зачаток ассимилирующего листа. ЭП – элементарный побег; ГП – годичный побег; ВП – верхушечная почка; ЗТ – зона торможения; ЗВ – зона возобновления; ЗО – зона обогащения.

Fig. 3. Structure of a skeletal monopodial rosette shoot of *Phlomoides oreophila*.

1 – dead assimilating leaf; 2 – scaly leaf; 3 – vegetative-generative shoot; 4 – green leaf of vegetative-generative shoot; 5 – multi-tiered dichasium; 6 – assimilating rosette leaf of current year; 7 – vegetative bud in the zone of inhibition; 8 – vegetative bud in the zone of renewal; 9 – vegetative-generative bud; 10 – rudiment of an assimilating leaf. ЭП (ES) – elementary shoot; ГП (AS) – annual shoot; ВП (AB) – apical bud; ЗТ (InhZ) – inhibition zone; ЗВ (IZ) – renewal zone; ЗО (AZ) – amplification zone.

вегетативные почки, способные прорасти в боковой розеточный побег.

И.В. Борисова и Т.А. Попова (Borisova, Popova, 1990) выделяют два варианта этого типа функционально-зональной структуры у травянистых растений Таджикистана, отличающихся ритмологически, т.е. степенью сезонного совпадения годичного и элементарного побегов. Сильное расхождение (почти на год) наблюдается у *Coronaria coriacea*, *Lindelophia macrostyla*, *Rosularia paniculata*. У другой группы видов (*Gentiana olivieri*, *Astragalus hissaricus*) элементарные побеги смещаются на часть года, т.е. флоральная часть элементарного побега, заложенная в текущем сезоне, не успевает развиться и сохраняется в зимующей верхушечной почке до весны следующего года. Такое же сезонное смещение элементарного побега относительно годичного характерно для *P. oreophila*: генеративные почки закладываются в верхушечной почке после отрастания розеточных листьев, но не успевают развиться в этом году и отрастают весной следующего года. Верхушечная почка годичного побега содержит зачатки двух элементарных побегов: текущего и следующего (рис. 3).

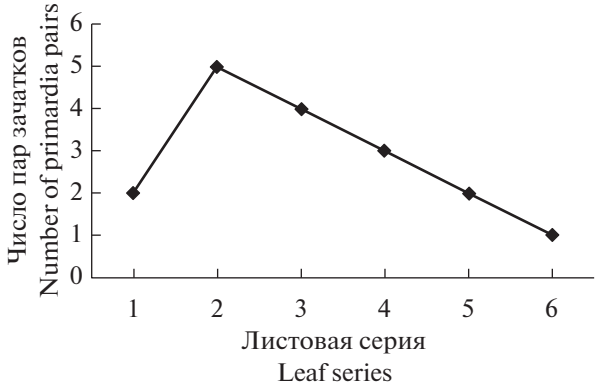

Рис. 4. Изменение емкости пазушных почек на годичном побеге *Phlomoides oreophila*.

По оси X – листовая серия; по оси Y – число пар зачатков в почке.

Fig. 4. Change in the capacity of axillary buds on the annual shoot of *Phlomoides oreophila*.

X-axis – leaf series (1–3 – scaly leaves; 4–6 – green leaves); Y-axis – the number of primordia pairs in the bud.

Условия среды влияют на степень развития зоны обогащения (флоральной зоны) вида. На альпийском лугу (ЦП 2) на высоте 2133 м над ур. моря у 45% зрелых генеративных особей на элементарном побеге текущего года отсутствует зона возоб-

новления из-за максимального развития флоральной зоны. На высоте 993 м над ур. м. в горностепном сообществе (ЦП 1) это наблюдалось только у 20% зрелых генеративных особей. Следовательно, мощность флоральной зоны определяется не только возрастными изменениями скелетной оси, но и условиями произрастания. Усиление генеративной сферы, выражающееся в расширении флоральной зоны годичного побега и увеличении числа метамеров тирса генеративного побега, при уменьшении размеров вегетативной части растения можно рассматривать как адаптацию, направленную на повышение эффективности семенного возобновления в условиях высокогорья.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. *Phlomoides oreophila* – поликарпическое моноподиально-розеточное каудексообразующее растение. В своем развитии особь *P. oreophila* проходит следующие фазы морфогенеза: скелетный моноподиальный побег (*j*, *im*, *v*), система скелетного моноподиального побега(g_1), куст (g_2) и клон из многоосных и одноосных партикул (g_3, *ss*, *s*). Первое цветение отмечается в 8–15 лет. Ветвление наступает в зрелом генеративном состоянии. Отмирание верхушечной почки первичного скелетного побега происходит после 30–45 лет роста и стимулирует распад куста. Вегетативное размножение выражено слабо и начинается в конце генеративного периода. Семенное растение проходит полный онтогенез, дочерние особи – сокращенный.

2. Основная структурная единица растения – система многолетнего скелетного розеточного побега (скелетная ось). Единица развития скелетной оси – элементарный побег, состоящий из следующих зон: зона возобновления → зона торможения → зона обогащения → верхушечная почка. Зона возобновления и зона торможения представляют собой вегетативную часть, зона обогащения – генеративную (флоральную) часть элементарного побега. Флоральная зона характеризуется интеркалярным расположением цветоносных осей. Развитие зоны обогащения (участок скелетной оси с генеративными побегами) определяется как эндогенными причинами (онтогенетическим состоянием), так и условиями произрастания. В условиях высокогорья наблюдается максимальное развитие зоны обогащения почти у половины взрослых генеративных особей, в степных условиях число таких особей значительно ниже. Из-за сезонного несовпадения границ годичного и элементарного побегов годичный побег состоит из генеративной части элементарного побега прошлого года и вегетативной части элементарного побега текущего года.

3. Условия произрастания определяют морфологические характеристики растений и темп их развития. На альпийском лугу (Восточный Казахстан, хребет Саур) по сравнению с кустарниковой степью (Горный Алтай, Айгулакский хребет) онтогенез особей длится на 20–30 лет меньше и происходит снижение основных биоморфологических показателей при усилении генеративной сферы, что можно рассматривать как адаптацию, направленную на повышение эффективности семенного возобновления в условиях высокогорья.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Adylov, Makhmedov] Адылов Т.А., Махмедов А.М. 1987. Род *Phlomoides* Moench. – В кн.: Определитель растений Средней Азии. Т. 9. Ташкент. С. 105.

Anest A., Tristan C.D., Maurin O., Milan M., Edelin C., Tomlinson K.W. 2021. Evolving the structure: climatic and developmental constraints on the evolution of plant architecture. A case study in *Euphorbia*. – New Phytol. 231: 1278–1295. https://doi.org/10.1111/nph.17296

Astashenkov A. 2015. Morphological adaptation of *Nepeta pamirensis* Franch.(Lamiaceae) to the conditions of the Pamir Mountains. – Contemporary Problems of Ecology. 4(5): 636–646. https://doi.org/10.1134/S1995425515050029

Barthélémy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach of plant form, structure and ontogeny. – Ann. Bot. 99 (3): 375–407. https://doi.org/10.1093/aob/mcl260

[Borisova, Popova] Борисова И.В., Попова Т.А. 1990. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав. – Бот. журн. 75 (10): 1420–1426.

Bruy D., Hattermann T., Barrabe L., Mouly A., Barthélémy D., Isnard S. 2018. Evolution of plant architecture, functional diversification and divergent evolution in the genus *Atractocarpus* (Rubiaceae) for New Caledonia. – Front. Plant Sci. 9: 1775. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01775

Caraglio Y., Edelin C. 1990. Architecture et dynamique de la croissance du platane. *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae) (syn. *Platanus acerifolia* (Aiton) Willd.). – Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres botaniques. 137 (4–5): 279–291. https://doi.org/10.1080/01811797.1990.10824889

Caraglio Y., Rigolot E., Pimont F. 2007. *Pinus halepensis* Mill. Architectural analysis for fuel modelling. – In: Proceedings of the international workshop MEDPINE. 3: 43–59.

Cheryomushkina V., Astashenkov A. 2014. Morphological adaptation of *Panzerina* Sojak (Lamiaceae) species to various ecological conditions. – Contemporary Problems of Ecology. 7 (5): 520–525. https://doi.org/10.1134/ S1995425514050035

[Denisova, Cheryomushkina] Денисова Г.Р., Черемушкина В.А. 2007. Онтогенез и онтогенетическая структура ценопопуляций змееголовника безбородого *Dracocephalum imberbe* Bunge. – Сибирский ботанический вестник: электронный журнал. 2 (1): 61–65. http://journal.csbg.ru

[Doron'kyn] Доронькин В.М. 1997. *Phlomis*. – В кн.: Флора Сибири. Т. 11. Новосибирск. С. 187.

Edelin C. 1981. Quelques aspects de l'architecture végétative des Conifères. – Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres Botaniques. 128: 177–188.

Fourcaud T., Stokes A., Lambers H., Korner C. 2008. Plants growth modeling and application: the increasing importance of plant architecture in growth models. – Ann. Bot. 101: 1053–1063. https://doi.org/10.1093/aob/mcn050

Gambino S., Ratto F., Bartoli A. 2016. Architecture of genus *Gutierrizita* (Asteraceae: Astereae, Solidagininae). – Boletin de Sociedad Argentina de Botanica. 51 (4): 657–663. https://doi.org/10.31055/1851.2372.v51.n4

[Gatsuk] Гатцук Л.Е. 1974. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела. – Бюл. МОИП. Отд. биол. 79 (1): 100–113.

[Grudzinskaya] Грудзинская И.А. 1960. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация. – Бот. журн. 45 (7): 968–978.

Guo Y., Fourcaud T., Jaeger M., Zhang X., Li B. 2011. Plant grouth and architectural modeling and its applicathions. – Ann. Bot. 107: 723–727.

https://doi.org/10.1093/aob/mcr073

Hallé F. 1986. Modular growth in seed plants. Phil. Trans R. Soc. Lond. 313: 77–87.

Hallé F., Martin. R. 1968. Etude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg.). – Adansonia. 8: 475–503.

Hallé F., Oldeman R.A.A. 1970. Essai sur l' architecture et la dynamique de crossiance des arbres tropicaux. Paris. 178 p.

Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. 1978. Tropical trees and forests. Berlin. 441p.

Jeannoda-Robinson V. 1977. Contribution à l'étude de l'architecture des herbes, thèse, université de Montpellier.

Klimešová J., Martínková J., Pausas J. G., de Moraes M.G., Herben T., Yu F.-H., et al. 2019. Handbook of standardized protocols for collecting plant modularity traits. – Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 40: 125–485. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2019.125485

Kostina M.V., Barabanshikova N.S., Bityugova G.V., Yasinskaya O.I., Dubach A.M. 2015. Structural modifications of birch (*Betula pendula* Roth.) crown in relation to environmental conditions. – Contemporary Problems of Ecology. 8 (5): 584–597. https://doi.org/10.1134/S1995425515050091

[Kuznetsova, Timonin] Кузнецова Т.В., Тимонин А.К. 2017. Соцветие: морфология, эволюция, таксономическое значение (применение комплементарных подходов). М. 183 с.

Lazkov G.A. 2016. Labiatae (Family Labiatae Juss.) in flora of Kyrgyzstan. – KH Bot. Monograph et Revisions. 1: 1–384.

[Markov] Марков М.В. 1990. Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений. Казань. 178 с.

Mathieu A., Courne`de P-H., Barthélémy D., de Reffye P. 2008. Rhythms and alternating patterns in plants as emergent properties of a model of interaction between development and functioning. – Ann. Bot. 101: 1233–1242. https://doi.org/10.1093/aob/mcm171

[Mikhailova] Михайлова Т.Д. 1972. Побегообразование и жизненная форма *Astragalus macropodium* Lipsky. – Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 6: 49–54.

[Mikhalevskaya, Tikhonova] Михалевская О.Б., Тихонова В.Л. 1976. О сезонном ритме роста побегов лапчатки прямостоячей. – Бюл. МОИП. Отд. биол. 81 (3): 100–107.

[Musina] Мусина Л.С. 1976. Побегообразование и становление жизненной формы некоторых розеткообразующих трав. – Бюл. МОИП. Отд. биол. 81 (6): 123–132.

Notov A.A., Kuznetsova T.V. 2004. Architectural units, axiality and their taxonomic implications in Alchemillinae. – Wulfenia. 11: 85–100.

[Orazova] Оразова А. 1964. Род *Phlomi*s. – В кн.: Флора Казахстана. Т. 7. Алма-Ата. С. 394.

[Plennik, Kuznetsova] Пленник Р.Я., Кузнецова Г.В. 1976. Некоторые особенности формирования поликарпического побега розеточных видов родов *Astragalus* L. и *Oxytropis* DC. Юго-Восточного Алтая. – Бюл. МОИП. Отд. биол. 81 (4): 107–117.

[Rabotnov] Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. – Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 6: 7–204.

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

[Savinykh] Савиных Н.П. 2006. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров. 324 с.

[Serebryakov] Серебряков И.Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М. 392 с.

[Serebryakova] Серебрякова Т.И. 1977. Об основных "архитектурных моделях" травянистых многолетников и модусах их преобразования. – Бюл. МОИП. Отд. Биол. 82 (5): 112–128.

[Serebryakova] Серебрякова Т.И. 1979. Модели побегообразования и некоторые пути эволюции в роде *Gentiana* L. – Бюл. МОИП. Отд. биол. 84 (6): 97–109.

[Serebryakova] Серебрякова Т.И. 1981. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав. – В кн.: Жизненные формы: структура, спектр и эволюция. М. С. 161–177.

[Serebryakova, Bogomolova] Серебрякова Т.И., Богомолова Т.В. 1984. Модели побегообразования и жиз-

ненные формы в роде *Viola* (Violaceae). – Бот. журн. 69 (6): 729–742.

[Serebryakova, Kagarlitskaya] Серебрякова Т.И., Кагарлицкая Т.Н. 1972. Большой жизненный цикл и эволюционные отношения жизненных форм некоторых видов *Veronica* L. секции Pseudolysimachium Koch. – Бюл. МОИП. Отд. Биол. 77 (6): 81–98.

[Serebryakova, Pavlova] Серебрякова Т.И., Павлова Н.Р. 1986. Побегообразование, ритм развития и вегетативное размножение в секции *Potentilla* рода *Potentilla* (Rosaceae). – Бот. журн. 71 (2): 154–167.

[Serebryakova, Petukhova] Серебрякова Т.И., Петухова Л.В. 1978. "Архитектурная модель" и жизненные формы некоторых травянистых розоцветных. – Бюл. МОИП. Отд. Биол. 83 (6): 51–64.

[Shul'kyna] Шулькина Т.В. 2015. Жизненные формы и архитектурные модели видов рода *Campanula* L. (Campanulaceae) и их связь с таксономией. – В кн.: Комаровские чтения. Т. 41. М., СПб. 100 с.

[Smirnova] Смирнова О.В. 1976. Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений разных биоморф. – В кн.: Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М. С. 72–80.

Spath H.L. 1912. Der Johannistrieb. Berlin. 91 p.

Talovskaya E., Cheryomushkina V. 2022. Morphological variations of *Thymus* L. in the vegetation belts of the Tien Shan mountains (Central Asia). – Botany. https://doi.org/10.1139/cjb-2021-0101

[Tatarenko] Татаренко И.В. 2015. Атлас побегово-корневых модулей орхидных России и Японии. М. 238 с.

Troll W. 1964. Die Infloreszenzen. Bd. 1. Jena. 615 p.

[Uranov] Уранов А.А. 1967. Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия). – В кн.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М. С. 3–8.

[Zaitsev] Зайцев Г.Н. 1991. Математический анализ биологических данных. М. 182 с.

MORPHOGENESIS *OF PHLOMOIDES OREOPHILA* (LAMIACEAE) AND FEATURES OF FUNCTIONAL-ZONAL STRUCTURE OF ELEMENTARY SHOOTS UNDER DIFFERENT GROWTH CONDITIONS

E. K. Komarevtseva[a,#] and V. A. Cheryomushkina[a,##]

[a] *Central Siberian Botanical Garden SB RAS*
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia
[#]*e-mail: elizavetakomarevceva@yandex.ru*
[##]*e-mail: cher.51@mail.ru*

The architectural model of the herbs with undetermined growth in seasonal climate has not been sufficiently studied, these include *Phlomoides oreophila* (Kar. & Kir.) Adylov, Kamelin & Makhm. (Lamiaceae). *P. oreophila* is an Asian montane species whose range covers mountain systems from the Mountain Altai to the Pamir-Alai. The species grows in the forest-steppe and forest belts, reaching the subalpine one. The morphogenesis and functional-zonal structure of an elementary shoot of *P. oreophila* were studied in the shrub steppe (Aigulak Ridge, Altai Mountains) and in the alpine meadow (East Kazakhstan, Saur Ridge).

It is established that *P. oreophila* is a polycarpic caudex-forming plant following a monopodial rosette pattern of shoot formation. Its ontogeny is complex, the individual goes through the following stages of morphogenesis: skeletal monopodial shoot (*j*, *im*, *v*), skeletal monopodial shoot system (g_1), bush (g_2) and a clone of multiaxial and uniaxial particulars (g_3, *ss*, *s*). The duration of *P. oreophila* ontogenesis in the steppe community is 70–80 years, in the alpine meadow – 50 years. The plants reach their greatest capacity in the shrub steppe. The main structural unit of the plant is a system of a perennial skeletal rosette shoot (skeletal axis), consisting of elementary shoots. The elementary shoot has assimilating and scaly leaves, and has the following sequence of zones: renewal zone → inhibition zone → amplification zone → apical bud. The floral (amplification) zone consists of laterate generative shoots formed in the axils of scaly leaves; such an arrangement of reproductive shoots is known as intercalary. We have established that the seasonal boundaries of annual and elementary shoots do not coincide. The annual shoot includes the amplification zone of a last year's elementary shoot, the renewal and inhibition zones of the elementary shoot of the current year. The rare branching of the skeletal axis is associated with instability of the elementary shoot renewal zone and is determined by the degree of development of the floral zone, depending on the age of an individual and its growing conditions. At the beginning and at the end of the generative period, the amplification zone is minimal and takes one metamer. In the mature generative state, it increases to two metamers and can reach maximum development (three metamers), in the latter case there is no renewal zone. In high-altitude conditions, the number of individuals with the most developed floral zone is almost half of adult generative individuals, while in steppe conditions their share is much lower (20%). The strengthening of the generative sphere, with a decrease in the size of the vegetative part of the plant in the alpine meadow, is considered by us as an adaptation aimed at increasing the efficiency of seed propagation in high-altitude conditions.

Keywords: architectural model, shoot formation, annual shoot, elementary shoot, functional-zonal structure, *Phlomoides oreophila*

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the state assignment of the Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences No. AAAA-A21-121011290026-9.

REFERENCES

Adylov T.A., Makhmedov A.M. 1987. Rod *Phlomoides* Moench [Genus *Phlomoides* Moench]. – In: Opredelitel' rasteniy Sredney Azii. Vol. 9. Tashkent. P. 105 (In Russ.).

Anest A., Tristan C.D., Maurin O., Milan M., Edelin C., Tomlinson K.W. 2021. Evolving the structure: climatic and developmental constraints on the evolution of plant architecture. A case study in *Euphorbia*. – New Phytol. 231: 1278–1295. https://doi.org/10.1111/nph.17296

Astashenkov A. 2015. Morphological adaptation of *Nepeta pamirensis* Franch. (Lamiaceae) to the conditions of the Pamir Mountains. – Contemporary Problems of Ecology. 4(5): 636–646. https://doi.org/10.1134/S1995425515050029

Barthélémy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach of plant form, structure and ontogeny. – Ann. Bot. 99 (3): 375–407. https://doi.org/10.1093/aob/mcl260

Borisova I.V., Popova T.A. 1990. The diversity of the shoot functional-zonal structure in perennial herbs. – Bot. Zhurn. 75 (10): 1420–1426 (In Russ.).

Bruy D., Hattermann T., Barrabe L., Mouly A., Barthélémy D., Isnard S. 2018. Evolution of plant architecture, functional diversification and divergent evolution in the genus *Atractocarpus* (Rubiaceae) for New Caledonia. – Front. Plant Sci. 9: 1775. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01775

Caraglio Y., Edelin C. 1990. Architecture et dynamique de la croissance du platane. *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae) (syn. *Platanus acerifolia* (Aiton) Willd.). – Bulletin de la Société Botanique de France, Lettres botaniques. 137 (4–5): 279–291. https://doi.org/10.1080/01811797.1990.10824889

Caraglio Y., Rigolot E, Pimont F. 2007. *Pinus halepensis* Mill. Architectural analysis for fuel modelling. – In: Proceedings of the international workshop MEDPINE. 3: 43–59.

Cheryomushkina V., Astashenkov A. 2014. Morphological adaptation of *Panzerina sojak* (Lamiaceae) species to various ecological conditions. – Contemporary Problems of Ecology. 7 (5): 520–525. https://doi.org/10.1134/ S1995425514050035.

Denisova G.R., Cheryomushkina V.A. 2007. Ontogeny and ontogenetic structure of coenopopulations of *Dracocephalum imberbe* Bunge. – Sibirskiy botanicheskiy vestnik: elektronnyy zhurnal. 2 (1): 61–65 (In Russ.).

Doron'kyn V.M. 1997. Rod *Phlomis* [Genus *Phlomis* L.]. – In: Flora Siberiae. Vol. 11. Novosibirsk. P. 187 (In Russ.).

Edelin C. 1981. Quelques aspects de l'architecture végétative des Conifères. – Bulletin de la Société Botanique de France, Letters Botaniques. 128: 177–188.

Fourcaud T., Stokes A., Lambers H., Korner C. 2008. Plants growth modeling and application: the increasing importance of plant architecture in growth models. – Ann. Bot. 101: 1053–1063. https://doi.org/10.1093/aob/mcn050

Gambino S., Ratto F., Bartoli A. 2016. Architecture of genus *Gutierrizita* (Asteraceae: Astereae, Solidagininae). – Bol. Soc. Argent. Bot. 51 (4): 657–663. https://doi.org/10.31055/1851.2372.v51.n4

Gatsuk L.E. 1974. Gemmaxilar plants and system of coordinate units of their shoot body. – Bull. Soc. Nat. Moscow. 79 (1): 100–113 (In Russ.).

Grudzinskaya I.A. 1960. Summer shoot formation in trees and its classification. – Bot. Zhurn. 45 (7): 968–978 (In Russ.).

Guo Y., Fourcaud T., Jaeger M., Zhang X., Li B. 2011. Plant growth and architectural modeling and its applications – Ann. Bot. 107: 723–727. https://doi.org/10.1093/aob/mcr073

Hallé F. 1986. Modular growth in seed plants. – Phil. Trans R. Soc. Lond. 313: 77–87.

Hallé F., Martin. R. 1968. Etude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg.). – Adansonia. 8: 475–503.

Hallé F., Oldeman R.A.A. 1970. Essai sur ľ architecture et la dynamique de crossiance des arbres tropicaux. Paris. 178 p.

Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. 1978. Tropical trees and forests. Berlin. 441 p.

Jeannoda-Robinson V. 1977. Contribution à l'étude de l'architecture des herbes, thèse, université de Montpellier.

Klimešová J., Martínková J., Pausas J.G., de Moraes M. G., Herben T., Yu F.-H., et al. 2019. Handbook of standardized protocols for collecting plant modularity traits. – Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 40: 125–485. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2019.125485

Kostina M.V., Barabanshikova N.S., Bityugova G.V., Yasinskaya O.I., Dubach A.M. 2015. Structural modifications of birch (*Betula pendula* Roth.) crown in relation to environmental conditions. – Contemporary Problems of Ecology. 8 (5): 584–597. https://doi.org/10.1134/S1995425515050091

Kuznetsova T.V., Timonin A.K. 2017. Sotsvetiye: morfologiya, evolyutsiya, taksonomicheskoye znacheniye (primeneniye komplementarnykh podkhodov) [Inflorescence: morphology, evolution, taxonomic significance (application of complementary approaches)]. Moscow. 183 p. (In Russ.).

Lazkov G.A. 2016. Labiatae (Family Labiatae Juss.) in flora of Kyrgyzstan. – KH Bot. Monograph et Revisions 1: 1–384.

Markov M.V. 1990. Populyatsionnaya biologiya rozetochnykh i polurozetochnykh maloletnikh rasteniy [Population biology of rosette and semi-rosette short-lived plants]. Kazan. 178 p. (In Russ.).

Mathieu A., Courne`de P.-H., Barthélémy D., de Reffye P. 2008. Rhythms and alternating patterns in plants as emergent properties of a model of interaction between development and functioning. – Ann. Bot. 101: 1233–1242. https://doi.org/10.1093/aob/mcm171

Mikhailova T.D. 1972. Pobegoobrazovaniye i zhiznennaya forma *Astragalus macropodium* Lipsky. [Shoot formation and life form of Astragalus macropodium Lipsky]. – Nauch. dokl. vyssh. shkoly. Biol. nauki. 6: 49–54 (In Russ.). Mikhalevskaya O.B., Tikhonova V.L. O sezonnom ritme rosta pobegov lapchatki pryamostoyachey. [On the seasonal growth rhythm of Potentilla erectus shoots]. – Bull. Soc. Nat. Moscow. 81 (3): 100–107.

Musina L.S. Pobegoobrazovaniye i stanovleniye zhiznennoy formy nekotorykh rozetkoobrazuyushchikh trav. [Shoot formation and formation of the life form of some rosette-forming herbs]. – Bull. Soc. Nat. Moscow. 81 (6): 123–132.

Notov A.A., Kuznetsova T.V. 2004. Architectural units, axiality and their taxonomic implications in Alchemillinae. – Wulfenia. 11: 85–100.

Orazova A. 1964. Rod *Phlomis* L. [Genus *Phlomis* L.]. – In: Flora Kazakhstan. Vol. 7. Alma-Ata. P. 394 (In Russ.).

Plennik R.Ya., Kuznetsova G.V. 1976. The formation of polycarpic shoots in the rosette species of the gg. *Astragalus* L. and *Oxytropis* DC. in the southeastern Altai. – Bull. Soc. Nat. Moscow. 81 (4): 107–117 (In Russ.).

Rabotnov T.A. 1950. Zhiznennyy tsikl mnogoletnikh travyanistykh rasteniy v lugovykh tsenozakh [Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses]. – Tr. BIN AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika. 6: 7–204 (In Russ.).

Savinykh N.P. 1999. Shoot formation, morphogenesis of *Veronica gentianoides* Vahk. (Scrophulariaceae) and the origin of semirosette grasses. – Bot. Zhurn. 84 (6): 20–31 (In Russ.).

Savinykh N.P. 2006. Genus *Veronica*: morphology and evolution of life forms. Kirov. 324 p. (In Russ.).

Serebryakov I.G. 1952. Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rasteniy [Morphology of vegetative organs of higher plants]. Moscow. 392 p. (In Russ.).

Serebryakova T.I., Kagarlitskaya T.N. 1972. The great life cycle and evolutional relationships of life forms in some species of *Veronica* L. section Pseudolysimachium Koch. – Bull. Soc. Nat. Moscow. 77 (6): 81–98 (In Russ.).

Serebryakova T.I. 1977. On the basic "architectural models" of herbaceous perennials and the modes of their transformation. – Bull. Soc. Nat. Moscow. 82 (5): 112–128 (In Russ.).

Serebryakova T.I., Petukhova L.V. 1978. "Architectural model" and life forms of some herbaceous Rosaceae. – Bull. Soc. Nat. Moscow. 83 (6): 51–64 (In Russ.).

Serebryakova T.I. 1979. Models of shoot formation and some evolutionary trends in the genus *Gentiana* L. – Bull. Soc. Nat. Moscow. 84 (6): 97–109 (In Russ.).

Serebryakova T.I. 1981. Life forms and models of shoot formation in overground-creeping herbs. – In: Zhiznennyye formy: struktura, spektr i evolyutsiya. Moscow. P. 161–177 (In Russ.).

Serebryakova T.I., Bogomolova T.V. 1984. Patterns of shoot formation and life forms in the genus *Viola* (Violaceae). – Bot. Zhurn. 69 (6): 729–742 (In Russ.).

Serebryakova T.I., Pavlova N.R. 1986. Shoot formation, developmental rhythm and vegetative propagation in the section Potentilla section of the genus *Potentilla* (Rosaceae). – Bot. Zhurn. 71 (2): 154–167 (In Russ.).

Shul'kyna T.V. 2015. The growth forms and architectural models of *Campanula* L. (Campanulaceae) species and their relationship with taxonomy. – In: Komarov memorial lectures. Vol. 41. Moscow, St. Petersburg. 100 p. (In Russ.).

Smirnova O.V. 1976. Ob'yem schetnoy yedinitsy pri izuchenii tsenopopulyatsiy rasteniy raznykh biomorf [The volume of the counting unit in the study of plant cenopopulations of different biomorphs]. – In: Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnyye ponyatiya i struktura). Moscow. P. 72–80 (In Russ.).

Talovskaya E., Cheryomushkina V. 2022. Morphological variations of *Thymus* L. in the vegetation belts of the Tien Shan mountains (Central Asia). – Botany. https://doi.org/10.1139/cjb-2021-0101

Tatarenko I.V. 2015. Atlas of Root-Stem Modules of Orchids from Russia and Japan. Moscow. 238 p. (In Russ.).

Troll W. 1964. Die Infloreszenzen. Bd. 1. Jena. 615 p.

Uranov A.A. 1967. Ontogenez i vozrastnoy sostav populyatsiy (vmesto predisloviya) [Ontogeny and age composition of populations (instead of a preface)]. – In: Ontogenez i vozrastnoy sostav populyatsiy tsvetkovykh rasteniy. Moscow. P. 3–8 (In Russ.).

Zaitsev G.N. 1991. Matematicheskiy analiz biologicheskikh dannykh [Mathematical analysis of biological data]. Moscow. 182 p. (In Russ.).

EDN: WNVHVU
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 10, с. 996–1009

СООБЩЕНИЯ

ОСОБЕННОСТИ РАННЕГО РАЗВИТИЯ СЕЯНЦЕВ *PICEA ABIES* (PINACEAE) НА КСИЛОЛИТИЧЕСКОМ СУБСТРАТЕ

© 2022 г. А. В. Кикеева[1,*], Е. В. Новичонок[1], И. Н. Софронова[1], А. М. Крышень[1]

[1] *Институт леса КарНЦ РАН ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910, Россия*

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

Поступила в редакцию 24.06.2022 г.
После доработки 15.08.2022 г.
Принята к публикации 16.08.2022 г.

В работе представлены результаты лабораторного эксперимента по влиянию различных видов ксилолитического субстрата на прорастание семян и начальные стадии развития *Picea abies*. Экспериментальные субстраты включали коррозионный и деструктивный типы гнилей ели, березы и осины. Проведен анализ биомассы тканей растения, архитектуры и площади поверхности корневой системы сеянцев в период формирования семядольной хвои (4 нед), настоящей хвои (8 недель) и начала микоризообразования (18 нед). Ксилолитический субстрат предполагает потенциально лучшие условия содержания и доступности минерального питания, по сравнению с почвой среднетаежного ельника. Тип деструкции практически не оказал влияния на развитие растений, в отличие от видовой принадлежности древесного детрита. Более успешными признаками развития (раннее начало и более высокая активность микоризации, высокие значения общей биомассы и биомассы настоящей хвои) характеризовались сеянцы, выращенные на субстратах, для которых отмечалось активное поглощение азота и фосфора в первые недели после посева (контроль и осина с деструктивным типом гнили).

Ключевые слова: Picea abies, ксилолитический субстрат, древесный детрит, микориза

DOI: 10.31857/S0006813622100040

Естественная динамика таежных ельников определяется количеством и качеством подроста лесообразующих пород. Важность мертвой древесины для успешного возобновления *Picea abies* и других пород отмечалась многими авторами (Kravchinskiy, 1912; Chumin, 1965; Dyrenkov, 1984; Ježek, 2004; Bače et al., 2012; Červenka et al., 2014). Несмотря на то что общая площадь микроместообитаний, созданных валежными стволами и пнями в лесном сообществе, невелика, в совокупности она формирует необходимые условия для прорастания и роста сеянцев *P. abies* (Čížková et al., 2011; Efimenko et al., 2019). Преимущества этих естественных микроместообитаний заключаются в более высокой аэрации, стабильном и благоприятном водном и температурном режимах, большей доступности элементов минерального питания (Pegov, 1992), а также отсутствии угнетения со стороны растений напочвенного покрова и отсутствии корневой конкуренции со стороны древесного яруса (Dyrenkov, 1988). Интенсивность заселения валежа всходами *P. abies* различна на разных стадиях гниения стволов и зависит также от их диаметра, контакта с землей, видов грибов, разлагающих древесину, и покрытия окружающими растениями (Bače et al., 2012).

Процесс деструкции древесного субстрата многоэтапен, сложен и определяется ксилобиоценозом (Krivosheina et al., 1982). В зависимости от воздействия ксилотрофных грибов на химический состав древесного субстрата выделяют коррозионный и деструктивный типы гнили. И даже внутри одной категории характер разрушения во многом зависит от состава ксилотрофного сообщества (Kazartcev et al., 2014). При деструкции валежа основных лесообразующих пород происходит потеря углерода и увеличение концентрации азота в коре и древесине на протяжении всего периода его существования. Важную роль в динамике питательных веществ в разлагающейся древесине играют деятельность ксилофильных организмов, азотфиксирующих бактерий и перенос грибами питательных веществ из окружающего субстрата (Boddy et al., 1995; Romashkin, 2021).

P. abies является облигатно микотрофной породой, т.е. на всех стадиях развития активно ассоциируется с эктомикоризными грибами (ЭМГ), что позволяет ей более эффективно поглощать питательные вещества из почвы (Shubin, 1957; Brunner et al., 2001). Симбиотические взаимодействия способствуют процессу фотосинтеза и росту растений (Clark et al., 2000). Помимо симбиоза

с ЭМГ получению питательных веществ из субстрата способствует изменение структурных и функциональных характеристик корневой системы (Comas et al., 2004, 2009). Несмотря на большое количество работ, посвященных естественному восстановлению *P. abies* на древесном субстрате, остается неясным, влияет ли видоспецифичность валежных бревен на развитие сеянцев, и является ли этот субстрат более выигрышным в долгосрочной перспективе. Ранее было отмечено, что у ювенильных особей хвойных, произрастающих на древесном детрите, микоризообразование протекает иначе (по сравнению с почвой), а также отмечена зависимость степени развития грибного компонента симбиоза от типа микогенной деструкции валежа (Veselkin, 2000).

Целью работы было изучение особенностей раннего развития *P. abies* (L.) H. Karst. (от момента прорастания до начала микоризообразования) на ксилолитическом субстрате в условиях лабораторного эксперимента.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Лабораторный эксперимент по выращиванию *P. abies* включал следующие варианты ксилолитического субстрата: ель с коррозионным (ЕК) и деструктивным (ЕД) типами гнили, береза с коррозионным типом (БК), осина с коррозионным (ОК) и деструктивным (ОД) типами гнили. В качестве контрольного субстрата (К) использовался иллювиально-железистый горизонт (Bf) подзола иллювиально-железистого. Сеянцы, выращенные на указанных экспериментальных субстратах, далее в тексте обсуждаются в формулировках “сеянцы субстратов К, ЕК, ЕД, БК, ОК, ОД” или “сеянцы К, ЕК, ЕД, БК, ОК, ОД”. Под ксилолитическим мы понимаем субстрат, образованный в результате многоэтапной биогенной ферментативной трансформации древесины, осуществляемой ксилобиоценозом в естественных условиях, в результате которой изменяются исходная структура и химический состав субстрата.

Древесные субстраты отбирали в лесу от валежных стволов 3–5 классов разложения, очищали от мусора, сушили при комнатной температуре и измельчали блендером до порошкообразного состояния. После измельчения субстратов их смешивали с вермикулитом в пропорции 1: 1 по объему. Для посева использовали семена *P. abies* местного сбора I класса качества. Подготовка семян к посеву включала в себя сначала дезинфекцию в 0.5%-ном растворе марганцовокислого калия, а затем замачивание в воде в течение суток. Сеянцы выращивали в кассетах, предназначенных для выращивания сеянцев с закрытой корневой системой Plantek 81F с объемом ячейки 85 см^3, на стеллаже с искусственным освещением люминесцентными лампами L 36W/640. Фотопериод был равен 20 ч, что близко к продолжительности фотопериода в течение июля на территории Республики Карелия. Полив проводился вручную ежедневно отмеренным количеством воды.

Извлечение сеянцев из субстрата без нарушения корневых окончаний проводили при полном формировании семядольной хвои (4 нед), настоящей хвои (8 нед) и сформированной, визуально определяемой, микоризы на корнях (18 нед). Всего было отобрано и проанализировано 1053, 162 и 313 сеянцев соответственно. Растения разделяли на корень, стебель, семядольную и настоящую хвою, высушивали при температуре 70°C, после чего определяли их массу.

Корневые системы сеянцев промывали проточной водой, затем целиком фиксировали в смеси этилового спирта, глицерина и дистиллированной воды, взятых в пропорциях 1 : 1 : 1. От каждого варианта опыта для 4-недельных сеянцев было проанализировано от 27 до 44 образцов корневых систем (всего 202 шт.), для 8-недельных сеянцев – по 5 образцов (всего 30 шт.), для 18-недельных сеянцев – 11–14 образцов (всего 74 шт.).

Для корневых систем 4 и 8-недельных сеянцев отмечали длину главного корня, наличие/количество и длину латеральных корней, их порядок ветвления. Корневую систему 18-недельных сеянцев разделяли на фракции: главный корень, латеральные ветвящиеся и неветвящиеся боковые корни 1 и 2 порядков, корни 3 порядка. Вручную измеряли их длину и количество, рассчитывали процентное соотношение. Коэффициент ветвления (Кв) рассчитывали как отношение суммарной длины латерального ветвящегося корня первого порядка и всех ответвлений к его длине без ответвлений.

Для изучения характера питания корни разделяли на две группы: 1) корни, которые впоследствии будут преобразованы в транспортные (главный корень, латеральные ветвящиеся и неветвящиеся боковые корни первого порядка, ветвящиеся корни второго порядка); 2) корни, потенциально микоризованные (детерминированные корни второго и третьего порядков).

Для изучения процесса микоризообразования из второй группы учитывали корни длиной не менее 2 мм и не более 8 мм. Выбранный диапазон длины позволяет исключить корни, которые нельзя отнести к потенциально микоризованным. Слишком короткие корни (менее 2 мм) сложно качественно анатомировать и на этом этапе развития сложно предсказать их дальнейшую специализацию – будут ли они микоризованы или будут трансформированы в проводящие. Корни, длиной более 8 мм, имеют корневые волоски и, вероятно, будут ветвиться на следующие порядки. Полученные значения площади поверх-

ности корней, не вошедших в указанный диапазон длины, были суммированы с общей площадью корней первой группы. Для изучения морфолого-анатомических параметров потенциально микоризованных корней готовили их поперечные срезы и исследовали под микроскопом (LeicaDM 1000, Германия). От каждого варианта опыта проанализировано не менее 100 корней (10–15 от каждого сеянца), каждый из которых представлен 3–5 срезами. Всего просмотрено 750 корней (2700 срезов). Среди просмотренных корней отмечены эктомикоризы (ЭМ), эктэндомикоризы (ЭЭМ) и детерминированные корни, имеющие корневые волоски. Критерием разделения ЭМ и ЭЭМ на поперечном срезе считали наличие сформированной мицелиальной мантии. Для ЭЭМ характерно отсутствие четко оформленного грибного чехла (гифы только оплетают корень). На каждом срезе измеряли диаметр корневого окончания, отмечали наличие корневых волосков, наличие микоризной инфекции, при наличии грибного чехла – его толщину. На основе полученных данных рассчитывали плотность (шт./см корней первой группы), активность микоризации (процент ЭМ и ЭЭМ корней среди всех потенциально микоризованных корней). Определяли площадь поверхности – интегрирующий длину и толщину показатель, численно характеризующий поверхность соприкосновения с субстратом, отражающий площадь питания (без учета корневых волосков и отходящих грибных гифов). Для расчета использовали формулу боковой поверхности цилиндра. Среднее значение радиуса каждой фракции корней одного образца получено не менее 10 последовательными измерениями по длине (бинокулярный стереомикроскоп ADFS645), среднее значение радиуса каждой фракции корней одного варианта опыта – не менее 100 измерениями.

Химический анализ. Перед посадкой и при каждом отборе сеянцев ели в субстратах определяли содержание основных биогенных элементов и их подвижных форм. Определение pH раствора проводили потенциометрическим методом (pH-метр Hanna, Германия). Общую концентрацию фосфора ($P_{общ}$) определяли сжиганием в муфеле со спектрофотометрическим окончанием (Спектрофотометр СФ-2000, Россия). Содержание подвижных форм фосфора ($P_{подв}$) и калия ($K_{подв}$) определяли вытяжкой по Кирсанову со спектрофотометрическим окончанием (для фосфора) (Спектрофотометр СФ-2000, Россия) и атомно-эмиссионным окончанием (для калия) (Атомно-абсорбционный спектрофотометр АА-7000, Shimadzu, Япония). Содержание нитратного азота (N_{NO_3}) определяли потенциометрическим методом (Потенциометр Анион 4100, Россия). Общую концентрацию углерода (С) и азота ($N_{общ}$) определяли на CHN-анализаторе (2400 SeriesII CHNS/OElemental Analyzer, Perkin Elmer, США). Азот легкогидролизуемых соединений (N гидролиз.) по Тюрину и Кононовой определяли сжиганием сернокислой вытяжки по Къельдалю со спектрофотометрическим окончанием (Спектрофотометр СФ-2000, Россия).

Статистическая обработка результатов была проведена с использованием пакета “STATISTICA 10”. Влияние каждого типа ксилолитического субстрата на параметры сеянцев *P. abies* анализировали с использованием непараметрического анализа Краскела–Уоллиса с последующим попарным сравнением критерием Данна. Статистически значимыми считали различия при $p < 0.05$.

Исследования выполнены на научном оборудовании аналитической лаборатории Института леса (Центр коллективного пользования Карельского научного центра РАН).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика субстрата. Реакция водного раствора всех субстратов до посева *P. abies* была слабокислая (табл. 1). Содержание элементов минерального питания в субстрате К практически не отличалось от их содержания в ксилолитических субстратах, за исключением ОД. Содержание $N_{общ}$ и $P_{общ}$ в субстратах (кроме ОД) значительно ниже по сравнению со средним содержанием их в верхнем 20 см слое подзола иллювиально-железистого типичных среднетаежных ельников и находится в диапазоне варьирования их содержания в крупных древесных остатках (Romashkin, 2021). Содержание $K_{подв}$ в ксилолитических субстратах значительно превосходит содержание его в почвенном слое (табл. 1). Все экспериментальные субстраты отличаются содержанием высокой доли доступных для растения форм азота и фосфора ($N_{гидролиз.}$ и $P_{подв}$). Самое высокое содержание $P_{подв.}$ отмечено на субстрате ОД, а содержание доли доступного для растений азота ($N_{гидролиз.} + N_{NO_3}$) – в К субстрате и субстратах осины (ОД и ОК).

Проследив изменение содержания элементов в экспериментальных субстратах в ряду 0 (перед посадкой) – 4 нед – 8 нед – 18 нед, можно говорить о том, что для субстратов К и ОД отмечены одинаковые тенденции уменьшения содержания элементов в первые 4 нед после посева (рис. 1). В субстрате К на протяжении всего эксперимента отмечалось постоянное увеличение доли подвижных форм N и P от их валового содержания. На протяжении первых 4 нед от момента посева происходит резкое снижение содержания $N_{общ}$, $N_{гидролиз.}$ и N_{NO_3}. Потери составляют 84, 66 и 99%

Таблица 1. Содержание биогенных элементов и кислотность почвенного раствора в экспериментальных субстратах перед посевом ели и в корнеобитаемом слое почв типичных ельников Карелии
Table 1. Content of biogenic elements and acidity of soil solution in experimental substrates prior to spruce sowing and in the root layer of soils in typical spruce forests of Karelia

	pH_{H_2O}	C, %	$P_{общ}$, %	Доля (%) $P_{подв}$ от $P_{общ}$	$N_{общ}$, %	Доля (%) $N_{гидролиз}$ от $N_{общ}$	Доля (%) N_{NO_3} от $N_{общ}$	$K_{подв}$, мг/кг
Экспериментальные субстраты/Experimental substrates								
К	4.5	42.2	0.05	10.4	0.2	9.3	12.0	4967
ЕК	4.7	30.5	0.03	6.9	0.3	5.4	0.3	2375
ЕД	4.0	34.6	0.02	9.5	0.3	2.8	0.4	2144
БК	5.3	45.2	0.01	28.6	0.2	8.0	0.6	3715
ОК	4.4	40.8	0.04	25.6	0.4	9.6	0.7	1735
ОД	5.3	40.9	0.32	84.1	1.2	3.5	7.7	11752
Корнеобитаемый слой (20 см) почвы среднетаежного ельника (“Кивач”, РК)* Root layer of soils in typical spruce forests (“Kivach”, RK)*								
	3.9	20.9	0.5	0.02	0.6	0.05	0.0004	4.1

Примечание. C, $P_{общ}$ и $N_{общ}$ – общая концентрация углерода, фосфора и азота (соответственно), $P_{подв}$ и $K_{подв}$ – подвижные формы фосфора и калия, N_{NO_3} и $N_{гидролиз}$ – нитратный азот и азот легкогидролизуемых соединений; * – содержание C, $P_{общ}$, доля $P_{подв}$ от $P_{общ}$, $K_{подв}$ указано для ельника черничного влажного (Fedorets et al., 2015); содержание $N_{общ}$, доли $N_{гидролиз}$, от $N_{общ}$, доли N_{NO_3} от $N_{общ}$ указано для ельника чернично-разнотравного (140 лет) и ельника кисличного (160 лет) (Moshkina, 2009). Здесь и в табл. 2, рис. 1 и 2: К – контроль; ЕК и ЕД – ель, коррозионный и деструктивный типы гнили; БК – береза, коррозионный тип; ОК и ОД – осина, коррозионный и деструктивный типы гнили.
Note. C, $P_{общ}$ and $N_{общ}$ – total concentrations of carbon, phosphorus, and nitrogen, respectively, $P_{подв}$ and $K_{подв}$ – labile forms of phosphorus and potassium, N_{NO_3} and $N_{гидролиз}$ – nitrate nitrogen and nitrogen in readily hydrolysable compounds; * – content of C, $P_{общ}$, share of $P_{подв}$ in $P_{общ}$, $K_{подв}$ are given for a moist bilberry spruce forest (Fedorets et al., 2015); content of $N_{общ}$, share of $N_{гидролиз}$ in $N_{общ}$, share of N_{NO_3} in $N_{общ}$ are given for a bilberry-forb spruce forest (140 years old) and a wood sorrel spruce forest (160 years old) (Moshkina, 2009). Here and in Table 2, Figs. 1 and 2: K – control; EK and ЕД – spruce, corrosive and destructive rot types; БК – birch, corrosive type; OK and ОД – aspen, corrosive and destructive rot types.

от исходных содержаний соответственно. Потеря $P_{общ}$ составляет 56% от исходного в субстрате.

В субстрате ОД также отмечено резкое уменьшение содержания элементов в первые 4 нед после начала наблюдений. В этот период происходит потеря 75% исходного содержания $N_{общ}$. Доступные для растения формы N на протяжении всего эксперимента ведут себя по-разному. Содержание N_{NO_3} резко уменьшается в первые 4 нед после посева (96% исходного содержания) и затем существенно не изменяется до конца эксперимента. Содержание $N_{гидролиз.}$ увеличивается в ряду 0–4–8 нед и снижается к концу опыта. Кроме того, в субстрате до посева *P. abies* при самом высоком (среди остальных экспериментальных субстратов) содержании $P_{общ}$ отмечается высокая доля его свободной формы (84%), доступной для поглощения растением после начала роста. В первый месяц происходит потеря 91% исходного содержания $P_{общ}$. Таким образом, субстрат отличается высоким содержанием валовых и подвижных форм N и P, а также возможностью их поглощения растением в самый ранний период развития сеянцев.

Для остальных ксилолитических субстратов (ЕК, ЕД, БК, ОК) отмечаются флуктуирующие значения содержания $N_{общ}$ и $P_{общ}$; значительных снижений содержания на протяжении эксперимента не отмечено. Для минеральной формы азота в ряду 0–4–8 нед отмечается увеличение содержания (по сравнению с исходным). Снижение происходит в период начала микоризообразования (8–18 нед).

Корневые системы. У сеянцев *P. abies* на всех этапах проведения эксперимента четко определялись главный корень и отходящие от него латеральные корни. У корневых систем 4-недельных растений на главном корне определялись латеральные корни первого порядка меньше 2 мм. Самая большая длина главного корня была отмечена у сеянцев, на субстратах К и ОД (табл. 2), самые малые – на субстратах ели (ЕК и ЕД). На субстрате К отмечено самое большое число латеральных корней.

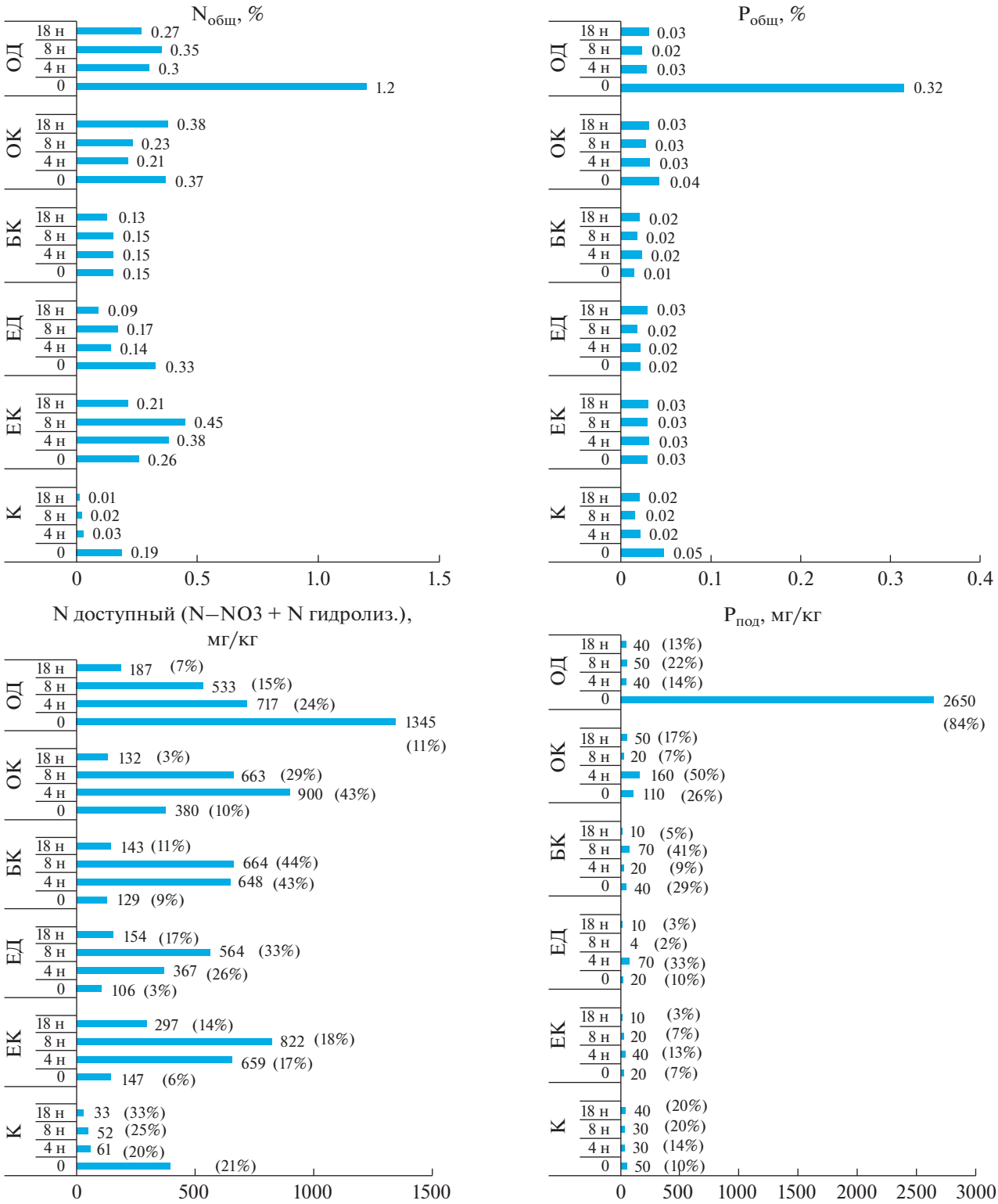

Рис. 1. Изменение содержания азота и фосфора в экспериментальных субстратах на протяжении всего эксперимента (0 (перед посадкой), 4, 8 и 18 нед от момента посева ели). Рядом со столбцами указаны абсолютные значения содержания биогенных элементов, в скобках – доля подвижных форм азота и фосфора от их общего содержания. $P_{общ}$ и $N_{общ}$ – общая концентрация фосфора и азота, N доступный (N–NO3 + N гидролиз.) – доступные для растения формы азота, $P_{под}$ – подвижная форма калия.

Fig. 1. Changes in nitrogen and phosphorus content in experimental substrates in the course of the experiment (0 (prior to sowing), 4, 8, and 18 weeks after sowing of spruce seeds). The figures along bars: absolute values of nutrient content, figures in brackets: the shares of labile nitrogen and phosphorus in the total content of the elements. $P_{общ}$ и $N_{общ}$ – total phosphorus and total nitrogen concentrations, N доступный (N–NO3+N hydrol.) – nitrogen forms available to plants, $P_{под}$ – labile potassium, mg/kg.

У 8-недельных сеянцев отмечено ветвление латеральных корней до второго порядка. Субстрат К характеризуется наибольшими значениями общей длины корней и числом латеральных корней. В среднем, около 40% латеральных корней первого порядка ветвятся на следующий порядок, что увеличивает их длину, по сравнению с длиной, отмеченной в 4 нед, в 1.3 раза (Кв, табл. 2) для всех субстратов, кроме ОК. На этом субстрате существенного увеличения длины корня за счет ветвления не происходит.

У 18-недельных сеянцев отмечено ветвление латеральных корней до третьего порядка. Наряду с этим продолжаются рост новых латеральных корней первого порядка (6–12 шт.) и интенсивный рост латеральных корней второго порядка (92–189 шт.). Самые высокие показатели роста корней отмечены для сеянцев, произрастающих на субстрате К. На этом этапе развития из всего количества латеральных корней первого порядка ветвится около 50%, второго порядка 4–5%, что увеличивает общую длину корня, по сравнению с 8-недельными корнями, в среднем в 2.4 раза. Все просмотренные поперечные срезы детерминированных корней второго и третьего порядков имели признаки мицелиальной инфекции. Всего отмечено три типа таких корней: корни, имеющие корневые волоски, ЭЭМ и ЭМ. ЭМ имеют признаки эндотрофности: наличие сети Гартига, распространяющейся до центрального цилиндра, проникновение гифов гриба в центральный цилиндр, присутствие многочисленных везикул с мицелием в клетках корня и центрального цилиндра.

Самые высокие доли микоризованных корней (ЭМ + ЭЭМ) отмечены для сеянцев, выращенных на субстратах К и ОД. Процент ЭМ среди всего количества детерминированных корней второго и третьего порядков составил 19 и 40% соответственно. Для корней сеянцев остальных вариантов не было отмечено сформированных ЭМ. Так, доля микоризованных корней у сеянцев, выращенных на К субстрате, составляет 89%, у сеянцев, выращенных на ОД – 72%. Для сеянцев, выращенных на остальных субстратах, этот показатель колеблется в пределах всего 2–6%, а подавляющее большинство корней имеет корневые волоски.

Самые малые абсолютные значения размера корневой системы отмечены у сеянцев *P. abies*, выращенных на субстрате с деструктивным типом гнили. Сеянцы, выращенные на остальных ксилолитических субстратах, по указанным параметрам не отличаются. В целом растения, выращенные на К и ОД субстратах, характеризуются наибольшими значениями микоризованных корней по сравнению с остальными субстратами.

По тенденции изменения *общей площади поверхности корневой системы* на протяжении первых 4 нед эксперимента сеянцы, выращенные на разных субстратах, можно разделить на три группы: на субстратах К и ОД отмечались максимальные значения этого показателя, на субстратах лиственных пород (БК, ОК) – средние значения, на субстратах ели (ЕК и ЕД) – минимальные значения (табл. 2). С течением времени различия по этому признаку у сеянцев, выращенных на ксилолитических субстратах, постепенно сглаживаются. У 8-недельных сеянцев минимальное значение этого показателя сохраняется только для субстрата ЕД. На этапе завершения опыта 18-недельные сеянцы, выращенные на субстрате К, четко обособляются от сеянцев ксилолитических субстратов.

У 18-недельных сеянцев *P. abies*, выращенных на разных опытных субстратах, отмечены различия в соотношении площадей корней микоризованных и имеющих корневые волоски. Площадь поверхности микоризованных корней и ее доля в общей площади корневой системы у сеянцев *P. abies*, выращенных на субстратах К и ОД, существенно выше (2.5 и 1.7 $см^2$ и 19 и 14% соответственно) по сравнению с остальными субстратами (среднее значение 0.1 $см^2$ и 1–4%).

Биомасса сеянцев. Различия в содержании доступных для сеянцев форм биогенных элементов, а также различия в развитии корневой системы оказали влияние на биомассу сеянцев. Отличия проявились уже через 4 нед после посева семян (рис. 2). Для сеянцев, растущих на субстрате ЕД, были отмечены самые низкие значения биомассы в течение всего периода эксперимента. В конце эксперимента низкие значения биомассы были отмечены для сеянцев, растущих и на субстрате ЕК. Для сеянцев, выращенных на этих субстратах, были отмечены самые малые абсолютные значения размера корневой системы (биомассы, длины, площади) (табл. 2). Значения биомассы сеянцев, растущих на субстрате К, были одними из самых высоких в 4 и 8 нед, а в конце эксперимента (18 нед) – самыми высокими.

ОБСУЖДЕНИЕ

В целом особенностями развития ели на ксилолитическом субстрате являются меньшая интенсивность развития корневой системы и меньшие значения биомассы растения, по сравнению с контролем. Влияние типа деструкции валежного ствола на развитие сеянцев *P. abies* практически не проявляется. Видовая принадлежность древесного детрита оказала гораздо большее влияние (по сравнению с типом деструкции валежного ствола) на развитие сеянцев *P. abies* на начальных стадиях. На протяжении всего периода

Таблица 2. Средние значения (± стандартная ошибка среднего) параметров корневых систем у 4-, 8- и 18-недельных сеянцев ели
Table 2. Mean values (± standard error of the mean) of root system parameters in 4-, 8-, and 18-week-old spruce seedlings

		Экспериментальные субстраты/Experimental substrates					
		К	ЕК	ЕД	БК	ОК	ОД
4-недельные сеянцы/4-week-old seedlings							
L, см/L, cm		7.0 ± 0.2^{а}	3.0 ± 0.2^{в}	2.0 ± 0.1^{в}	5.0 ± 0.2^{б}	4.0 ± 0.2^{б}	6.0 ± 0.2^{а}
$\sum n$, шт./$\sum n$, pcs.		5.0 ± 0.4^{а}	2.0 ± 0.2^{б}	1.0 ± 0.2^{б}	2.0 ± 0.2^{б}	2.0 ± 0.2^{б}	2.0 ± 0.2^{б}
S, $см^2$/S, cm^2	гк	0.70 ± 0.03^{а}	0.35 ± 0.02^{б}	0.29 ± 0.01^{б}	0.59 ± 0.03^{в}	0.55 ± 0.02^{в}	0.69 ± 0.03^{а}
	бк	0.072 ± 0.007^{а}	0.022 ± 0.003^{б}	0.023 ± 0.004^{б}	0.028 ± 0.004^{б}	0.022 ± 0.003^{б}	0.033 ± 0.004^{б}
	общ	0.77 ± 0.03^{а}	0.37 ± 0.02^{б}	0.32 ± 0.02^{б}	0.62 ± 0.03^{в}	0.57 ± 0.03^{в}	0.72 ± 0.03^{а}
8-недельные сеянцы/8-week-old seedlings							
L, см/L, cm		32.0 ± 5.6^{а}	24.0 ± 2.7^{аб}	14.0 ± 1.5^{б}	25.0 ± 2.6^{аб}	22.0 ± 2.2^{аб}	29.0 ± 2.6^{а}
Кв		1.2 ± 0.08^{а}	1.3 ± 0.08^{а}	1.4 ± 0.06^{а}	1.3 ± 0.08^{а}	1.0 ± 0.05^{а}	1.3 ± 0.1^{а}
Латеральные корни 1 порядка Lateral roots of the 1st order	$\sum n$, шт./$\sum n$, pcs.	23.0 ± 2.7^{а}	17.0 ± 1.3^{аб}	11.0 ± 1.3^{б}	13.0 ± 1.7^{аб}	18.0 ± 2.3^{аб}	19.0 ± 3.2^{аб}
	$\sum l$, см/$\sum l$, cm	21.0 ± 4.3^{а}	14.0 ± 2.1^{аб}	7.0 ± 1.1^{б}	15.0 ± 1.7^{аб}	13.0 ± 2.0^{аб}	18.0 ± 2.1^{а}
Латеральные корни 2 порядка Lateral roots of the 2nd order	$\sum n$, шт./$\sum n$, pcs.	40.0 ± 11.4^{а}	25.0 ± 5^{а}	9.0 ± 3.4^{а}	33.0 ± 9.1^{а}	19.0 ± 5.0^{а}	40.0 ± 8.7^{а}
	$\sum l$, см/$\sum l$, cm	4.0 ± 1.1^{а}	3.0 ± 0.7^{а}	1.0 ± 0.3^{а}	4.0 ± 1.0^{а}	2.0 ± 0.6^{а}	4.0 ± 1.0^{а}
S, $см^2$/S, cm^2	гк	1.0 ± 0.05^{а}	0.91 ± 0.03^{а}	0.92 ± 0.09^{а}	1.2 ± 0.06^{а}	1.0 ± 0.09^{а}	1.0 ± 0.1^{а}
	бк	2.1 ± 0.4^{а}	1.5 ± 0.2^{а}	0.7 ± 0.1^{а}	1.6 ± 0.2^{а}	1.4 ± 0.3^{а}	1.8 ± 0.2^{а}
	общ.	3.1 ± 0.5^{а}	2.4 ± 0.2^{а}	1.6 ± 0.2^{а}	2.7 ± 0.2^{а}	2.4 ± 0.2^{а}	2.8 ± 0.2^{а}
18-недельные сеянцы/18-week-old seedlings							
L, см/L, cm		130.0 ± 5.2^{а}	87.0 ± 6.4^{б}	69.0 ± 5.6^{б}	86.0 ± 4.4^{б}	85.0 ± 55.8^{б}	90.0 ± 8.2^{б}
Кв		2.4 ± 0.08^{аб}	2.4 ± 0.08^{аб}	2.3 ± 0.08^{аб}	2.1 ± 0.08^{а}	2.7 ± 0.1^{б}	2.2 ± 0.09^{аб}

Таблица 2. Окончание

		Экспериментальные субстраты/Experimental substrates					
		К	ЕК	ЕД	БК	ОК	ОД
Латеральные корни 1 порядка Lateral roots of the 1st order	$\sum n$, шт./$\sum n$, pcs.	35.0 ± 2^{а}	23.0 ± 3^{б}	21.0 ± 2^{б}	24.0 ± 2^{аб}	25.0 ± 2^{аб}	31.0 ± 3^{аб}
	$\sum l$, см/$\sum l$, cm	57.0 ± 2.7^{а}	38.0 ± 3.2^{б}	31.0 ± 2.4^{б}	42.0 ± 2.3^{аб}	36.0 ± 2.0^{б}	43.0 ± 3.9^{аб}
Латеральные корни 2 порядка Lateral roots of the 2nd order	$\sum n$, шт./$\sum n$, pcs.	229.0 ± 16^{а}	153.0 ± 15^{аб}	101.0 ± 12^{б}	141.0 ± 8^{б}	130.0 ± 10^{б}	155.0 ± 19^{аб}
	$\sum l$, см/$\sum l$, cm	61.0 ± 3^{а}	41.0 ± 3^{б}	29.0 ± 3^{б}	37.0 ± 2^{б}	40.0 ± 4^{б}	36.0 ± 4^{б}
	Mr, %	95.1 ± 1.3	98.3 ± 2.6	94.0 ± 4.1	98.3 ± 1.0	96.1 ± 1.6	97.2 ± 3.5
Латеральные корни 3 порядка Lateral roots of the 3rd order	$\sum n$, шт./$\sum n$, pcs.	34.0 ± 7^{а}	12.0 ± 4^{аб}	14.0 ± 3^{аб}	8.0 ± 3^{б}	27.0 ± 8^{аб}	14.0 ± 4^{аб}
	$\sum l$, см/$\sum l$, cm	4.0 ± 1.0^{а}	2.0 ± 0.6^{аб}	2.0 ± 0.6^{аб}	1.0 ± 0.4^{б}	3.0 ± 1.0^{аб}	2.0 ± 1.0^{аб}
	Mr, %	10.0 ± 2.3	11.0 ± 2.1	9.0 ± 1.2	6.0 ± 1.3	8.0 ± 1.2	17.0 ± 3.3
Mr	ρ, шт./1 см/ρ, pcs./1 cm	1.8 ± 0.1^{а}	1.9 ± 0.1^{а}	1.5 ± 0.1^{а}	$1.8.0 \pm 0.1^{а}$	1.6 ± 0.1^{а}	1.8 ± 0.1^{а}
	А дк(в), %	11.0 ± 1.0	94.0 ± 0.6	95.0 ± 0.6	$98.0 \pm .0.8$	98.0 ± 1.0	28.0 ± 1.6
	Аээм, %	70.0 ± 0.9	6.0 ± 1.3	5.0 ± 1.0	2.0 ± 0.4	2.0 ± 0.4	32.0 ± 1.4
	Аэм, %	19.0 ± 2.1	0	0	0	0	40.0 ± 2.6
S, $см^2$ / S, cm^2	гк	1.2 ± 0.05^{а}	0.9 ± 0.08^{а}	1.0 ± 0.07^{а}	1.1 ± 0.05^{а}	1.0 ± 0.04^{а}	1.1 ± 0.06^{а}
	бк	8.2 ± 0.03^{а}	5.9 ± 0.04^{б}	4.9 ± 0.01^{в}	6.2 ± 0.05^{б}	6.5 ± 0.03^{б}	5.3 ± 0.03^{в}
	Mr	2.2 ± 0.01^{а}	0.3 ± 0.003^{б}	0.1 ± 0.005^{б}	0.1 ± 0.002^{б}	0.1 ± 0.005^{б}	1.1 ± 0.01^{в}
	общ	12.0 ± 0.4^{а}	7.4 ± 0.5^{б}	5.9 ± 0.5^{в}	7.6 ± 0.4^{б}	7.6 ± 0.4^{б}	7.5 ± 0.6^{б}

Примечание. гк – Главный корень; бк – боковые корни; общ – общее; L – общая длина корней (включая главный корень), Кв – коэффициент ветвления; $\sum n$ – общее количество латеральных корней, $\sum l$ – суммарная длина латеральных корней, Mr – потенциально микоризованные детерминированные корни, Mr, % – доля потенциально микоризованных корней, ρ, шт./1 см – плотность потенциально микоризованных корней на 1 см проводящего корня, А дк(в), % – доля детерминированных корней с корневыми волосками, Аээм, % – доля ЭЭМ корней, Аэм, % – доля ЭМ корней среди потенциально микоризованных корней; разные буквы в одном ряду обозначают статистически значимые различия ($p \le 0.05$) между субстратами.

Note. гк – Main root; бк – lateral roots; общ – total; L – total length of roots (including tap root), Кв – branching coefficient; $\sum n$ – total number of lateral roots, $\sum l$ – total length of lateral roots, Mr – potentially mycorrhiza-colonized root tips, Mr, % – share of potentially mycorrhiza-colonized root tips, ρ, pcs/1 cm – density of potentially mycorrhiza-colonized root tips per 1 cm of conducting roots, А дк(в), % – share of roots tips with root hairs, Аэм, % – share of EM roots among potentially mycorrhiza-colonized root tips, Аээм, % – share of EEM roots; different letters in the same row denote statistically significant differences ($p \le 0.05$) between substrates.

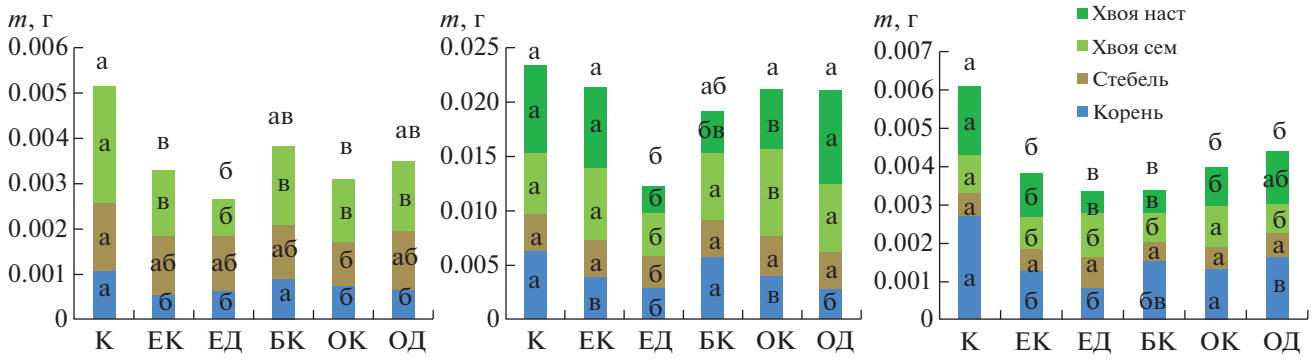

Рис. 2. Средние значения общей биомассы и массы отдельных тканей растения у 4-, 8- и 18-недельных сеянцев ели, выращенных на экспериментальных субстратах. Разные буквы (а, б, в, г) обозначают статистически значимые различия ($p \le 0.05$) между субстратами: вверху столбцов – общая биомасса, внутри столбцов – биомасса отдельных фракций.

Fig. 2. Mean values of total biomass and the mass of individual plant tissues in 4-, 8-, and 18-week-old spruce seedlings reared on the experimental substrates. Different letters (а, б, в, г) denote statistically significant differences ($p \le 0.05$) between substrates: above bars – total biomass, inside bars – biomass of individual fractions.

наблюдений у сеянцев, выращенных на ксилолитическом субстрате ели с деструктивным типом гнили, были отмечены минимальные среди исследованных субстратов показатели развития (значения параметров корневой системы и биомассы).

Развитие корневых систем и на контрольном, и на ксилолитических субстратах происходило однотипно. На разных сроках проведения эксперимента у корневых систем сеянцев *P. abies* всех наблюдаемых субстратов отмечались одни и те же этапы развития латеральных корней. В целом корневые системы на ксилолитическом субстрате характеризуются меньшими по сравнению с контрольным абсолютными размерами и интенсивностью образования латеральных корней. Различия могут быть связаны с более благоприятными физическими характеристиками контрольного субстрата для развития корней, в частности, с меньшей плотностью песчаного субстрата по сравнению с ксилолитическими (Watson et al., 2006; Bejarano et al., 2010).

Основные различия в величине общей площади поверхности корней на самом раннем этапе развития (4 нед) обусловлены интенсивностью развития главного корня. В последующем с развитием настоящей хвои (8 нед) и началом микоризообразования (18 нед) различия определяются интенсивностью развития латеральных корней и активностью процесса микоризообразования. У 4- и 8-недельных сеянцев ели вся площадь поверхности корневой системы сформирована корнями, имеющими корневые волоски. Корневое питание сеянцев на этих этапах обеспечивается механизмами пассивного тока воды с растворенными минеральными солями (осмос) через корневые волоски и активного транспорта ионов с участием переносчиков и ионного насоса. Процесс микоризообразования начинается в период 8–18 нед от момента посева *P. abies* и характеризуется неоднородностью трансформации детерминированных корней второго и третьего порядков, имеющих корневые волоски, в ЭЭМ и ЭМ структуру у сеянцев опытных субстратов. Предполагается, что ЭЭМ является переходной формой (возрастной и/или функциональной) ЭМ (Voronina, 2007; Adamovich, 2019). ЭЭМ демонстрируют признаки как эктотрофных, так и эндотрофных микоризных грибов (Adeoyo, 2021). Различия в активности микоризации могут быть связаны с разным составом ЭМГ в субстрате. Ранее было показано (Tedersoo et al., 2008), что тип гниения определяет состав грибкового сообщества ЭМ в валежной древесине, что обусловлено экологическими особенностями ЭМГ и конкурентными отношениями. При этом в природных условиях в нетронутой лесной подстилке число видов ЭМГ выше по сравнению с их числом в деструктивном и коррозионном типах гнилей древесины. Степень разветвленности и плотность микоризованных корней являются ключевыми признаками, влияющими на скорость поглощения ресурсов и функционирование растения (Liese et al., 2017). Решающее значение для поглощения почвенных ресурсов имеют характеристики тонких корней (биомасса, морфолого-анатомические особенности, предрасположенность к эктомикоризному симбиозу и ассоциациям с ризосферными бактериальными сообществами) (Ostonen et al., 2017). Поэтому раннее начало и более высокая активность микоризации у сеянцев создают основу для более успешного дальнейшего развития. У 18-недельных сеянцев начинаются процесс микоризации корней и переход на питание с участием сим-

биотических ЭМГ. ЭМГ продуцируют карбоксилаты и внеклеточные ферменты, которые обеспечивают трансформацию минеральных комплексов и сложных органических соединений (Wen, 2022), в связи с чем увеличивается доступность биогенных элементов для растений. Кроме того, увеличивается площадь поверхности корней и, следовательно, поглощение питательных веществ и воды. Нами были отмечены самые высокие показатели активности микоризации и площади поверхности микоризованных корней у сеянцев субстратов К и ОД. Поскольку по валовому химическому составу субстраты К и ОД сильно различаются, то можно говорить о том, что начало и интенсивность процесса микоризообразования напрямую не связаны с исходным содержанием азота и фосфора в субстрате.

Известно, что корневая система *P. abies* пластична и способна адаптироваться в соответствии с изменением условий среды (Kalliokoski et al., 2008). Адаптации, приводящие к более высоким показателям роста сеянца, обеспечивают для него лучшие “стартовые позиции”. В нашем исследовании самые высокие показатели развития корневой системы и накопления биомассы отмечены для сеянцев *P. abies* контрольного субстрата. Высокие показатели абсолютных размеров, интенсивности ветвления и площади поверхности корней свидетельствуют о развитии механизмов экстенсивного использования ресурсов субстрата; раннее начало и высокая активность микоризации корней – механизмов интенсификации.

Сеянцы, растущие на ксилолитических субстратах, отличались по степени развития корневой системы. Исходный субстрат ОД среди всех опытных субстратов отличался очень высокими валовыми содержаниями азота и фосфора, а также высокой долей их доступных форм, особенно минерального азота. Наряду с этим отмечалось активное микоризообразование, что сделало возможным активное поглощение минеральных элементов на самых начальных стадиях развития и проявилось в высоких темпах роста сеянцев: масса надземной части сеянцев субстрата ОД сопоставима с массой надземной части сеянцев субстрата К. Существенное различие проявляется в интенсивности развития корневой системы между сеянцами этих двух субстратов. У сеянцев субстрата ОД на момент завершения эксперимента степень развития и масса корней были значительно ниже, по сравнению с сеянцами К. Для сеянцев ОД были отмечены механизмы интенсификации использования ресурсов субстрата (высокая активность микоризации) – меньшие затраты на рост и развитие корневой системы обеспечивают сопоставимые значения массы настоящей хвои и массы надземной части растения.

Остальные древесные субстраты при сходном с К валовом содержании элементов характеризовались меньшей долей доступных элементов. Известна роль корневой экссудации в трансформации органического и минерального вещества почвы (Chai et al., 2021). Выделение метаболитов (Badri et al., 2009) способно изменять микробную активность почвы (Coskun et al., 2017) и тем самым регулировать доступность питательных веществ и воды в ризосфере (Phillips et al., 2011). Вероятно, недостаток питательных веществ вызвал реакцию производства вторичных метаболитов и экссудацию из корней, что привело к трансформации органического и минерального веществ почвы (Metlen, 2009), и в результате увеличилась доступность питательных веществ. На ограниченность питательных веществ сеянцы ксилолитических субстратов отреагировали уменьшением накопления биомассы.

Возникает вопрос, почему сеянцы древесных субстратов ЕК, ЕД, БК и ОК не использовали микоризацию как действенный механизм интенсификации ресурсов, как это было отмечено у сеянцев К и ОД. Мы можем предположить, что сеянцы, растущие на указанных древесных субстратах, в соответствии с фактически существующими условиями недостатка минерального питания оптимизируют использование ресурсов, минимизируя затраты (Nickle et al., 2009). В текущих условиях затраты растения на создание микоризного симбиоза могут значительно превышать потенциальную выгоду.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Развитие *P. abies* на самых ранних этапах обусловлено локальными условиями произрастания. Ксилолитический субстрат, как по валовому содержанию элементов, так и по соотношению их доступных форм, может различаться даже в пределах одного вида древесины. В нашем исследовании влияния ксилолитического субстрата на развитие сеянцев *P. abies* значимой была видовая принадлежность разлагающейся древесины, а тип деструкции влияния не оказал. Интенсивность роста сеянцев в период от прорастания семян до начала формирования микоризы напрямую не была связана с содержанием основных биогенных элементов, а определялась их доступностью, которая, в свою очередь, обусловлена составом и функционированием разлагающего древесину сообщества микроорганизмов (бактерии, грибы, беспозвоночные). Прорастание семян на ксилолитическом субстрате предполагает большую доступность для них элементов минерального питания по сравнению с корнеобитаемым слоем подзолов иллювиально-железистых среднетаежной подзоны тайги. Успешность раннего развития *P. abies* на ксилолитическом субстрате

определяется начальными условиями содержания и доступности минерального питания, а также зависит от возможности развития корневой системой спектра пластических морфологических и физиологических реакций для увеличения использования ресурсов субстрата произрастания. В нашем эксперименте с выращиванием *P. abies* в закрытой системе с контролируемыми условиями температурного и водного режима наиболее активные процессы роста и развития сеянцев *P. abies* происходили именно на субстратах с высокими долями доступных форм азота и фосфора при высоком и среднем уровне их валового содержания. Высокие значения параметров развития в условиях среднего содержания минерального питания достигаются возможностью использования экстенсивных и интенсивных механизмов адаптаций корневой системы. У сеянцев на этих субстратах происходит более раннее начало микоризообразования, что способствует увеличению доступности питания и, в свою очередь, существенно увеличивает шансы на их выживание.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено за счет средств на выполнение государственного задания ИЛ КарНЦ РАН № 0185-2021-0018 и при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-04-00485А.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Adamovich] Адамович И.Ю. 2018. Анатомо–морфологические особенности микотрофности *Pinus silvestris* L. в насаждениях, поврежденных *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. – Успехи современного естествознания. 7: 26–31.

Adeoyo O.R.A. 2021. Review on Mycorrhizae and Related Endophytic Fungi as Potential Sources of Enzymes for the BioEconomy. – JAMB. 21 (8): 35–49. https://doi.org/10.9734/JAMB/2021/v21i830375

Bače R., Svoboda M., Pouska V., Janda P., Červenka J. 2012. Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment? – For. Ecol. Manag. 266: 254–262. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.025

Badri D.V., Vivanco J.M. 2009. Regulation and function of root exudates. – Plant Cell Environ. 32 (6): 666–681. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01926.x

Baier R., Ettl R., Hahn C., Göttlein A. 2006. Early development and nutrition of Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. seedlings on different seedbeds in the Bavarian limestone Alps-a bioassay. – Ann. For. Sci. 63 (4): 339–348. https://doi.org/10.1051/forest:2006014

Bejarano M.D., Villar R., Murillo A.M. Quero J.L. 2010. Effects of soil compaction and light on growth of *Quercus pyrenaica* Willd. (Fagaceae) seedlings. – Soil and Tillage Research. 110 (1): 108–114. https://doi.org/10.1016/j.still.2010.07.008

Boddy L., Watkinson S.C. 1995.Wood decomposition higher fungi and their role in nutrient redistribution. – Can. J. Bot. 73: 1377–1383. https://doi.org/10.1051/forest:2006014

Brunner I., Brodbeck S. 2001. Response of mycorrhizal Norway spruce seedlings to various nitrogen loads and sources. Environ. Poll. 114: 223–233. https://doi.org/10.1016/S0269-7491(00)00219-0

Červenka J., Bače R., Svoboda M. 2014. Stand-replacing disturbance does not directly alter the succession of Norway spruce regeneration on dead wood. – J. For. Sci. 60 (10): 417–424. https://doi.org/10.17221/43/2014-JFS

Chai Y.N., Schachtman D.P. 2021. Root exudates impact plant performance under abiotic stress. – Trends Plant Sci., in press. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.08.003

[Chumin] Чумин. В.Т. 1965. Роль валежа в процессе возобновления ельников. – Сб. тр. ДальНИИЛХ. Хабаровск. 7: 58–707.

Čížková P., Svoboda M., Křenová Z. 2011. Natural regeneration of acidophilous spruce mountain forests in non-intervention management areas of the Šumava National Park–the first results of the Biomonitoring project. – Silva Gabreta. 17 (1): 19–35.

Clark R.B., Zeto S.K. 2000. Mineral acquisition by arbuscular mycorrhizal plants. – J. Plant Nutr. 23:867–902. https://doi.org/10.1080/01904160009382068

Comas L.H., Eissenstat D.M. 2004. Linking fine roottraits to maximum potential growth rate among 11 mature-temperate tree species. – Funct. Ecol. 18: 388–397.

Comas L.H., Eissenstat D.M. 2009. Patterns in root trait variation among 25 co-existing North American forest species. – New Phytol. 182: 919–928. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02799.x

Coskun D., Britto D.T., Shi W., Kronzucker H.J. 2017. How plant root exudates shape the nitrogen cycle? – Trends Plant Sci. 22: 661–673. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.05.004

[Dyrenkov] Дыренков С.А. 1984. Структура и динамика таежных ельников. Л. С. 174.

[Dyrenkov] Дыренков С.А. 1988. Демографические особенности ели европейской и ели сибирской. – В кн.: Экология популяций. М. С. 216–217.

[Efimenko, Aleynikov] Ефименко А.С., Алейников А.А. 2019. Роль микросайтов в естественном возобновлении деревьев в темнохвойных высокотравных лесах северного Предуралья. – Известия РАН. Серия биологическая, 2: 204–214. https://doi.org/10.1134/S000233291902005X

[Fedorets et al.] Федорец Н.Г., Бахмет О.Н., Медведева М.В., Ахметова Г.В., Новиков С.Г., Ткаченко Ю.Н., Солодовников А.Н. 2015. Тяжелые металлы в почвах Карелии. Петрозаводск. 222 с.

Ježek K. 2004. Contribution of regeneration on dead wood to the spontaneous regeneration of a mountain forest. – J. For. Sci. 50 (9): 405–414.

Kalliokoski T., Nygren P., Sievänen R. 2008. Coarse root architecture of three boreal tree species growing in mixed stands. – Silva Fenn. 42: 189–210. https://doi.org/10.14214/sf.252

[Kazartsev et al.] Казарцев И.А., Рощин В.И., Соловьев В.А. 2014. Разложение углеводов древесины *Populus tremula* и *Picea abies* под действием лигнинразрушающих грибов. – Микология и фитопатология. 48 (2): 112–117.

[Kravchinskiy] Кравчинский Д.М. 1912. Лисинская казенная лесная дача. – Лесной журнал. 6–7: 691–709.

[Krivosheina, Mamaev] Кривошеина Н.П., Мамаев Б.М. 1982. Некоторые закономерности эволюции ксилофильных сообществ. – Успехи соврем. биол. 94 (5): 284–296.

Liese R., Alings K., Meier I.C. 2017. Root branching is a leading root trait of the plant economic spectrum in temperate trees. – Front. Plant Sci. 8: 315. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00315

McNickle Gordon G., Cahill James F. 2009. Plant root growth and the marginal value theorem. – Proceedings of the National Academ of Sciences of the United States of America. 106 (12): 4747–4751. https://doi.org/10.1073/pnas.0807971106

Metlen Kerry L., Aschehoug Eric T. Callaway Ragan M. 2009. Plant behavioural ecology: dynamic plasticity in secondary metabolites. – Plant Cell Environ. 32: 641–653. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01910.x

[Moshkina] Мошкина Е.В. 2009. Азотные соединения в почвах Северо-Запада России и динамика их под влиянием антропогенного воздействия (на примере Карелии): Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. СПб. 21 с.

Ostonen I., Truu M., Helmisaari H.-S., Lukac M., Vanguelova E., Godbold D.L., Lõhmus K., Zang U., Tedersoo L., Preem J.-K., Rosenvald K., Aosaar J., Armolaitis K., Frey J., Kabral N., Kukumägi M., Leppälammi-Kujansuu J., Lindroos A.-J., Merilä P., Napa Ü., Nöjd P., Truu J. 2017. Adaptive root foraging strategies along a boreal-temperate forest gradient. – New Phytol. 215 (3): 977–991. https://doi.org/10.1111/nph.14643

[Pegov] Пегов Л.А. 1992. Исследование точности выборочного учета подроста под пологом древостоев. – Лесоведение. 4: 51–59.

Phillips R.P., Finzi A.C., Bernhardt E.S. 2011. Enhanced root exudation induces microbial feedbacks to N cycling in a pine forest under long–term CO2 fumigation. – Ecology Letters. 14: 187–194. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01570.x

[Romashkin] Ромашкин И.В. 2021. Динамика биогенных элементов в процессе разложения валежа в среднетаежных ельниках: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 21 с.

[Shubin] Шубин В.И. 1957. К вопросу о росте сосны и ели на органическом субстрате. – Тр. Карел, фил. АН СССР. 7: 127–133.

Tedersoo L., Suvi T., Jairus T., Kõljalg U. 2008. Forest microsite effects on community composition of ectomycorrhizal fungi on seedlings of *Picea abies* and *Betula pendula*. – Environ. Microbiol. 10 (5): 1189–1201. https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2007.01535.x

[Veselkin] Веселкин Д.В. 2000. Эктомикоризы всходов *Picea obovata* (Ledeb.) и *Abies sibirica* (Ledeb.), укореняющихся на валеже в южнотаежных лесах. – В кн.: Экология процессов биологического разложения древесины. Екатеринбург. С. 42–55.

[Voronina] Воронина Е.Ю. 2007. Микоризы в наземных экосистемах: экологические, физиологические и молекулярно-генетические аспекты микоризных симбиозов. – В кн.: Микология сегодня. Т. 1. М. С. 142–234.

Watson G.W., Kelsey P. 2006. The impact of soil compaction on soil aeration and fine root density of *Quercus palustris*. – Urban Forestry Urban Greening, 4 (2): 69–74. https://doi.org/10.1016/j.ufug.2005.08.001

Wen Z., White P.J., Shen J., Lambers H. 2022. Linking root exudation to belowground economic traits for resource acquisition – New Phytol. 233: 1620–1635. https://doi.org/10.1111/nph.17854

FEATURES OF EARLY DEVELOPMENT OF *PICEA ABIES* (PINACEAE) SEEDLINGS ON XYLOLYTIC SUBSTRATE

A. V. Kikeeva[a,#], E. V. Novichonok[a], I. N. Sofronova[a], and A. M. Kryshen[a]

[a] *Forest Research Institute of the KarRC RAS*
Pushkinskaya Str., 11, Petrozavodsk, 185910, Russia

[#] *e-mail: avkikeeva@mail.ru*

The paper presents the results of a laboratory-based experimental study of the effect of different types of xylolytic substrate on seed germination and early development stages of Norway spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst.). The experimental substrates contained corrosive and destructive types of spruce, birch, and aspen rots. We analyzed the biomass of plant tissues, the architecture and surface area of the root system of the seedlings during the formation of cotyledon needles (4 weeks), true needles (8 weeks) and at the beginning of mycorrhiza formation (18 weeks). Xylolytic substrate implies potentially better conditions in terms of the content and availability of nutrients than soil in mid-boreal spruce forests. The type of destruction had almost no effect on the development of the plants, in contrast to the species of the woody detritus. The features of more successful development (earlier onset and higher activity of mycorrhization, higher total biomass and true needle biomass) were observed in the seedlings reared on the substrates showing active nitrogen and phosphorus consumption in the first weeks after sowing (control and aspen with destructive type rot).

Keywords: Norway spruce, *Picea abies*, xylolytic substrate, woody detritus, mycorrhiza

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was funded by the State assignment of the Forest Research Institute KarRC RAS № 0185-2021-0018, and was supported by the RFBR, project № 20-04-00485A.

REFERENCES

Adamovich I.Yu. Anatomic-morphological features of the Pinus sylvestris l. mycotrophy in the plantations damaged by the Heterobasidion annosum (fr.) bref. – Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya, 7: 26–31 (In Russ.).

Adeoyo O.R.A. 2021. Review on mycorrhizae and related endophytic fungi as potential sources of enzymes for the bioEconomy. – JAMB. 21 (8): 35–49. https://doi.org/10.9734/JAMB/2021/v21i830375

Bače R., Svoboda M., Pouska V., Janda P., Červenka J. 2012. Natural regeneration in Central-European subalpine spruce forests: Which logs are suitable for seedling recruitment? – For. Ecol. Manag. 266: 254–262. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.025

Badri D.V., Vivanco J.M. 2009. Regulation and function of root exudates. – Plant Cell Environ. 32 (6): 666–681. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01926.x

Baier R., Ettl R., Hahn C., Göttlein A. 2006. Early development and nutrition of Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. seedlings on different seedbeds in the Bavarian limestone Alps-a bioassay. – Ann. For. Sci. 63 (4): 339–348. https://doi.org/10.1051/forest:2006014

Bejarano M.D., Villar R., Murillo A.M., Quero J.L. 2010. Effects of soil compaction and light on growth of *Quercus pyrenaica* Willd. (Fagaceae) seedlings. – Soil and Tillage Research. 110 (1): 108–114. https://doi.org/10.1016/j.still.2010.07.008

Boddy L., Watkinson S.C. 1995. Wood decomposition higher fungi and their role in nutrient redistribution. – Can. J. Bot. 73:1377–1383. https://doi.org/10.1051/forest:2006014

Brunner I., Brodbeck S. 2001. Response of mycorrhizal Norway spruce seedlings to various nitrogen loads and sources. – Environ. Poll. 114: 223–233. https://doi.org/10.1016/S0269-7491(00)00219-0

Červenka J., Bače R., Svoboda M. 2014. Stand-replacing disturbance does not directly alter the succession of Norway spruce regeneration on dead wood. – J. For. Sci. 60 (10): 417–424. https://doi.org/10.17221/43/2014-JFS

Chai Y.N., Schachtman D.P. 2021. Root exudates impact plant performance under abiotic stress. – Trends Plant Sci., in press. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.08.003

Chumin V.T. 1965. Rol' valezha v processe vozobnovleniya el'nikov [The role of deadwood in the process of regeneration of spruce forests]. – Sb. Tr. Dal'NIILH. Khabarovsk. 7: 58–707 (In Russ.).

Čížková P., Svoboda M., Křenová Z. 2011. Natural regeneration of acidophilous spruce mountain forests in non-intervention management areas of the Šumava National Park–the first results of the Biomonitoring project. – Silva Gabreta. 17 (1): 19–35.

Clark R.B., Zeto S.K. 2000. Mineral acquisition by arbuscular mycorrhizal plants. – J. Plant Nutr. 23: 867–902. https://doi.org/10.1080/01904160009382068

Comas L.H., Eissenstat D.M. 2004. Linking fine roottraits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. – Funct. Ecol. 18: 388–397.

Comas L.H., Eissenstat D.M. 2009. Patterns in roottrait variation among 25 co-existing North American forest species. – New Phytol. 182: 919–928.

Coskun D., Britto D.T., Shi W., Kronzucker H.J. 2017. How plant root exudates shape the nitrogen cycle? – Trends Plant Sci. 22: 661–673. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.05.004

Dyrenkov S.A. 1984. Struktura i dinamika taezhnykh el'nikov [Structure and dynamics of taiga spruce forests]. Leningrad. P. 174 (In Russ.).

Dyrenkov S.A. 1988. Demograficheskie osobennosti eli evropeyskoy i eli sibirskoy [Demographic features of European spruce and Siberian spruce]. – In: Ekologiya populyatsii. Moscow. P. 216–217 (In Russ.).

Efimenko A.S., Aleinikov A.A. 2019. The role of microsites in the natural regeneration of trees in boreal tall-herb dark coniferous forests of the northern urals. – Biology bulletin. 46 (2): 200–209 (In Russ.). https://doi.org/10.1134/S00023291902005X

Fedorets N.G., Bakhmet O.N., Medvedeva M.V., Akhmetova G.V., Novikov S.G., Tkachenko Yu.N., Solodovnikov A.N. 2015. Tyazhelye metally v pochvakh Karelii [Heavy metals in soils of Karelia]. Petrozavodsk. 222 p. (In Russ.).

Ježek K. 2004. Contribution of regeneration on dead wood to the spontaneous regeneration of a mountain forest. – Journal of Forest Science. 50 (9): 405–414.

Kalliokoski T., Nygren P., Sievänen R. 2008. Coarse root architecture of three boreal tree species growing in mixed stands. – Silva Fenn. 42: 189–210. https://doi.org/10.14214/sf.252

Kazartsev I.A., Roshchin V.I., Solovyev V.A. 2014. Degradation of *Populus tremula* and *Picea abies* wood carbohydrates by lignin-degrading fungi. – Mykol. Microbiol. 48 (2): 112–117 (In Russ.).

Kravchinskiy D.M. 1912. Lisinskaya kazennaya lesnaya dacha [Lisinskaya state – owned forest cottage]. – Lesn. Zhurn. 6–7: 691–709 (In Russ.).

Krivosheina N.P., Mamaev B.M. 1982. Nekotorye zakonomernosti evolyutsii ksilofil'nykh soobshchestv [Some regularities in the evolution of xylophilic communities]. – Uspekhi sovrem. Biol. 94 (5): 284–296 (In Russ.).

Liese R., Alings K., Meier I.C., 2017. Root branching is a leading root trait of the plant economic spectrum in temperate trees. – Front. Plant Sci. 8: 315. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00315

McNickle Gordon G., Cahill James F. 2009. Plant root growth and the marginal value theorem. – Proceedings of the National Academ of Sciences of the United States of America 106 (12): 4747–4751. https://doi.org/10.1073/pnas.0807971106

Metlen K.L., Aschehoug E.T., Callaway R.M. 2009. Plant behavioural ecology: dynamic plasticity insecondary metabolites. – Plant Cell Environ. 32: 641–653. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01910.x

Moshkina E.V. 2009. Nitrogen compounds in the soils of the North-West of Russia and their dynamics under the influence of anthropogenic impact (on the example of Karelia): Abstract of the thesis. dis. ... cand. s.-kh. sciences. St. Petersburg. 21 p. (In Russ.).

Ostonen I., Truu M., Helmisaari H.-S., Lukac M., Vanguelova E., Godbold D.L., Lõhmus K., Zang U., Tedersoo L., Preem J.-K., Rosenvald K., Aosaar J., Armolaitis K., Frey J., Kabral N., Kukumägi M., Leppälammi-Kujansuu J., Lindroos A.-J., Merilä P., Napa Ü., Nöjd P., Truu J. 2017. Adaptive root foraging strategies along a boreal-temperate forest gradient. – New Phytol. 215 (3): 977–991. https://doi.org/10.1111/nph.14643

Pegov L.A. 1992. Issledovanie tochnosti vyborochnogo ucheta podrosta pod pologom drevostoev [Investigation of the accuracy of selective accounting of undergrowth under the canopy of forest stands]. – Lesovedenie. 4: 51–59 (In Russ.).

Phillips R.P., Finzi A.C., Bernhardt E.S. 2011. Enhanced root exudation induces microbial feedbacks to N cycling in a pine forest under long–term CO_2 fumigation. – Ecology Letters. 14: 187–194.

Romashkin I.V. 2021. Dinamika biogennykh elementov v protsesse razlozheniya valezha v srednetaezhnykh el'nikakh: Abstract of the thesis. dis. ... cand. boil. sciences. St. Petersburg. 21 p. (In Russ.).

Shubin V.I. 1957. K voprosu o roste sosny i eli na organicheskom substrate [On the question of the growth of pine and spruce on an organic substrate]. – Tr. Karel. fil. AN SSSR. 7: 127–133 (In Russ.).

Tedersoo L., Suvi T., Jairus T., Kõljalg U. 2008. Forest microsite effects on community composition of ectomycorrhizal fungi on seedlings of *Picea abies* and *Betula pendula*. – Environ. Microbiol. 10 (5): 1189–1201. https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2007.01535.x

Veselkin D.V. 2000. Ektomikorizy vskhodov *Picea obovata* (Ledeb.) i *Abies sibirica* (Ledeb.), ukorenyayushchihsya na valezhe v yuzhnotaezhnykh lesakh [Ectomycorrhiza of seedlings of *Picea obovata* (Ledeb.) and *Abies sibirica* (Ledeb.) rooting on fallen trees in southern taiga forests]. – In: Ekologiya processov biologicheskogo razlozheniya drevesiny. Yekaterinburg. P. 42–55 (In Russ.).

Voronina E.Yu. 2007. Mikorizy v nazemnykh ekosistemakh: ekologicheskie, fiziologicheskie i molekulyarno-geneticheskie aspekty mikoriznykh simbiozov [Mycorrhiza in terrestrial ecosystems: ecological, physiological and molecular genetic aspects of mycorrhizal symbioses]. – In: Mikologiya segodnya. Vol. 1. Moscow. P. 142–234 (In Russ.).

Watson G.W., Kelsey P. 2006. The impact of soil compaction on soil aeration and fine root density of *Quercus palustris*. – Urban Forestry Urban Greening. 4 (2): 69–74. https://doi.org/10.1016/j.ufug.2005.08.001

Wen Z., White P.J., Shen J., Lambers H. 2022. Linking root exudation to belowground economic traits for resourceacquisition. – New Phytol. 233: 1620–1635. https://doi.org/10.1111/nph.17854

EDN: BMTAVQ
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 10, с. 1010–1014

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

НОВЫЕ ВИДЫ ДЛЯ ФЛОРЫ ОСТРОВА САХАЛИН

© 2022 г. Н. Д. Сабирова[1,*], Р. Н. Сабиров[1,]**

[1] *Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН*
ул. Науки, 1-Б, Южно-Сахалинск, 693022, Россия

**e-mail: n.sabirova@imgg.ru*

***e-mail: r.sabirov@imgg.ru*

Поступила в редакцию 28.07.2022 г.
После доработки 13.08.2022 г.
Принята к публикации 16.08.2022 г.

Приведены сведения о 15 новых видах сосудистых растений для флоры острова Сахалин: *Acalypha australis* L., *Aegopodium podagraria* L., *Amphicarpaea japonica* (Oliv.) B. Fedtsch., *Asarum europaeum* L., *Astragalus uliginosus* L., *Dollingeria scabra* (Thunb.) Nees, *Cirsium vlassovianum* Fisch., *Geranium wilfordii* Maxim., *Ficaria verna* Huds., *Inula salicina* L., *Kalimeris incisa* (Fisch.) DC., *Paraixeris denticulata* (Houtt.) Nakai, *Plagiorhegma dubium* Maxim., *Sanicula chinensis* Bunge, *Senecio argunensis* Turcz. Указаны места их произрастания и локализации, а также некоторые данные о распространении в регионе.

Ключевые слова: флора, сосудистые растения, чужеродный вид, Южно-Сахалинский флористический район, остров Сахалин

DOI: 10.31857/S000681362210009X

Экологические и флористические исследования проведены преимущественно в южной части Сахалина. Здесь в 20 веке происходило масштабное хозяйственное освоение территорий и формирование крупных населенных пунктов. В результате трансформации природных ландшафтов и естественной растительности появились местообитания, позволившие закрепиться на них ряду новых для флоры острова таксонов сосудистых растений. Степень их новизны устанавливалась при критическом анализе собранных материалов и имеющихся гербарных сборов, а также основных фундаментальных изданий по флоре региона (Sugawara, 1937–1940; Opredelitel..., 1974; Voroshilov, 1982; Sosudistye..., 1985–1996; Barkalov, Taran, 2004; Flora..., 2006), с учетом более поздних публикаций (Taran, 2016; Sabirova, Sabirov, 2017, 2021; Glazkova, Liksakova, 2020; и др.). Приводимые ниже материалы о новых таксонах расположены в алфавитном порядке. Флористические районы указаны согласно схеме районирования российского Дальнего Востока (РДВ) (Kharkevich, 1985). Собранные образцы новых видов растений хранятся в гербарном фонде Института морской геологии и геофизики ДВО РАН (SAK), дубликаты переданы в Ботанический институт им. В.Л. Комарова (LE). Латинские названия видов приводятся в соответствии с The Plant List (The Plant List, 2019).

Acalypha australis L. Чужеродный вид для флоры о-ва Сахалин, выявлен на двух участках: 1) N 46°38′, E 142°46′, ю.-в. часть о-ва Сахалин, Корсаковский р-н, окраина бывшего аэродрома вблизи г. Корсакова, 21 VIII 2020; 2) N 46°57′, E 142°44′, окрестности г. Южно-Сахалинска, обочина дороги у сельскохозяйственных угодий, 1 IX 2021. Ранее на РДВ *A. australis* приводился для Приморья, Приамурья и Южно-Курильского флористического района (Bezdeleva, 1991). Ближайшее местонахождение – о-в Кунашир (Barkalov, 2009). Находка этого вида на Сахалине указывает на дальнейшее распространение его в дальневосточном регионе.

Aegopodium podagraria L. Образцы растений собраны в нескольких населенных пунктах и участках: 1) N 46°57′, E 142°44′, г. Южно-Сахалинск, во дворах, на клумбах и газонах, зачастую и в личных огородах, массово, 15 VII 2000; 2) N 46°71′, E 142°52′, г. Анива (ю.-в. часть о-ва Сахалин), обочина дорог, вокруг частных домовладений, 20 VII 2016; 3) N 47°21′, E 142°48′, пос. Сокол (Долинский р-н), пустыри вдоль проселочной дороги, 13 VIII 2020. Европейско-западноазиатский вид, чужеродный для РДВ. На о-в Сахалин *A. podagraria* проник, очевидно, с семенами, которые входили в состав зерновых смесей, применявшихся в 80-х годах прошлого столетия для корма домашних птиц. В настоящее время этот вид имеет тенденцию к дальнейшему масштабному расселению на острове, а его ценопопуляции производят впечатление естественных. Ранее этот вид

указывался для Уссурийского флористического района РДВ (Pavlova et al., 2006).

Amphicarpaea japonica (Oliv.) B. Fedtsch. – N 46°37′, E 142°54′, окрестности пос. Пригородное (ю.-в. часть Сахалина, Корсаковский р-н), на опушке производного смешанного леса, 13 IX 2021. Ранее для о-ва Сахалин *A. japonica* не указывалась (Opredelitel..., 1974; Voroshilov, 1982; Barkalov, Taran, 2004; Flora..., 2006). На территории РДВ встречается в Нижне-Зейском, Буреинском, Уссурийском и Южно-Курильском флористических районах (Pavlova, 1989). Ближайшее местонахождение этого вида отмечено на о-ве Кунашир (Barkalov, 2009).

Asarum europaeum L. В монографической обработке дальневосточных представителей рода *Asarum*, этот весьма широко распространенный евразиатский вид, на РДВ не указывается (Kharkevich, 1987). *A. europaeum* впервые обнаружен нами в с.-в. части г. Южно-Сахалинска, в средневозрастном елово-пихтовом лесу – N 46°58′, E 142°45′; 15 VI 2018; повторно – там же, 09 VI 2019 и 04 IX 2021. Растения отмечены в составе травяно-кустарничкового яруса вторичного елово-пихтового леса, где растут в небольшом количестве, с обилием “sol”, совместно с другими видами: *Anemonoides debilis* (Fisch. ex Turcz.) Holub, *Asarum heterotropoides* F. Schmidt, *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin., *Carex pallida* C.A. Mey., *Chamaepericlymenum canadense* (L.) Aschers. et Graebn., *Coptis trifolia* (L.) Salisb., *Equisetum sylvaticum* L., *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Leptorumohra amurensis* (H. Christ) Tzvelev, *Linnaea borealis* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Oxalis acetosella* L., *Orthilia secunda* (L.) House, *Solidago dahurica* Kitag., *Trientalis europaea* L., *Vaccinium vitis-idaea* L. и некоторые другие виды растений. Группировка *A. europaeum* в указанном лесу весьма жизнеспособная, активно разрастается, при этом растения регулярно цветут (рис. 1).

Astragalus uliginosus L. Вид впервые найден на о-ве Сахалин: N 46°40′, E 141°53′, окрестности г. Невельск (ю.-з. часть о-ва Сахалин), песчано-галечная насыпь, обочина дороги, 6 IX 2019. Восточноазиатский вид. Ближайшее его местопроизрастание на территории РДВ находится в Приморском крае (Pavlova, 1989). Представлен малочисленными группировками.

Dollingeria scabra (Thunb.) Nees. Новый вид и род для флоры о-ва Сахалин. Впервые собран нами в окрестностях пос. Пригородное (ю.-в. часть о-ва Сахалин, Корсаковский р-н, N 46°38′; E 142°54′), в долине р. Мерея, на опушке смешанного леса, 27 VIII 2021. Монотипный восточноазиатский род. На территории РДВ встречается во многих флористических районах, однако для флоры о-ва Сахалин не указывается (Voroshilov, 1982; Barkalov, Taran, 2004; Flora..., 2006 и др.). Вне России произрастает в Японии, Китае (Barkalov et al., 1992). Наша находка свидетельствует о постепенном распространении *D. scabra* на новых территориях.

Cirsium vlassovianum Fisch. Спорадически встречается во многих районах РДВ, но для флоры о-ва Сахалин ранее не указывался (Opredelitel..., 1974; Voroshilov, 1982; Barkalov et al., 1992; Barkalov, Taran, 2004; Flora..., 2006). Вид впервые выявлен нами вблизи села Шебунино (ю.-з. часть о-ва Сахалин, Невельский р-н, N 46°27′, E 141°51′), в сыром разнотравном лугу, 09 IX 2020.

Geranium wilfordii Maxim. В монографической обработке дальневосточных видов рода *Geranium* (Цыренова, 1988), этот вид для флоры о-ва Сахалин не приводится. Впервые выявлен нами в окрестностях пос. Сокол (ю.-в. часть о-ва Сахалин, Долинский р-н, N 47°14′, E 142°45′), на опушке лиственного леса в долине р. Белой, 26 VIII 2018. Восточноазиатский вид, произрастающий в Приморье и в Приамурье на северо-восточной границе своего ареала. За пределами РДВ встречается в Северо-Восточном Китае, в северной части п-ва Корея и в Японии. Новое место сбора растений этого вида находится на значительном удалении от всех известных ранее мест произрастания.

Ficaria verna Huds. Новый вид и род для флоры РДВ и о-ва Сахалин (Opredelitel..., 1974; Voroshilov, 1982; Barkalov, Taran, 2004; Flora..., 2006 и др.). Европейский вид, впервые выявлен на Сахалине: N 46°58′, E 142°44′, г. Южно-Сахалинск, ю.-з. часть городской территории, на газоне, 19 VI 2018. Растения встречаются небольшими группами, активно цветут и плодоносят, что свидетельствует о вполне успешной натурализации этого чужеродного вида. Наиболее вероятной причиной появления его на территории о-ва Сахалин может быть занос семян с почвой при перевозке посадочного материала для озеленения города.

Inula salicina L. Вид впервые найден на о-ве Сахалин: N 46°59′, E 142°40′. Окрестности г. Южно-Сахалинск, в его ю.-в. части, долина р. Сусуя, обочина дороги, 3 IX 2021. Ранее для флоры о-ва Сахалин *I. salicina* (*I. kitamurana* Tatew. ex Honda) не указывался (Sugawara, 1940; Opredelitel..., 1974; Voroshilov, 1982; Barkalov, Taran, 2004). Евразиатский вид, на территории РДВ встречается в Нижне-Зейском, Буреинском, Уссурийском, Южно-Курильском флористических районах (Barkalov et al., 1992). Ближайшее местонахождение – о-в Кунашир (Barkalov, 2009).

Kalimeris incisa (Fisch.) DC. Новый вид и род для флоры о-ва Сахалин – N 46°33′, E 141°51′. Единичные экземпляры растений этого вида обнаружены нами вдоль автомобильной дороги “Невельск–Горнозаводск” (ю.-з. часть о-ва Са-

Рис. 1. *Asarum europaeum* в елово-пихтовом лесу (фото Н.Д. Сабировой, 09 VI 2019).
Fig. 1. *Asarum europaeum* in a spruce-fir forest (photo by N.D. Sabirova, 09 VI 2019).

халин, Невельский р-н), в кустарниковых зарослях, 28 VIII 2021. Широко распространенный восточноазиатский вид, на РДВ встречается в Даурском, Верхне-Зейском, Нижне-Зейском, Буреинском, Уссурийском флористических районах, произрастает на разнотравных лугах, среди кустарников. За пределами России распространен в Монголии, Японии и Китае (Barkalov et al., 1992).

Paraixeris denticulata (Houtt.) Nakai. Новый вид и род для флоры о-ва Сахалин: N 46°46′, E 143°13′, Корсаковский р-н, водоохранная зона озера Тунайча, разнотравная поляна в дубовой роще, 3 IX 2020. Ранее для о-ва Сахалин *P. denticulata* не указывался (Sugawara, 1940; Opredelitel..., 1974; Voroshilov, 1982; Barkalov, Taran, 2004; Flora..., 2006 и др.). Широко распространенный восточноазиатский вид. На территории РДВ встречается в Нижне-Зейском, Буреинском и Уссурийском флористических районах, а вне России – в Монголии, Японии, Китае и Вьетнаме (Barkalov et al., 1992).

Plagiorhegma dubium Maxim. Впервые выявленный нами новый вид и род для флоры о-ва Сахалин: N 46°58′, E 142°44′, г. Южно-Сахалинск, ю.-з. часть городской территории, на газоне, 10 IX 2020. Восточноазиатский вид. На территории РДВ встречается в Приморском и Хабаровском краях (Kharkevich, 1987). Наиболее вероятной причиной появления этого вида на острове может быть непреднамеренный занос его семян.

Sanicula chinensis Bunge. Новый вид и род для флоры о-ва Сахалин: N 46°38′; E 142°54′. Собран вблизи пос. Пригородное (ю.-в. часть острова Сахалин, Корсаковский р-н), долина р. Мерея, на опушке смешанного леса, 3 IX 2020. Восточноазиатский вид. На территории РДВ встречается в Нижне-Зейском, Уссурийском, Южно-Курильском флористических районах (Pimenov, 1987). Ближайшее место произрастания находится на о-ве Кунашир (Barkalov, 2009). Находка *S. chinensis* свидетельствует о постепенном завоевании им новых территорий.

Senecio argunensis Turcz. Впервые найден на Сахалине: N 46°59′, E 142°40′, г. Южно-Сахалинск, ю.-з. часть городской территории, обочина дороги, 6 IX 2019. Указанный пункт сбора растений этого вида находится на значительном удалении от ранее известных местонахождений. На территории РДВ произрастает в Уссурийском флористическом районе, однако для флоры о-ва Сахалин не указывается (Voroshilov, 1982; Barkalov, Taran, 2004 и др.). Вне России распространен в Монголии, Японии, Китае (Barkalov et al., 1992).

Таким образом, исследования, проведенные нами в южной части Сахалина в течение последних нескольких лет, позволили выявить 15 новых таксонов для флоры острова. Из них *Ficaria verna* является новым видом и родом для флоры РДВ и о-ва Сахалин, а *Asarum europaeum* – новый вид для флоры РДВ и о-ва Сахалин. Кроме этого, новыми родами и видами для флоры о-ва Сахалин являются *Dollingeria scabra*, *Kalimeris incisa*, *Paraixeris denticulata*, *Plagiorhegma dubium*.

Разумеется, выявленные виды растений являются в основном чужеродными, случайно занесенными на территорию острова. Масштабное освоение нефтегазовых месторождений, включая и шельфовые, строительство транссахалинских

магистральных трубопроводов и завода по сжижению природного газа (СПГ), обусловили расширение логистики, интенсификацию грузопотоков и экономических связей как внутри нашей страны, так и с Азиатско-Тихоокеанским регионом, и, как следствие, привели к активизации эмиграционных и иммиграционных потоков видов. В этой связи в перспективе вновь можно ожидать появление новых чужеродных видов во флоре о-ва Сахалин.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования выполнены в рамках реализации государственного задания ИМГиГ ДВО РАН по темам: “Влияние природных факторов и хозяйственной деятельности на биоразнообразие и компоненты экосистем в условиях активных геодинамических зон Сахалина и Курильских островов” и “Комплексная оценка влияния экологических факторов на геосистемы Сахалина и Курильских островов”. При выполнении работы были использованы также материалы Гербария сосудистых растений, лишайников и мхов ИМГиГ ДВО РАН (SAK).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Barkalov et al.] Баркалов В.Ю., Коробков А.А., Цвелев Н.Н. 1992. Астровые – Asteraceae Dumort. – В кн.: Сосудистые растения Дальнего Востока. Т. 6. СПБ. 428 с.

[Barkalov, Taran] Баркалов В.Ю., Таран А.А. 2004. Список видов сосудистых растений острова Сахалин. – В кн.: Растительный и животный мир острова Сахалин. Ч. 1. Владивосток. С. 39–66.

[Barkalov] Баркалов В.Ю. 2009. Флора Курильских островов. Владивосток. 486 с.

[Bezdeleva] Безделева Т.А. 1991. Молочайные – Euphorbiaceae Juss. – В кн.: Сосудистые растения Дальнего Востока. Т. 5. СПБ. С. 171–181.

[Voroshilov] Ворошилов В.Н. 1982. Определитель растений советского Дальнего Востока. М. 674 с.

[Glazkova, Liksakova] Глазкова Е.А., Ликсакова Н.С. 2020. Новые и редкие адвентивные виды сосудистых растений Курильских островов. – Бот. журн. 105 (12): 1226–1234.

[Opredelitel...] Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. 1974. Л. 372 с.

[Pavlova] Павлова Н.С. 1989. Бобовые – Fabaceae Lindl. s.l. – В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 4. Л. С. 191–339.

[Pavlova et al.] Павлова Н.С., Пробатова Н.С., Пименов М.Г., Кожевников А.Е., Кожевникова З.В. 2006. Сельдереевые – Apiaceae Lindl. – В кн.: Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию “Сосудистые растения советского Дальнего Востока”. Владивосток. С. 198.

[Pimenov] Пименов М.Г. 1987. Сельдереевые – Apiaceae Lindl. – В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 2. Л. С. 203–277.

[Sabirova, Sabirov] Сабирова Н.Д., Сабиров Р.Н. 2017. *Phtheirospermum chinense* (Scrophulariaceae) – новый вид флоры острова Сахалин. – Бот. журн. 102 (11): 1561–1562.

[Sabirova, Sabirov] Сабирова Н.Д., Сабиров Р.Н. 2021. Новые виды рода *Potentilla* (Rosaceae) для флоры острова Сахалин. – Бот. журн. 106 (10): 1024–1026.

[Sosudistye...] Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1–8. 1985–1996. Л.; СПб.

[Taran] Таран А.А. 2016. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры острова Сахалин. – Бюл. ГБС. 2: 29–32.

[Flora...] 2006. Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию “Сосудистые растения советского Дальнего Востока”. Т. 1–8. (1985–1996). Владивосток. 455 с.

[Kharkevich] Харкевич С.С. 1985. Флористические районы советского Дальнего Востока. – В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1. Л. С. 20–22.

[Kharkevich] Харкевич С.С. 1987. Кирказоновые –Aristolochiaceae Juss. – В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 2. Л. С. 19–20.

[Kharkevich] Харкевич С.С. 1987. Барбарисовые –Berberidaceae Juss. – В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 2. Л. С. 31–37.

[Tsyrenova] Цыренова Д.Ю. 1988. Гераниевые – Geraniaceae Juss. – В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 3. Л. С. 140–149.

Sugawara Sh. 1937–1940. Illustrated flora of Saghalien with descriptions and figures of phanerogams and higher cryptogams indigenous to Saghalien. Vol. 1–4. 1957 p.

NEW SPECIES TO THE FLORA OF THE SAKHALIN ISLAND

N. D. Sabirova[a,#] and R. N. Sabirov[a,##]

[a] *Institute of Marine Geology and Geophysics of FEB RAS*
Nauki Str., 1B, Yuzhno-Sakhalinsk, 693022, Russia
[#]*e-mail: n.sabirova@imgg.ru*
[##]*e-mail: r.sabirov@imgg.ru*

Information is provided on 15 vascular plant species new to the Sakhalin flora: *Acalypha australis* L., *Aegopodium podagraria* L., *Amphicarpaea japonica* (Oliv.) B. Fedtsch., *Asarum europaeum* L., *Astragalus uliginosus* L., *Dollingeria scabra* (Thunb.) Nees, *Cirsium vlassovianum* Fisch., *Geranium wilfordii* Maxim., *Ficaria verna* Huds., *Inula salicina* L., *Kalimeris incisa* (Fisch.) DC., *Paraixeris denticulata* (Houtt.) Nakai, *Plagiorhegma dubium* Maxim., *Sanicula chinensis* Bunge, *Senecio argunensis* Turcz. Their localities and habitats are specified, as well as some data on their distribution in the region.

Keywords: flora, vascular plants, alien species, Yuzhno-Sakhalinsky floristic district, Sakhalin Island

ACKNOWLEDGEMENS

The research was carried out within the framework of the state assignment of the Institute of Marine Geology and Geophysics (IMGG) FEB RAS "The influence of natural factors and economic activity on biodiversity and ecosystem components in the conditions of active geodynamic zones of Sakhalin and the Kuril Islands" and "A comprehensive assessment of the impact of environmental factors on the geosystems of Sakhalin and the Kuril Islands". Materials from the Herbarium of vascular plants, lichens and mosses of IMGG FEB RAS (SAK) were also used in the performance of the work.

REFERENCES

Barkalov V.Yu., Korobkov A.A., Tzvelev N.N. 1992. Asteraceae Dumort. – In: Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka [Vascular plants of the Soviet Far East]. Vol. 6. St. Petersburg. 428 p. (In Russ.).

Barkalov V.Yu., Taran A.A. 2004. Spicok vidov sosudistyh rastenii ostrova Sakhalin. – In: Rastitelnyy i zhivotnyy mir ostrova Sakhalin. Ch. 1 [The flora and fauna of Sakhalin Island. Part 1. Vladivostok. P. 39–66 (In Russ.).

Barkalov V.Yu. 2009. Flora of the Kuril Islands. Vladivostok. 468 p. (In Russ.).

Bezdeleva T.A. 1991. Euphorbiaceae Juss. – In: Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka [Vascular plants of the Soviet Far East]. Vol. 5. St. Petersburg. P. 171–181 (In Russ.).

Glazkova E.A., Liksakova N.S. 2020. New and rare alien vascular plant species of the Kuril Islands. – Bot. Zhurn. 105 (12): 1226–1234 (In Russ.).

Flora rossuiskogo Dal'nego Vostoka: Dopolnenij i izmenenij k izdaniy "Sosudistyye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka". T. 1–8 (1985–1996) [Flora of the Russian Far East: Addenda and corrigenda to edition "Vascular plants of the Soviet Far East". Vol. 1–8 (1985–1996)]. 2006. Vladivostok. 456 p. (In Russ.).

Opredelitel' vysshykh rasteniy Sakhalina i Kurilskikh ostrovov [Keys to higher plants of Sakhalin and Kuril Islands]. 1974. Leningrad. 372 p. (In Russ.).

Kharkevich S.S. 1985. Floristicheskie raiony sovetskogo Dal'nego Vostoka [Floristic regions of the Soviet Far East.]. – In: Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka. Vol. 1. Leningrad. P. 20–22 (In Russ.).

Kharkevich S.S. 1987. Aristolochiaceae Juss. – In: Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka [Vascular plants of the Soviet Far East]. Vol. 2. Leningrad. P. 19–20 (In Russ.).

Kharkevich S.S. 1987. Berberidaceae Juss. – In: Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka [Vascular plants of the Soviet Far East]. Vol. 2. Leningrad. P. 31–37 (In Russ.).

Pavlova N.S. 1989. Fabaceae Lindl. s.l. – In: Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka [Vascular plants of the Soviet Far East]. Vol. 4. Leningrad. P. 191–339 (In Russ.).

Pavlova N.S., Probatova N.S., Pimenov M.G., Kozhevnikov A.E., Kozhevnikova Z.V. 2006. Apiaceae Lindl. – In: Flora rossuyskogo Dal'nego Vostoka: Dopolneniy i izmeneniy k izdaniyu "Sosudistyye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka". T. 1–8 (1985–1996) [Flora of the Russian Far East: Addenda and corrigenda to edition "Vascular plants of the Soviet Far East". Vol. 1–8 (1985–1996)]. Vladivostok. P. 193–199 (In Russ.).

Pimenov M.G. 1987. Apiaceae Lindl. – In: Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka [Vascular plants of the Soviet Far East]. Vol. 2. Leningrad. P. 203–277 (In Russ.).

Sabirova N.D., Sabirov R.N. 2017. *Phtheirospermum chinense* (Scrophulariaceae), a new species to the flora of Sakhalin Island. – Bot. Zhurn. 102(11): 1561–1562 (In Russ.).

Sabirova N.D., Sabirov R.N. 2021. Species of the genus *Potentilla* (Rosaceae) new to the flora of Sakhalin Island. – Bot. Zhurn. 106(10): 1024–1026 (In Russ.).

Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka [Vascular plants of the Soviet Far East.]. Vol. 1–8. 1985–1996. Leningrad; St. Petersburg. (In Russ.).

Sugawara Sh. 1937–1940. Illustrated flora of Saghalien with descriptions and figures of phanerogams and higher cryptogams indigenous to Saghalien. Vol. 1–4. 1957 p. (In Japanese).

Taran A.A. 2016. New and rare species of vascular plants for the flora of Sakhalin Island. – Byul. GBS. 2: 29–32 (In Russ.).

Tsyrenova D.Yu. 1988. Geraniaceae Juss. – In: Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka [Vascular plants of the Soviet Far East]. Vol. 3. Leningrad. P. 140–149 (In Russ.).

Voroshilov V.N. 1982. Opredelitel rastenii sovetskogo Dal'nego Vostoka [Plants of the Soviet Far East]. Moscow. 674 p. (In Russ.).

EDN: EYVQKS
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 10, с. 1015–1018

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Т. В. ЖУЙКОВА. РАСТИТЕЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ СРЕДЫ. М.: Наука, 2022. 339 с.

© 2022 г. Г. С. Розенберг

Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал Самарского исследовательского научного центра РАН
ул. Комзина, 10, Тольятти, 445003, Россия
e-mail: genarozenberg@yandex.ru

Поступила в редакцию 04.08.2022 г.
После доработки 11.08.2022 г.
Принята к публикации 16.08.2022 г.

DOI: 10.31857/S0006813622100088

Полвека тому назад Г.М. Илькун (1971, 1978), Ю.З. Кулагин (1974, 1985)[1] и ряд других отечественных исследователей опубликовали монографические обзоры о влиянии разного рода промышленного загрязнения на, в первую очередь, древесную растительность (правда, такого рода исследования по газоустойчивости растений велись еще в первой трети XX века – Д.Н. Нелюбов, В.В. Сабашников, Л.О. Машинский, В.А. Углов и др.; назову здесь лишь известную работу по биологической устойчивости Н.П. Красинского (Krasinskij, 1934)). За прошедшее время накоплено много данных о содержании тяжелых металлов и их распределении по органам растений, их действия на организмы, механизмах адаптации к воздействию тяжелых металлов на растения и устойчивости последних к антропогенным химическим загрязнениям.

Рецензируемая монография Т.В. Жуйковой обобщает результаты 20-летних исследований ценопопуляций и травяных фитоценозов, произрастающих на техногенно трансформированных территориях Притагильской зоны Среднего Урала. При этом основной упор автор делает на популяционные и биоценотические аспекты реакции растительных систем на химическое загрязнение почвы тяжелыми металлами при изменяющихся погодных условиях. Монография состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов, списка литературы (758 наименований, в т.ч. 149 источников на иностранных языках) и 22 приложений.

Первая глава “Проблемы устойчивости растительных систем к техногенной трансформации среды” дает представление о состоянии изученности вопросов, связанных с устойчивостью растений к токсикантам техногенной природы и влиянию тяжелых металлов на растительные системы. Здесь обсуждаются источники тяжелых металлов в окружающей среде (естественные и антропогенные), особенности аккумуляции тяжелых металлов растениями и реакции на действие загрязняющих веществ. Эта глава наталкивает на некоторые размышления.

Устойчивость (вместе со сложностью и целостностью) представляет собой одну из важнейших характеристик любой сложной системы и характеризует способность системы противостоять возмущающим факторам среды в целях своего сохранения и поддерживать свою структуру более или менее стабильной на протяжении некоторого отрезка времени. Способность самостоятельно достигнуть устойчивого состояния свойственна только живым системам (May, 1973). Концепция устойчивости связана со вторым началом термодинамики, согласно которому любая естественная система (а популяция и экосистема являются естественными системами) с проходящим через нее потоком энергии развивается в сторону устойчивого состояния при помощи саморегулирующих механизмов. Р. Уиттекер называет их *буферными* (Whittaker, 1974). В случае кратковременного дестабилизирующего воздействия факторов среды на систему (прежде всего популяцию) буферные механизмы обеспечивают возврат к устойчивому состоянию.

Признак устойчивости экосистем был, пожалуй, единственным из параметров сложных систем, который достаточно широко обсуждался в экологии. Не вдаваясь в детали такого рода обзоров (например, Svirezhev, Logofet, 1978; Rozenberg, Zinchenko, 2014), укажу лишь на различное понимание “устойчивости” и связанные с этим математические модели: устойчивость по Ляпунову, иерархическая устойчивость по Свирежеву, периодическая устойчивость по Пуассону, ста-

[1] Источники, цитируемые в рецензируемой монографии, не включены в список публикаций настоящей рецензии.

бильность по Лагранжу, живучесть по Флейшману, упругость по Холлингу, надежность по Гнеденко и пр. При этом простые системы имеют *пассивные формы устойчивости* – прочность, сбалансированность и пр.; для сложных систем (к которым, естественно, относятся и растительные экосистемы) определяющим являются в разной степени ***активные формы устойчивости***. Обозначенные выше активные формы устойчивости носят, в основном, структурный характер и потому их математическое моделирование и количественный анализ должны быть направлены на учет, как уязвимости отдельных компонент сложных систем, так и связей между этими компонентами и, в конечном итоге, – на целостное исследование и элементов, и связей между ними (Fleishman, 1982; Rozenberg, 2013). Принятие этой (или иной) классификации устойчивости растительных систем, на мой взгляд, упростило бы и сделало бы более конструктивной дальнейшую интерпретацию полученных результатов.

Вторая и третья главы ("Объект и методы исследования" и "Физико-географические условия района исследования") являются достаточно устоявшимися. Здесь лишь подчеркнем выбор для исследования популяционной структуры модельного вида *Taraxacum officinale* Wigg. s. l. (две морфологические формы – *T. officinale* f. *dahlstedtii* Lindb. fil. и *T. officinale* f. *pectinatiforme* Lindb. fil.); одуванчик лекарственный был выбран в качестве основного объекта исследования экотоксических эффектов на популяционном уровне в силу повсеместной встречаемости, существования в широком диапазоне экологических условий, достаточно высокой толерантности, длительной продолжительности жизни, дешевизны, хорошей идентификации в природе. Все использованные в работе методы также являются традиционными. Особый интерес представляют опыты с культивированием растений (по 25 семян с 10 материнских растений каждой формы одуванчика из фоновой, буферной и импактной зон) на экспериментальных участках; наблюдения велись за начальными этапами онтогенеза. Наконец, в ходе фитоценотических исследований оценивали относительное обилие видов (по шкале Друде), встречаемость (методом Раункиера), проективное покрытие, жизненные формы (по Серебряковым), надземная и подземная фитомассы травяных фитоценозов; экологическая характеристика местообитаний оценивалась с использованием шкал Раменского и Цыганова. Что касается физико-географических особенностей Среднего Урала и г. Нижний Тагил, то констатируются особенности рельефа, климата, почв, основные источники (предприятия горнодобывающей и черной металлургии) и степень загрязнения природной среды. Весь комплекс предварительных исследований демонстрирует тот факт, что "различия в эколого-почвенных условиях (***мест произрастания изученных луговых сообществ.*** – ***Г.Р.***) незначительны, за исключением содержания в почвах тяжелых металлов" (с. 72).

В разделе 3.4 "Характеристика исследуемых экотопов" автор "вскользь" касается весьма важной и интересной методической проблемы "мнимых повторностей"[2] (с. 59). Не буду подробно на этом останавливаться и я, лишь подчеркну, что "трудно сформулировать единую стратегию и тактику оптимального планирования эмпирических исследований для изучения экосистем различного типа, и, например, рациональная схема организации учета соловьев будет отличаться от наилучшего плана разбрасывания навоза" (Problemy.., 2008, с. 8). Автор корректно пользуется статистическим аппаратом, но хотелось бы видеть его отношение к степени субъективности независимости оценок повторностей.

Глава 4 "Популяционная структура *Taraxacum officinale* в условиях техногенной трансформации среды" дает представление о внутрипопуляционной (морфологической) структуре растений *T. officinale*, онтогенетических стратегиях двух морфологических форм, демографических характеристиках ценопопуляций и пр. Автор подчеркивает, что в наиболее благоприятные вегетационные сезоны в градиенте повышающейся токсической нагрузки у обеих форм одуванчика увеличивается число листьев, генеративных побегов, средняя и реальная семенная продуктивность, жизнеспособность потомства; все это "можно рассматривать в качестве компенсаторного механизма, позволяющего растениям накапливать достаточный объем пластических веществ и обуславливающего высокую семенную продуктивность" (с. 108).

Самой большой главой в книге стала следующая – "Семенное воспроизводство *Taraxacum officinale* в условиях техногенной трансформации почвы". В ней обсуждаются такие аспекты проблемы, как реакция мужского гаметофита *T. officinale* на техногенную трансформацию среды, особенности семенной продуктивности, жизнеспособности и индивидуальной изменчивости растений в условиях техногенного загрязнения почвы, оценка металлоустойчивости семенного потомства и энергетические затраты на воспроизводство. Все эти аспекты отражают роль репродуктивной структуры растений в поддержании устойчивости ценопопуляций *Taraxacum officinale* к техногенному стрессу с учетом погодных факторов.

[2] Проблемой мнимых повторностей (pseudoreplication) называют некорректное использование статистических методов для выявления эффекта, когда воздействие применялось в одной повторности (из которой было взято несколько измеряемых единиц), либо "повторности" не были статистически независимыми.

В целом четвертая и пятая главы – это, фактически, гимн одуванчику лекарственному. Если к этому добавить, что Всемирный день одуванчика (World Dandelion Day) отмечается 13 мая (считается, что происхождение праздника связано с французским городком-коммуной Ои (Ohis; Огис, регион Пикардия)), то картина будет полная.

Две последние главы монографии (6. "Реакция травяных сообществ на техногенную трансформацию среды" и 7. "Роль травяных фитоценозов в формировании биогенных циклов химических элементов") посвящены изучению луговых фитоценозов техногенно нарушенных территорий Притагильской зоны Среднего Урала. Флора исследованных фитоценозов включает 92 вида сосудистых растений из 69 родов и 22 семейств. В составе флоры исследуемых луговых сообществ лидируют три семейства (Asteraceae, Poaceae и Fabaceae), которые на фоновых участках представлены в равных долях. В условиях сильного загрязнения резко усиливается степень доминирования Астровых, появляются виды сем. Капустовых (Brassicaceae; не типичные для луговых фитоценозов), уменьшается видовая насыщенность сообществ, снижается число политипных семейств. Некоторые результаты – очевидны и ожидаемы (например, отрицательная корреляция между подземной фитомассой и уровнем химического загрязнения почв), другие – не столь бесспорны (ослабление роли доминанта в структуре фитомассы и увеличение количества содоминантов при загрязнении среды фоновой и импактной зон). Еще один механизм, ограничивающий вовлечение химических элементов в системе "почва–растение (корневая система–надземные органы)" в последующие биогенные циклы (точнее, на с. 200 – "не полный биогеохимический цикл, а только этап вовлечения химических элементов в биогенный обмен (вынос), определяемый общим их запасом в подземной и надземной фитомассах травянистых растений"), – это изменение видовой структуры и обилия продуцентов. В монографии находим очень тонкие, но убедительные и наглядные результаты экспериментальных исследований, которые демонстрируют этот барьерный эффект на организменном и ценотическом уровнях. Такого рода барьеры способны ограничивать избыточное вовлечение тяжелых металлов в биогенный обмен.

Небольшое техническое замечание. Каждая глава завершается разделом "Резюме" (от одной до 2.5 страниц), в котором сконцентрированы основные результаты и выводы; в монографии есть пятистраничное "Заключение" (в ранге главы) и трехстраничные "Выводы" (всего их 12). Возможно, для диссертационной работы такая структура и представляет некоторый интерес, но в монографическом исследовании (да еще в академическом издательстве "Наука") такой дидактический прием ("повторенье – мать ученья"[3]) выглядит анахронизмом.

Завершая рецензию на эту очень интересную и полезную книгу, соглашусь с автором в том, что результаты исследования, несомненно, носят частный региональный характер (с. 230), как по изученной территории, так и конкретному виду (*Taraxacum officinale* Wigg. s. l.). Однако реакция растительных сообществ и отдельных видов растений на химическое загрязнение окружающей среды, "в среднем", имеет весьма сходный характер, что придает полученным результатам общебиологический оттенок. Как раз адаптивный потенциал многолетних растений (как древесных, так и травянистых) и пути его реализации за счет экологической пластичности и устойчивости (в частности, на популяционном уровне организации материи), и являются наиболее информативным источником о характере техногенеза как одного из самых динамично развивающихся явлений на планете. Растительные экосистемы, выполняя средостабилизирующие функции, препятствуют распространению экотоксикантов в биосфере, накапливая их в своих органах и тканях. Изучение этих процессов – задача как важная, так и трудная. Но не будем забывать, что "если ты перестал встречать трудности, значит, ты сбился с пути" (Genin, 2019, с. 76).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Fleishman] Флейшман Б.С. 1982. Основы системологии. М. 368 с.

[Genin] Генин М.М. 2019. "Не давайте ему слова!..". М. 232 с.

[Krasinskij] Красинский Н.П. 1937. Озеленение промплощадок дымоустойчивым ассортиментом. М. 215 с.

May R.M. 1973. Stability and Complexity in Model Ecosystems. Princeton. 233 p.

[Problemy...] Проблемы экологического эксперимента (Планирование и анализ наблюдений). 2008. Тольятти. 274 с.

[Rozenberg, Zinchenko] Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. 2014. Устойчивость гидроэкосистем: обзор проблемы. – Аридные экосистемы. 4 (4): 12–25.

[Rozenberg] Розенберг Г.С. 2013. Введение в теоретическую экологию. В 2-х т. Тольятти. Т. 1. 565 с. Т. 2. 445 с.

[Svirezhev, Logofet] Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. 1978. Устойчивость биологических систем. М. 352 с.

Whittaker R.H. 1974. Climax concept and recognition. – In: Handbook of Vegetation Science. Part 8. Vegetation Dynamics. Hague (Netherlands). P. 137–154.

[3] Напомню: это выражение, ставшее пословицей, у древнеримского поэта Овидия выглядит так: "Повторенье – мать ученья, утешенье дураков"...

TATYANA V. ZHUIKOVA. PLANT SYSTEMS UNDER CONDITION OF TECHNOGENIC TRANSFORMATION OF THE ENVIRONMENT. Moscow: Nauka, 2022. 339 p.

G. S. Rozenberg

Institute of Ecology of the Volga River Basin of RAS – Branch of the Samara Research Scientific Center of RAS
Komzina Str., 10, Tolyatti, 445003, Russia
e-mail: genarozenberg@yandex.ru

REFERENCES

Fleishman B.S. 1982. Osnovy sistemologii [Fundamentals of Systemology]. Moscow. 368 p. (In Russ.).

Genin M.M. 2019. "Ne davayte emu slova!.." ["Don't Give Him a Word!.."]. Moscow. 232 p. (In Russ.).

Krasinskij N.P. 1937. Ozelenenie promploshchadok dymoustoychivym assortimentom [Landscaping of Industrial Sites with a Smoke-Resistant Assortment]. Moscow. 215 p. (In Russ.).

May R.M. 1973. Stability and Complexity in Model Ecosystems. Princeton. 233 p.

Problemy ekologicheskogo eksperimenta (Planirovanie i analiz nablyudeniy) [Problems of Ecological Experiment (Planning and Analysis of Observations)]. 2008. Togliatti. 274 p. (In Russ.).

Rozenberg G.S. 2013. Vvedenie v teoreticheskuyu ekologiyu. V 2-h t. [Introduction to Theoretical Ecology. In 2 tons]. Togliatti. Vol. 1. 565 p.; Vol. 2. 445 p. (In Russ.).

Rozenberg G.S., Zinchenko T.D. 2014. Ustoychivost' gidroekosistem: obzor problemy [Sustainability of Hydro-ecosystems: a Review of the Problem]. – Arid ecosistems. 4 (4): 12–25 (In Russ.).

Svirezhev Yu.M., Logofet D.O. 1978. Ustoychivost' biologicheskikh sistem [Stability of Biological Systems]. Moscow. 352 p.

Whittaker R.H. 1974. Climax concept and recognition. – In: Handbook of Vegetation Science. Part 8. Vegetation Dynamics. Hague (Netherlands). P. 137–154.

EDN: LNQPLE
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 10, с. 1019–1024

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

АЛЕКСАНДР ГРИГОРЬЕВИЧ ЛАПИРОВ (К 70-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

© 2022 г. Е. А. Беляков[1,*], О. А. Лебедева[1], Э. В. Гарин[1], Е. Г. Крылова[1], А. М. Чернова[1,], Д. А. Филиппов[1,***]**

[1] Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН пос. Борок, 109, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742, Россия

**e-mail: eugenybeliakov@yandex.ru*

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

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

Поступила в редакцию 10.08.2022 г.
После доработки 12.08.2022 г.
Принята к публикации 16.08.2022 г.

DOI: 10.31857/S0006813622100027

10 июля 2022 г. Александру Григорьевичу Лапирову – кандидату биологических наук, доценту, ведущему специалисту в области изучения биологии растений водоемов и водотоков – исполнилось 70 лет. Вся его научная и педагогическая деятельность неразрывно связана с Институтом биологии внутренних вод АН СССР (в настоящее время Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН или ИБВВ РАН), сначала (с 1978 г.) с лабораторией водных растений, а затем (после ее реформирования в 1989 г.) – с лабораторией высшей водной растительности, где он прошел путь от старшего лаборанта до ведущего научного сотрудника и заведующего.

Александр Григорьевич родился в г. Гомель (Белоруссия). В детстве семья переехала в Калининскую (ныне Тверскую) область в г. Кимры. Здесь он в 1969 г. закончил среднюю школу № 14, и до поступления в вуз два года работал наладчиком на Савеловском машиностроительном заводе. В 1971 г. поступил на биологический факультет Калининского государственного университета (КГУ, ныне ТвГУ). С первого курса Александр Григорьевич начал заниматься научной работой. Она была связана с изучением прорастания пыльцы комнатных растений в растворах сахарозы различной концентрации. Обучаясь в университете, он активно занимался общественной работой, был членом отряда “Поиск”. После окончания университета в 1976 г. и получения специальности биолог, преподаватель биологии и химии в школе, Александр Григорьевич был направлен в школу № 2 г. Кимры, где преподавал биологию. В период с 1976–1978 гг. он также был заместителем директора по воспитательной работе.

Обучаясь в университете, Александр Григорьевич не предполагал, что станет гидроботаником. Однако, по рекомендации преподавателя КГУ к.б.н. Л.В. Петуховой, в 1972 г. он приезжает в п. Борок (Ярославская обл.) в ИБВВ АН СССР. Здесь он знакомится с ведущим специалистом в области изучения процессов зарастания водохранилищ и озер к.б.н. В.А. Экзерцевым. Именно

под его руководством, а также под чутким наставничеством к.б.н. Л.И. Лисицыной и к.б.н. Л.В. Петуховой, Александр Григорьевич исследует зарастание различных типов озер Калининской области. Результаты этой работы легли в основу его дипломной работы. Эту тему он продолжил развивать и после того, как в 1978 г. поступил на работу в Институт, где сразу же стал принимать участие в реализации общелабораторной темы, посвященной исследованию высшей водной растительности верхневолжских озер и водохранилищ. Однако, в дальнейшем, направление его научной работы несколько меняется и теперь связано с изучением биологии (sensu lato) водных (а в дальнейшем и прибрежно-водных) растений.

Сотрудники лаборатории водных растений помогали в работе, но для развития нового направления на современном научном и методическом уровне без посторонней помощи и консультаций было не обойтись. Александру Григорьевичу выпала честь учиться у выдающихся педагогов и профессионалов в изучении биоморфологии растений – Т.И. Серебряковой, А.П. Хохрякова, М.Т. Мазуренко, Н.И. Шориной, Л.Е. Гатцук, Л.М. Шафрановой и др. Во многом именно благодаря тесному общению с ними, он сформировался как специалист в области морфологии растений.

В 1988 г. Александр Григорьевич успешно защитил в диссертационном совете Московского государственного педагогического института им. В.И. Ленина кандидатскую диссертацию на тему “Биология рдеста гребенчатого (*Potamogeton pectinatus* L.)” по специальности “ботаника”.

К настоящему времени Александром Григорьевичем и его аспирантами разносторонне рассмотрены вопросы биологии и экологии различных экологических групп растений водоемов и водотоков, в особенности гелофитов. Непосредственно им детально изучены морфология, онтоморфогенез, особенности вегетативного и генеративного размножения, ритм сезонного развития, экология *Alisma gramineum* Lej., *A. plantago-aquatica* L., *Butomus umbellatus* L., *Sagittaria sagittifolia* L. и др. На базе исследования морфологии Александром Григорьевичем и его учениками дополнено представление об элементарном модуле побегового тела водных споровых растений, на основе структурно-функциональных зон побега предложены единые принципы и методы анализа жизненных форм, используя которые можно получать и анализировать сравнимый материал. Таким образом, его работы существенным образом расширили представления о механизмах адаптации, стратегиях выживания и воспроизводства растений водных местообитаний.

Научная деятельность Александра Григорьевича всегда неразрывно была связана с педагогической. Работе со школьниками, студентами и аспирантами он уделяет немалое количество времени и сил. Александр Григорьевич – прекрасный педагог и учитель. Неиссякаемая энергия, любовь к детям и особый подход к преподаванию позволили ему передать огромный багаж знаний школьникам, студентам и аспирантам. Каждое его занятие незабываемо! Это яркая, феерическая театральная постановка, где артисты – биологические объекты. Вместе с близким другом и коллегой д.б.н. В.Б. Вербицким он был одним из организаторов системы экологического образования в г. Рыбинске и Рыбинском районе (Летний лицей), являлся заведующим Учебно-научным центром ИБВВ РАН, руководил и организовывал систему экологического воспитания и образования школьников при ИБВВ РАН. При этом более 15 лет Александр Григорьевич проработал учителем биологии в Борковской средней общеобразовательной школе. С 2000 по 2005 г. преподавал на кафедре экологии и наук о Земле Международного университета природы, общества и человека (г. Дубна, Московская обл.), а также неоднократно читал лекции студентам кафедры экологии и биологии Ярославского государственного университета им. П.Г. Демидова. Под руководством Александра Григорьевича выполнено существенное число курсовых и дипломных/выпускных работ, проводятся производственные практики студентов Астраханского, Вятского, Санкт-Петербургского, Тверского и Череповецкого государственных университетов.

Особые отношения у Александра Григорьевича сложились с кафедрой ботаники и методики преподавания биологии Ярославского государственного педагогического университета им. К.Д. Ушинского. Так получилось, что три студента именно этого вуза (О.А. Лебедева, Е.А. Мовергоз, Е.А. Беляков) написали под его руководством не только курсовые и дипломные работы, но и впоследствии защитили кандидатские диссертации, посвященные биологии некоторых представителей водных лютиков и ежеголовников. Александр Григорьевич выступил соруководителем кандидатской диссертации А.В. Тихонова по теме “Структура и динамика банка семян в рамках экотонных участков Рыбинского водохранилища и его притоков”.

Как учитель и научный руководитель, Александр Григорьевич всегда отличается аккуратностью, доброжелательностью, готовностью помочь. Как заведующий – он обладает организаторскими способностями, требовательностью и корректностью к окружающим. В своей работе он показывает яркий пример неугасаемого интереса к объектам своего исследования.

С 2013 г. и по настоящее время Александр Григорьевич является заведующим лабораторией

высшей водной растительности ИБВВ РАН. Под его руководством в лаборатории продолжаются исследования по направлениям, заложенным предыдущими заведующими – В.А. Экзерцевым и В.Г. Папченковым (Solov'eva et al., 2010; Philippov, 2013), формируются новые научные контакты и зарубежные связи, особенно активно с Беларусью и Китаем. В последние годы Александр Григорьевич активно развивает в лаборатории новое направление, связанное с использованием водных и прибрежно-водных растений для доочистки сточных вод металлургических и горно-обогатительных предприятий.

Александр Григорьевич принимал активное участие в подготовке и проведении всесоюзных, всероссийских конференций и школ-конференций по водным макрофитам в Борке (1988, 2000, 2003, 2005, 2010, 2015, 2020 г.), в том числе и в роли председателя и заместителя председателя организационного комитета.

А.Г. Лапиров – автор более 80 научных публикаций (в том числе 55 статей в периодических изданиях), подавляющее большинство из которых посвящено морфологии, онтоморфогенезу, особенностям вегетативного и генеративного размножения растений водоемов и водотоков, терминам и понятиям гидроботаники. Эти вопросы нашли отражение на страницах "Ботанического журнала", "Биологии внутренних вод", "Растительных ресурсов", "Сибирского экологического журнала", "Журнала общей биологии" и др.

В 2013 г. д.б.н. В.В. Соловьевой совместно с А.Г. Лапировым издан учебник для высших учебных заведений "Гидроботаника", который был рекомендован "Учебно-методическим отделом высшего образования" в качестве учебника и практикума для студентов, обучающихся по направлениям подготовки "Экология и природопользование" (профиль "Экология") и "Педагогическое образование" (профили "Биология", "Химия", "География"). По причине своей востребованности учебник был переиздан в 2019 г.

Александр Григорьевич имеет почетные грамоты от Министерства образования и науки РФ и Профсоюза работников РАН, а также грамоты и благодарности от дирекции института ИБВВ РАН. Долгие годы он является членом Борковского отделения Русского ботанического общества.

Хочется пожелать юбиляру здоровья, долголетия, творческой активности и дальнейших успехов в научной деятельности!

СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ А.Г. ЛАПИРОВА

Петухова Л.В., Лапиров А.Г. 1983. Некоторые биоморфологические особенности рдеста гребенчатого (*Potamogeton pectinatus* L.). – В кн.: Взаимоотношения компонентов биогеоценозов в южнотаежных ландшафтах. Калинин. С. 77–85.

Лапиров А.Г., Петухова Л.В. 1985. К ритму развития побегов рдеста гребенчатого (*Potamogeton pectinatus* L.) на Угличском водохранилище. – Биология внутр. вод Информ. бюл. 66: 10–14.

Лапиров А.Г. 1986. Онтоморфогенез рдеста гребенчатого (*Potamogeton pectinatus* L.) на Угличском водохранилище. – Тр. Ин-та биологии внутр. вод АН СССР. 53 (56): 113–121.

Трусов Б.А., Лапиров А.Г., Ляшенко Г.Ф. 1988. О зарастании некоторых озер Ярославской области. – Биология внутр. вод. Информ. бюл. 78: 17–21.

Лапиров А.Г., Трусов Б.А. 1993. Онтогенез *Butomus umbellatus* (Butomaceae). Развитие из семян в первый год жизни. – Бот. журн. 78 (11): 45–53.

Лапиров А.Г. 1995. Рдест гребенчатый. – Биологическая флора Московской области. 11: 37–56.

Виноградов Г.А., Борисовская Е.В., Лапиров А.Г. 2000. Особенности обмена ионов кальция и магния у некоторых водных растений различных систематических групп. – Журн. общ. биологии. 61 (2): 163–172.

Лапиров А.Г., Трусов Б.А. 2000. Онтогенез сусака зонтичного *Butomus umbellatus* L. Развитие из семян во второй год жизни. – Биология внутр. вод. 1: 20–28.

Лебедева О.А., Лапиров А.Г. 2000. К биологии *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch: особенности прорастания орешков и начальных этапов развития проростка в лабораторных условиях. – Биология внутр. вод. 4: 14–20.

Борисовская Е.В., Виноградов Г.А., Лапиров А.Г. 2001. Обмен калия и натрия у водных растений. – Биология внутр. вод. 1: 50–56.

Лапиров А.Г. 2002. Основные термины и понятия гидроботаники. – Бот. журн. 87 (2): 113–120.

Папченков В.Г., Щербаков А.В., Лапиров А.Г. 2003. Основные гидроботанические понятия и сопутствующие им термины: Проект. Рязань. 21 с.

Лапиров А.Г., Лебедева О.А. 2004. К биологии *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch (Ranunculaceae Juss): условия, способствующие развитию орешков с недоразвитым зародышем, и особенности прорастания орешков. – Биология внутр. вод. 4: 55–58.

Лебедева О.А., Лапиров А.Г. 2005. Особенности онтогенеза *Batrachium trichophyllum* (Ranunculaceae). – Бот. журн. 90 (11): 1744–1752.

Лапиров А.Г. 2006. К вопросу о гидроботанической терминологии. – Бот. журн. 91(3): 411–420.

Лапиров А.Г., Микрякова Т.Ф. 2006. Влияние меди на формирование проростков частухи подорожниковой. – Биология внутр. вод. 4: 72–76.

Феоктистова О.Г., Лапиров А.Г., Экзерцева Е.В. 2007. Физиология человека. Пособие для выполнения лабораторных и практических работ. М. 132 с.

Лапиров А.Г. 2008. Явление квантированности роста в метамерной организации побега некоторых представителей семейства Alismataceae Vent. – Вестник Тверского гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 25 (85): 122–127.

Лапиров А.Г. 2008. Влияние некоторых тяжелых металлов на прорастание семян и развитие проростков *Alisma plantago-aquatica* (Alismataceae) и *Bidens tripartita* (Asteraceae). – Раст. ресурсы. 44 (4): 98–107.

Лапиров А.Г. 2008. О гидрофильной линии эволюции жизненных форм. – В кн.: Современные подходы к описанию структуры растений. Киров. С. 155–167.

Лебедева О.А., Лапиров А.Г. 2009. Ритм сезонного развития и морфологическая поливариантность *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach на Рыбинском водохранилище. – Биология внутр. вод. 3: 36–40.

Лапиров А.Г., Лебедева О.А. 2009. Влияние азотнокислых солей некоторых тяжелых металлов на начальные этапы онтогенеза шелковника волосистолистного (*Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch.). – Вестник Томского гос. ун-та. 323: 364–369.

Мовергоз Е.А., Лапиров А.Г. 2009. О морфологических признаках, используемых при описании *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach. – Вестник Тверского гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 16: 103–110.

Лапиров А.Г., Беляков Е.А. 2011. Морфология вегетативной и генеративной сферы *Sparganium microcarpum* (Neum.) Raunk. – Ярославский пед. вестник. Т. III (естеств. науки). 1: 133–138.

Мовергоз Е.А., Синюшин А.А., Зайцева А.Я., Лапиров А.Г. 2011. О гибридной природе *Ranunculus* × *glueckii* A. Félix ex C.D.K. Cook (Ranunculaceae). – Turczaninowia. 14 (4): 29–40.

Мовергоз Е.А., Лапиров А.Г., Лебедева О.А. 2011. Онтогенез *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach. – Бот. журн. 96 (6): 794–804.

Лапиров А.Г. 2012. Системный анализ растений водоемов и водотоков: архитектурная модель – жизненная форма – стратегия жизни (на примере представителей семейств Alismataceae, Butomaceae и Sparganiaceae). – В кн.: Актуальные проблемы современной биоморфологии. Киров. С. 59–65.

Соловьева В.В., Лапиров А.Г. 2013. Гидроботаника: учебное пособие. Самара. 354 с.

Лебедева О.А., Лапиров А.Г. 2013. О распространении некоторых видов шелковников в водоемах и водотоках Ярославского Поволжья. – Ярославский пед. вестник. Т. III (естеств. науки). 2: 56–60.

Мовергоз Е.А., Лапиров А.Г. 2013. Биоморфология наземной формы *Ranunculus* × *glueckii* A. Félix ex C.D.K. Cook (Ranunculaceae). – Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. 4 (51): 36–38.

Беляков Е.А., Гарин Э.В., Лебедева О.А., Лапиров А.Г. 2013. Анализ встречаемости некоторых видов семейства Sparganiaceae на территории Ярославской области. – Ярославский пед. вестник. Т. III (естеств. науки). 4: 149–151.

Лапиров А.Г. 2014. Особенности онтогенеза частухи подорожниковой *Alisma plantago-aquatica* L. (Alismataceae). – Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 1 (25): 66–89.

Крылова Е.Г., Бердник К.А., Лапиров А.Г. 2014. Влияние хлоридов никеля и меди на начальные этапы онтогенеза *Bidens cernua* (Asteraceae). – Раст. ресурсы. 50 (2): 227–235.

Беляков Е.А., Лапиров А.Г. 2014. Структурные особенности соцветий трех видов ежеголовников (*Sparganium microcarpum* (Neum.) Raunk., *Sparganium erectum* L. и *Sparganium emersum* Rehm.). – Вестник Тверского гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 1: 148–158.

Тихонов А.В., Папченков В.Г., Лапиров А.Г. 2014. Банк семян зоны временного затопления Рыбинского водохранилища. – Вода: химия и экология. 6: 63–67.

Беляков Е.А., Лапиров А.Г., Крылова Е.Г. 2014. Влияние сульфата меди на прорастание плодов и развитие проростков *Sparganium emersum* Rehm (Sparganiaceae). – Вода: химия и экология. 8: 104–109.

Беляков Е.А., Лапиров А.Г., Крылова Е.Г. 2014. Влияние сульфата никеля на прорастание плодов и развитие проростков *Sparganium emersum* Rehm (Sparganiaceae). – Токсикол. вестник. 4: 59–62.

Беляков Е.А., Лапиров А.Г. 2015. Прорастание плодов некоторых представителей семейства Sparganiaceae Rudolphi в лабораторных условиях. – Биология внутр. вод. 1: 38–42.

Тихонов А.В., Лапиров А.Г. 2015. Банк семян водных и прибрежно-водных растений. – В кн.: Гидроэкология устьевых областей притоков равнинного водохранилища. Ярославль. С. 124–137.

Лапиров А.Г. 2015. Онтогенез наземной и погруженной форм *Alisma gramineum* Lej. (Alismataceae). – Тр. Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. 71 (74): 78–91.

Беляков Е.А., Лапиров А.Г. 2015. Анализ аллокационных спектров и репродуктивного усилия

монокарпических побегов некоторых представителей рода *Sparganium* L. – Тр. Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. 71 (74): 41–47.

Беляков Е.А., Лапиров А.Г. 2015. Модульная и структурно-функциональная организация видов рода *Sparganium* L. в различных экологических условиях. – Сибирский экол. журн. 22 (5): 785–799.

Тимофеева Н.А., Сигарева Л.Е., Крылова Е.Г., Лапиров А.Г. 2016. Влияние ионов меди и никеля на морфофизиологические показатели проростков прибрежно-водных растений. – Известия РАН. Сер. биол. 3: 1–8.

Беляков Е.А., Щербаков А.В., Лапиров А.Г., Шилов М.П. 2017. Морфология и экологические особенности *Sparganium* × *longifolium* (Typhaceae) в центре Европейской части России. – Biosyst. Divers. 25 (2): 154–161.

Лапиров А.Г., Сигарева Л.Е., Крылова Е.Г., Тимофеева Н.А. 2017. Влияние хлорида никеля на прорастание семян и морфофизиологические показатели проростков *Alisma plantago-aquatica* L. и *Sium latifolium* L. – Биология внутр. вод. 3: 66–72.

Лапиров А.Г., Беляков Е.А., Лебедева О.А. 2017. Биоморфология и ритм сезонного развития реликтового вида *Lobelia dortmanna* в олиготрофных озерах Тверской области. – Regul. Mech. in Biosyst. 8 (3): 349–355.

Романов Р.Е., Вишняков В.С., Беляков Е.А., Гарин Э.В., Лапиров А.Г., Тихонов А.В., Жакова Л.В. 2017. Находки харовых водорослей (Charales, Charophyceae) в бассейне Верхней Волги. – Новости сист. низш. раст. 51: 157–165.

Беляков Е.А., Лапиров А.Г., Лебедева О.А. 2017. Экология прорастания семян и особенности онтогенеза сплавинообразующего гигрогелофита *Calla palustris* (Araceae) в лабораторных условиях. – Biosyst. Divers. 25 (4): 282–288.

Lapirov A.G., Belyakov E.A., Lebedeva O.A. 2018. Ontogeny of *Lobelia dortmanna* genets in lake ecosystems. – Regul. Mech. in Biosyst. 9 (2): 237–243.

Belyakov E.A., Lapirov A.G. 2018. Morphological and Ecological Cenotic Features of the Relict Species *Sparganium gramineum* Georgi (Typhaceae) in Waterbodies of European Russia. – Inland Water Biology. 11 (4): 417–424.

Belyakov E.A., Lapirov A.G. 2019. Ontogenesis of the genets and ramets of some European species of the genus *Sparganium* subgenus *Xanthosparganium*. – Regul. Mech. in Biosyst. 10 (1): 136–146.

Беляков Е.А., Лапиров А.Г. 2019. Семенная продуктивность и особенности плавучести генеративных диаспор некоторых европейских видов рода *Sparganium* L. – Биология внутр. вод. 4 (2): 36–43.

Лапиров А.Г., Беляков Е.А. 2019. Проблемы применимости концепции модульной и структурно-функциональной организации цветковых растений к анализу структуры побегов у некоторых групп споровых растений. – Журн. общ. биологии. 80 (6): 427–438.

Соловьева В.В., Лапиров А.Г. 2019. Гидроботаника. Учебник и практикум для академического бакалавриата. 2-е изд., испр. и доп. М. 461 с.

Lebedeva O.A., Belyakov E.A., Lapirov A.G. 2020. Reproductive potential of yellow water-lily (*Nuphar lutea*) in the conditions of lake ecosystems. – Biosyst. Divers. 28 (1): 60–67.

Ефремов А.Н., Лапиров А.Г. 2020. Экология сообществ *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae) на территории Европейской России. – Фиторазнообразие Восточной Европы. 14 (2): 94–104.

Lapirov A.G., Belyakov E.A., Lebedeva O.A. 2021. Effects of duration and conditions of storage on germination of seeds of *Pedicularis sceptrum-carolinum* (Orobanchaceae). – Regul. Mech. in Biosyst. 12 (2): 234–239.

Лапиров А.Г., Гарин Э.В., Беляков Е.А., Шестакова А.А., Макаревич О.А. 2021. Особенности флористического состава и характер зарастания малых непроточных озер Нарочанской группы (Белоруссия). – Тр. Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. 93 (96): 26–39.

Yu Y., Li F., Belyakov E.A., Yang W., Lapirov A.G., Xu X. 2022. Molecular confirmation of the hybrid origin of *Sparganium longifolium* (Typhaceae). – Scientific Reports. 12: 7279.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Philippov] Филиппов Д.А. 2013. Вадим Анатольевич Экзерцев (16 V 1933–1 VI 1989). – Бот. журн. 98 (6): 772–785.
https://doi.org/10.1134/S1234567813060104

[Solov'eva et al.] Соловьева В.В., Саксонов С.В., Матвеев В.И. 2010. Гидроботаник Владимир Гаврилович Папченков (к 60-летию со дня рождения и 35-летию научной деятельности). – Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 19 (4): 193–219.

ALEXANDER GRIGORYEVICH LAPIROV (TO THE 70th ANNIVERSARY)

E. A. Belyakov[a,#], O. A. Lebedeva[a], E. V. Garin[a], E. G. Krylova[a], A. M. Chernova[a,##], and D. A. Philippov[a,###]

[a]Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS
Borok, 109, Nekouzskiy District, Yaroslavl Region, 152742, Russia
[#]e-mail: eugenybeliakov@yandex.ru
[##]e-mail: nuphar@mail.ru
[###]e-mail: philippov_d@mail.ru

REFERENCES

[Philippov] Philippov D.A. 2013. Vadim Anatolievich Ekzertsev (16 V 1933–1 VI 1989). – Bot. Zhurn. 98 (6): 772–785 (In Russ.). https://doi.org/10.1134/S1234567813060104

[Solov'eva et al.] Solov'eva V.V., Saxonov S.V., Matveev V.I. 2010. Gidrobotanik Vladimir Gavrilovich Papchenkov (k 60-letiyu so dnya rozhdeniya i 35-letiyu nauchnoy deyatel'nosti) [Hydrobotanist Vladimir Gavrilovich Papchenkov (on the occasion of his 60th birthday and 35th anniversary of scientific activity)]. – Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii. 19 (4): 193–219 (In Russ.).