

ISSN 2500-2961
УДК 55:57:58:59:61:91

СОЦИАЛЬНО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ
ТЕХНОЛОГИИ

2023. Т. 13. № 2

**Природа и человек:
экологические исследования**

**Учредитель
и издатель:**

Московский
педагогический
государственный
университет

Свидетельство
о регистрации СМИ:
ПИ № ФС 77–67765
от 17.11.2016 г.

Адрес редакции:

109240, Москва,
ул. В. Радищевская,
д. 16–18, каб. 223

Сайт: soc-ecol.ru

E-mail:

izdat_mgou@mail.ru

Издается с 2011 г.

Выходит 4 раза в год

Журнал входит в Перечень ведущих
рецензируемых научных журналов
и изданий ВАК РФ:

Биологические науки

- 1.5.9. Ботаника
- 1.5.7. Генетика
- 1.5.15. Экология
- 1.5.19. Почвоведение
- 1.5.20. Биологические ресурсы
- 1.5.5. Физиология человека и животных
- 1.5.24. Нейробиология

Географические науки

- 1.6.12. Физическая география
и биогеография, география почв
и геохимия ландшафтов
- 1.6.21. Геоэкология

Подписной индекс журнала по Объединенному каталогу
«Пресса России» – **85004**

ISSN 2500-2961

ENVIRONMENT AND HUMAN: ECOLOGICAL STUDIES

2023. Vol. 13. No. 2

Socialno-ecologicheskie Technologii

**The Founder
and Publisher:**

Moscow Pedagogical
State University

Mass media
registration
certificate

ПИ № ФС 77–67765
as of 17.11.2016

Editorial office:

Moscow, Russia, Verh-
nyaya
Radishchevskaya str.,
16–18, room 223,
109240

The journal is included in the list of the leading peer-reviewed scholarly journals the Higher Attestation Commission of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation recommended to PhD candidates and those working for their habilitation who wish to publish the results of their research

The journal has been published since 2011

The journal is published 4 times a year

E-mail: izdat_mgopu@mail.ru

Information on journal can be accessed via: soc-ecol.ru

Редакционная коллегия

Главный редактор

Марина Викторовна Костина – доктор биологических наук, доцент; профессор кафедры ботаники Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет

Заместитель главного редактора

Зинаида Ивановна Гордеева – кандидат географических наук, профессор; профессор кафедры экологии и природопользования географического факультета, Московский педагогический государственный университет

Ответственный секретарь

Екатерина Олеговна Королькова – кандидат биологических наук, доцент; доцент кафедры ботаники Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет; доцент кафедры клеточной биологии факультета биологии и биотехнологии, Национальный исследовательский университет «Высшая школа экономики», г. Москва

Павел Алексеевич Агапов – кандидат биологических наук; доцент кафедры анатомии и физиологии человека и животных Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет; научный сотрудник лаборатории анатомии и архитектоники мозга Отдела исследований мозга, Научный центр неврологии, г. Москва

Ирина Олеговна Алябина – доктор биологических наук, доцент; профессор кафедры географии почв факультета почвоведения, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Ирина Вениаминовна Беляева-Чемберлен – доктор биологических наук; редактор содержания (номенклатура и таксономия) баз данных растений и грибов отдела «Биоразнообразие, биоинформатика и анализ распространения растений», Королевские ботанические сады, Кью, Великобритания

Владимир Владимирович Бобров – кандидат биологических наук; старший научный сотрудник лаборатории сохранения биоразнообразия и использования биоресурсов, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва

Алексей Владимирович Богданов – доктор биологических наук; главный научный сотрудник лаборатории прикладной физиологии высшей нервной деятельности человека, Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, г. Москва

Василий Николаевич Бурдь – доктор химических наук (ВАК Республики Беларусь); профессор кафедры химии и химической технологии факультета биологии и экологии, Гродненский государственный университет им. Я. Купалы, Республика Беларусь

Владимир Павлович Викторov – доктор биологических наук, доцент; заведующий кафедрой ботаники Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет

Юлия Константиновна Виноградова – доктор биологических наук; главный научный сотрудник отдела флоры, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, г. Москва

Юрий Никифорович Водяницкий – доктор сельскохозяйственных наук, доцент; профессор кафедры общего почвоведения факультета почвоведения, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Ольга Владимировна Галанина – кандидат биологических наук; доцент кафедры биогеографии и охраны природы Института наук о Земле, Санкт-Петербургский государственный университет

Владимир Борисович Дорохов – доктор биологических наук; заведующий лабораторией нейробиологии сна и бодрствования, Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, г. Москва

Александр Сергеевич Зернов – доктор биологических наук; профессор кафедры высших растений биологического факультета, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Василий Иванович Ерошенко – кандидат педагогических наук, доцент; заведующий кафедрой экологии и природопользования географического факультета, Московский педагогический государственный университет

Сергей Вячеславович Левыкин – доктор географических наук, профессор; заведующий отделом степеведения и природопользования, Институт степи Уральского отделения РАН, г. Оренбург

Дмитрий Леонидович Лопатников – доктор географических наук, доцент; старший научный сотрудник лаборатории географии мирового развития, Институт географии РАН, г. Одинцово Московской обл.

Татьяна Михайловна Лысенко – доктор биологических наук, доцент; ведущий научный сотрудник лаборатории проблем фиторазнообразия, Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти Самарской области; ведущий научный сотрудник лаборатории общей геоботаники, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург

Ирина Владимировна Лянгузова – доктор биологических наук, старший научный сотрудник; ведущий научный сотрудник лаборатории экологии растительных сообществ, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург

Наталья Олеговна Минькова – кандидат биологических наук, доцент; заместитель проректора по учебной работе, Севастопольский государственный университет

Сергей Владимирович Наугольных – доктор геолого-минералогических наук, профессор; главный научный сотрудник лаборатории палеофлористики, Геологический институт РАН, г. Москва

Наталья Борисовна Панкова – доктор биологических наук, доцент; главный научный сотрудник лаборатории физико-химической и экологической патофизиологии, Научно-исследовательский институт общей патологии и патофизиологии, г. Москва

Светлана Камильевна Пятунина – кандидат биологических наук, доцент; директор Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет

Владимир Николаевич Сальков – доктор медицинских наук; старший научный сотрудник лаборатории функциональной морфохимии Отдела исследований мозга, Научный центр неврологии, г. Москва

Олег Викторович Созинов – доктор биологических наук, доцент (БАК Республики Беларусь); заведующий кафедрой ботаники, Гродненский государственный университет им. Янки Купалы, Республика Беларусь

Владимир Семёнович Фридман – кандидат биологических наук; старший научный сотрудник лаборатории экологии, биологических инвазий и охраны природы кафедры высших растений биологического факультета, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Алексей Владимирович Чернов – доктор географических наук, доцент; ведущий научный сотрудник научно-исследовательской лаборатории эрозии почв и русловых процессов им. Н.И. Маккавеева географического факультета, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Андрей Викторович Щербаков – доктор биологических наук; ведущий научный сотрудник лаборатории экологии, биологических инвазий и охраны природы кафедры высших растений биологического факультета, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Михаил Сергеевич Яблоков – кандидат биологических наук; эксперт WWF России

Владимир Иванович Яшкичев – доктор химических наук, профессор; профессор кафедры экологии и природопользования географического факультета, Московский педагогический государственный университет

Editorial Board

Editor-in-Chief

Marina V. Kostina – professor at the Department of Botany at the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University, Russia

Deputy Chief Editor

Zinaida I. Gordeeva – professor at the Department of Ecology and Environmental Sciences at the Faculty of Geography, Moscow Pedagogical State University, Russia

Executive secretary

Ekaterina O. Korolkova – associate professor at the Department of Botany at the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University; Associate Professor at the Department of Cell Biology of the Faculty of Biology and Biotechnologies, National Research University Higher School of Economics, Moscow, Russia

Pavel A. Agapov – associate professor at the Department of Anatomy and Physiology at the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University; researcher at the Anatomy and Architectonics Laboratory at the Brain Research Department, Research Center of Neurology, Moscow, Russia

Irina O. Alyabina – professor at the Soil Geography Department at the Faculty of Soil Science, Lomonosov Moscow State University, Russia

Irina V. Belyaeva-Chamberlain – content editor – Plant & Fungal Names, Biodiversity Informatics & Spatial Analysis, Royal Botanic Gardens, Kew, United Kingdom

Vladimir V. Bobrov – senior researcher at the Laboratory of Biodiversity Conservation and Use of Biological Resources, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

Aleksej V. Bogdanov – head at the Laboratory of General Physiology of Temporary Connections, Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

Vasilii N. Burd – professor at the Department of Chemistry and Chemical Technology at the Faculty of Biology and Ecology, Yanka Kupala State University of Grodno, Republic of Belarus

Aleksei V. Chernov – leading researcher at the N.I. Makkaveev Research Laboratory of Soil Erosion and Channel Processes at the Faculty of Geography, Lomonosov Moscow State University, Russia

Vladimir B. Dorohov – head at the Laboratory of Neurobiology of Sleep and Wakefulness, Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

Vasilii I. Eroshenko – head at the Department of Ecology and Environmental Sciences at the Faculty of Geography, Moscow Pedagogical State University, Russia

Vladimir S. Friedman – senior researcher at the Laboratory of Ecology, Biological Invasions and Conservation at the Department of Higher Plants of Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Russia

Olga V. Galanina – associate professor at the Department of Biogeography and Environmental Protection at the Institute of Earth Sciences, St. Petersburg State University, Russia

Sergey V. Levykin – Head at the Department of Steppe Studies and Nature Management, Institute of Steppe, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Orenburg, Russia

Dmitry L. Lopatnikov – senior researcher at the World Development Geography Laboratory, Institute of Geography RAS, Odintsovo, Moscow region, Russia

Irina V. Lyanguzova – leading researcher at the Laboratory of Ecology of Plant Communities, Komarov Institute of Botany, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

Tatyana M. Lysenko – senior researcher at the Laboratory of Phytodiversity Problems, Institute of Ecology of the Volga River Basin, Russian Academy of Science, Togliatti, Samara region, Russia

Natalia O. Minkova – deputy vice-rector for Academic Affairs, Sevastopol State University, Russia

Serge V. Naugolnykh – chief scientific officer at the Laboratory of Paleofloristics, Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

Natalia B. Pankova – chief scientific officer at the Laboratory of Physical-Chemical and Environmental Pathophysiology, Institute of General Pathology and Pathophysiology, Moscow, Russia

Svetlana K. Piatunina – director at the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University, Russia

Vladimir N. Salkov – senior researcher at the Laboratory of Functional Morphochemistry, Research Center of Neurology, Moscow, Russia

Andrei V. Scherbakov – leading researcher at the Laboratory of Ecology, Biological Invasions and Nature Protection of Higher Plants at the Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Russia

Oleg V. Sozinov – head at the Department of Botany, Yanka Kupala State University of Grodno, Republic of Belarus

Yulia K. Vinogradova – chief researcher at the Flora Department, N.V. Tsitsin Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

Vladimir P. Viktorov – head at the Department of Botany at the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University, Russia

Yury N. Vodyanitsky – professor at the Department of General Soil Science at the Faculty of Soil Science, Lomonosov Moscow State University, Russia

Mikhail S. Yablokov – expert WWF Russia

Vladimir I. Yashkichev – professor at the Department of Ecology and Environmental Sciences at the Faculty of Geography, Moscow Pedagogical State University, Russia

Aleksandr S. Zernov – professor at the Department of Higher Plants at the Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Russia

Содержание

ИЗУЧЕНИЕ И СОХРАНЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

*А.В. Климов,
Б.В. Прошкин*

Антропогенная гибридизация
Populus × sibirica и *Populus nigra* в Сибири.
Скрещивание на рудеральных (нарушенных)
местообитаниях 117

*М.В. Костина,
Н.С. Барабанищкова*

Кустарниковые и полукустарниковые
жизненные формы умеренной зоны:
принципы организации
надземных побеговых систем. 133

*Н.А. Озерова,
А.Г. Куклина,
А.Н. Швецов*

Интродуцированные растения
на особо охраняемой природной территории
«Залесенный овраг у деревни Власьево»
в Московской области. 167

М.Н. Стаменов

Архитектурная единица у молодых особей
Quercus robur L. в луговых степях и островных лесах
южной лесостепи Воронежской области 186

ОПЫТ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ ТЕРРИТОРИЙ

*А.В. Синдирева,
О.И. Елизаров,
С.Г. Котченко*

Геохимические особенности аккумуляции
меди в почве и в яровой мягкой пшенице
(*Triticum aestivum*) в условиях юга
Тюменской области 220

Contents

STUDY AND CONSERVATION OF BIOLOGICAL DIVERSITY

*A.V. Klimov,
B.V. Proshkin*

Anthropogenic hybridization of *Populus × sibirica*
and *Populus nigra* in Siberia.
Crossbreeding in ruderal (disturbed) habitats. 117

*M.V. Kostina,
N.S. Barabanshchikova*

Shrubs and semi-shrubs life forms of the temperate zone:
Principles of organization
of above-ground shoot systems 133

*N.A. Ozerova,
A.G. Kuklina,
A.N. Shvetsov*

Introduced plants in the specially protected natural area
“Forested ravine near the village of Vlasyevo”
in Moscow region 167

M.N. Stamenov

Architectural unit in young individuals
of *Quercus robur* L. in meadow steppes
and insular forests of the Southern forest-steppe
of Voronezh region 186

EXPERIENCE ENVIRONMENTAL STUDY AREAS

*A.V. Sindireva,
O.I. Elizarov,
S.G. Kotchenko*

Geochemical features of copper accumulation in the soil
and spring common wheat (*Triticum aestivum*)
in the conditions of the South of Tyumen region. 220

DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-117-132

УДК 674.031.623.23

А.В. Климов^{1, 2}, Б.В. Прошкин³

¹ ООО ИнЭкА-консалтинг,
654027 г. Новокузнецк, Кемеровская обл.,
Российская Федерация

² Кузбасский гуманитарно-педагогический институт
Кемеровского государственного университета,
654041 г. Новокузнецк, Кемеровская обл.,
Российская Федерация

³ Кузбасский институт
Федеральной службы исполнения наказаний,
654066 г. Новокузнецк, Кемеровская обл.,
Российская федерация

Антропогенная гибридизация *Populus × sibirica* и *Populus nigra* в Сибири. Скращивание на рудеральных (нарушенных) местообитаниях

Большинство известных фактов антропогенной гибридизации тополя с аборигенными таксонами наблюдаются на нарушенных (рудеральных) территориях. В Сибирском регионе их площади стабильно растут, и при этом они становятся очагами гибридизации культивара *Populus × sibirica* G.V. Krylov & G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov с аборигенным *P. nigra* L. и представляют угрозу для местных популяционных генофондов. Цель настоящей работы – рассмотреть особенности гибридизации *P. × sibirica* с *P. nigra*

на нарушенных местообитаниях. Для достижения поставленной цели авторами в 2020–2022 гг. были исследованы две популяции гибридов в окрестностях г. Новокузнецка (Кузбасс). Для сравнительного изучения и анализа были использованы материалы, полученные ранее в том же районе при изучении изменчивости в насаждениях *Populus nigra* и *P. × sibirica*. Гибриды как в естественных, так и на нарушенных местообитаниях наследуют от тополя сибирского дифференциацию побегов кроны, полученную последним от предков секции *Tacamahaca* Mill. В отличие от насаждений на естественных местообитаниях, у гибридов на нарушенных участках наблюдалась изменчивость по признаку «развитие базальных желез» как на эндогенном, так и на индивидуальном уровнях. Популяции гибридов в этих условиях отличаются значительно более высоким фенотипическим разнообразием, обусловленным отсутствием действия стабилизирующего отбора. Выживание в этих условиях «разнокачественных» гибридов приводит к отсутствию в популяциях преобладающих фенотипов и невыраженности характерной для гибридизации асимметрии.

Ключевые слова: *Populus × sibirica*, *Populus nigra*, нарушенные местообитания, антропогенная гибридизация, популяция, изменчивость, фенотипическое разнообразие

ДЛЯ ЦИТИРОВАНИЯ: Климов А.В., Прошкин Б.В., Антропогенная гибридизация *Populus × sibirica* и *Populus nigra* в Сибири. Скрещивание на рудеральных (нарушенных) местообитаниях // Социально-экологические технологии. 2023. Т. 13. № 2. С. 117–132. DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-117-132

DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-117-132

A.V. Klimov^{1, 2}, B.V. Proshkin³

¹ InEka-Consulting LLC,
Novokuznetsk, Kemerovo region, 654027, Russian Federation

² Kuzbass Humanitarian Pedagogical Institute
of the Kemerovo State University,
Novokuznetsk, Kemerovo region, 654041, Russian Federation

³ KI of the FPS of Russia,
Novokuznetsk, Kemerovo region, 654066, Russian Federation

Anthropogenic hybridization of *Populus × sibirica* and *Populus nigra* in Siberia. Crossbreeding in ruderal (disturbed) habitats

Most of the known facts of anthropogenic hybridization of poplar with native taxa are observed in disturbed (ruderal) territories. In the Siberian region, their areas are steadily growing and, at the same time, they become centers of hybridization of the cultivar *Populus × sibirica* G.V. Krylov & G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov with native *P. nigra* L., and pose a threat to local population gene pools. The purpose of this work is to consider the features of hybridization of *Populus × sibirica* with *P. nigra* in disturbed habitats. To achieve the goal set by the authors in 2020–2022, two populations of hybrids were studied in the vicinity of the city of Novokuznetsk (Kuzbass). Materials obtained earlier in the same area when studying the variability in plantations of *P. nigra* and *P. × sibirica* were used for comparative study and analysis. Hybrids, both in natural and disturbed habitats, inherit from the Siberian poplar the differentiation of crown shoots obtained by the latter from the ancestors of sections *Tacamahaca* Mill. In contrast to plantations in natural habitats, hybrids in disturbed areas showed variability in terms of the development of basal glands both at the endogenous and individual levels. Populations of hybrids under these conditions are characterized by a significantly higher phenotypic diversity due to the absence of stabilizing selection. Survival of “different-quality” hybrids under these conditions leads

to the absence of prevailing phenotypes in the populations and the absence of asymmetry characteristic of hybridization.

Key words: *Populus × sibirica*, *Populus nigra*, disturbed habitats, anthropogenic hybridization, population, variability, phenotypic diversity

FOR CITATION: Proshkin B.V., Klimov A.V. Anthropogenic hybridization of *Populus × sibirica* and *Populus nigra* in Siberia. Crossbreeding in ruderal (disturbed) habitats. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2023. Vol. 13. No. 2. Pp. 117–132. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-117-132

Введение

Известные к настоящему времени факты антропогенной гибридизации тополя, в том числе и в Сибири, наблюдаются как в естественных (пойменных), так и на рудеральных территориях – нарушенных хозяйственной деятельностью человека [Vanden Broeck et al., 2005; Thompson et al., 2010; Roe et al., 2014; Костина и др., 2016; Прошкин, Климов, 2017]. При этом именно характер местообитания (а вернее, действия естественного отбора) определяет и фенотипический состав популяций гибридов, и направление асимметрии при гибридизации и возможной последующей интрогрессии [Suarez-Gonzalez et al., 2018; Климов, Прошкин, 2021a]. В любом случае принципиальной спецификой популяций гибридов является резкий рост фенотипического разнообразия, нередко приводящий в тупик исследователя при попытке идентифицировать произрастающие здесь таксоны.

М.В. Костина с соавторами впервые отметили различия в насаждениях гибридов на естественных и рудеральных местообитаниях в Сибирском регионе [Костина и др., 2016, 2018]. Они также указали, что типичная для гибридизации асимметрия определяется этим фактором: гибриды, уклоняющиеся в сторону *Populus nigra*, тяготеют к естественным местообитаниям, а уклоняющиеся в сторону *P. × sibirica* – к рудеральным биотопам.

Большинство известных к настоящему времени фактов антропогенной гибридизации *P. × sibirica* с аборигенными таксонами в Сибири наблюдаются именно на нарушенных территориях [Thompson et al., 2010; Roe et al., 2014; Прошкин, Климов, 2019; Климов, Прошкин, 2022]. Этому в значительной степени способствует высокая урбанизация и хозяйственное освоение пойм региона, а также открытые способы добычи полезных ископаемых на значительной территории. Последние не только приводят к возникновению обширных площадей, которые

лишены естественного растительного покрова и сходны этим с приуроченными агрегациями, осваиваемыми в природе видами рода *Populus* L., но и фрагментации растительного покрова, приводящей как к снижению общего биологического разнообразия, так и способствующей контакту насаждений адвентивных растений с природными сообществами. Именно территории отвалов нередко становятся очагами биологических инвазий и представляют угрозу для сохранения соседних коренных сообществ.

В Сибирском регионе эти нарушенные территории также часто становятся очагами антропогенной гибридизации наиболее широко распространенного культивара *P. × sibirica* с аборигенным *P. nigra*, очагами (скоплениями гибридов), представляющими угрозу для местных популяционных генофондов. Поскольку в более ранней работе авторы рассмотрели особенности гибридизации *P. × sibirica* с *P. nigra* в естественных местообитаниях [Прошкин, Климов, 2023], цель настоящей работы – выявить их на нарушенных (рудеральных) местообитаниях.

Материалы и методы

Для достижения поставленной цели авторами в 2020–2022 гг. были исследованы две популяции гибридов *P. × sibirica* с *P. nigra* в долине реки Томи в окрестностях Новокузнецка (Кузбасс). Для сравнительного изучения и анализа были использованы материалы, полученные ранее в этом же районе при изучении изменчивости в насаждениях *P. nigra* [Прошкин, Климов, 2019а] и *P. × sibirica* [Прошкин, Климов, 2019б]. При этом на каждом участке рандомизированно обследованы по 30 репродуктивно зрелых деревьев. С южной стороны средней части кроны проводился сбор гербарного материала. С каждой особи отбиралось по 15 полностью развитых, неповрежденных листьев с укороченных побегов.

Изученная популяция *P. nigra* располагается в окрестностях г. Новокузнецка (N53°59'26.88", E87°17'39.84"), представлена моновидовым насаждением и приурочена к ненарушенному участку поймы на правом берегу реки Томи. *P. × sibirica* отобран в насаждения г. Новокузнецка. Популяция гибридов *P. × sibirica × P. nigra* находится на левом берегу р. Томи г. Новокузнецка (N53°47'55.5", E87°08'07.7") – вне пойменных условий, на сильно нарушенной длительной хозяйственной деятельностью территории с многочисленными дорогами, канавами, ЛЭП и т.д. (далее – популяция ДОО). Вторая популяция гибридов (далее – популяция ЗСМК) располагается на границе промышленной зоны Западно-Сибирского металлургического комбината (N53°51'31.1", E87°13'12.8"),

на значительно нарушенном участке. На обоих участках, кроме гибридов, высажены вдоль дорог деревья *Populus × sibirica* и в значительном количестве *P. nigra*.

Морфологические признаки исследовались с использованием сравнительно-морфологического метода. При этом изучен комплекс признаков, рассматриваемых авторами как качественные: форма листовой пластинки, ее верхушки и основания, наличие базальных желёзок (желёзки сверху на стыке черешка и листовой пластинки) и опушение черешка. Подробное описание методов исследования и изучения фенотипической изменчивости приведены в работе авторов [Климов, Прошкин, 2021a].

Опушение черешка листа исследовалось с помощью стереоскопического микроскопа МБС–10 (ЛЗОС, Россия) при увеличении 16,3×. Степень развития трихом оценивали по следующей шкале: черешок голый, трихом нет; редко опушен, волоски рассеяны по поверхности.

Принадлежность особей к определенному фенотипу определяли по сочетанию морфологических качественных признаков.

Результаты

Гибриды *P. × sibirica × P. nigra* как в естественных, так и на нарушенных местообитаниях наследуют от тополя сибирского дифференциацию побегов кроны, полученную последним от предков секции *Tacamahaca* Mill. (бальзамические тополи) [Прошкин, Климов, 2017; Климов, Прошкин, 2022].

У изученных таксонов наблюдаются три формы листовой пластинки: треугольная, яйцевидно-треугольная и яйцевидная. Для *P. nigra* в изученной популяции характерны яйцевидно-треугольные (96,0%) и очень редко треугольные (4,0%) листья. У *P. × sibirica* преобладают яйцевидные (56,8%) и яйцевидно-треугольные (43,2%). Гибриды отличаются наличием всех трех форм, с резким доминированием яйцевидно-треугольных (табл. 1).

К признакам, не варьирующим у видов *Populus* на эндогенном уровне (в пределах особи), относятся форма верхушки и основания листовой пластинки. Изученные родительские таксоны четко различаются по указанным признакам (см. табл. 1). Гибриды по форме основания уклонились к *P. × sibirica*, а по верхушке – к *P. nigra*.

Признак опушения листа мало информативен для анализа скрещивания *P. × sibirica* с *P. nigra* в условиях юга Сибири, где он у *P. nigra* является фенотипическим проявлением интрогрессивной гибридизации с *P. laurifolia* Ledeb. [Прошкин, Климов, 2019a; Климов, Прошкин, 2021a].

Таблица 1

Встречаемость качественных признаков в насаждениях по несмещенной оценке частот ($p \pm Sp$)
[Occurrence of qualitative traits in plantations according to unbiased frequency estimation ($p \pm Sp$)]

Признак [Sign]	Вариация [Variations]	<i>Populus nigra</i>	<i>Populus × sibirica × P. nigra</i>		<i>Populus × sibirica</i>
			*	**	
Форма листовой пластинки [Leaf blade shape]	Треугольная [Triangular]	18 / 0,04 ± 0,009	46 / 0,102 ± 0,014	14 / 0,031 ± 0,016	0
	Яйцевидно-треугольная [Ovoid-triangular]	432 / 0,960 ± 0,009	356 / 0,791 ± 0,014	371 / 0,824 ± 0,016	195 / 0,432 ± 0,023
	Яйцевидная [Ovoid]	0	48 / 0,107 ± 0,014	65 / 0,145 ± 0,016	255 / 0,568 ± 0,023
Форма основания пластинки [Plate base shape]	Клиновидное [Wedge-shaped]	30 / 1,000	2 / 0,06 ± 0,043	5 / 0,166 ± 0,067	0
	Округло-клиновидная [Rounded-wedge]	0	28 / 0,940 ± 0,043	25 / 0,834 ± 0,067	30 / 1,000
Форма верхушки пластинки [The shape of the plate tops]	Удлиненно-остроконечная [Elongated-pointed]	30 / 1,000	17 / 0,566 ± 0,090	21 / 0,7 ± 0,083	0
	Заостренная [Pointed]	0	13 / 0,434 ± 0,090	9 / 0,3 ± 0,083	30 / 1,000

Окончание табл. 1

Признак [Sign]	Вариация [Variations]	<i>Populus nigra</i>	<i>Populus × sibirica × P. nigra</i>		<i>Populus × sibirica</i>
			*	**	
Опушение черешка [Petiole pubescence]	Голый [No pubescence]	29 / 0,966 ± 0,033	15 / 0,5 ± 0,091	16 / 0,534 ± 0,091	9 / 0,300 ± 0,083
	Опушенный [Pubescent]	1 / 0,034 ± 0,033	15 / 0,5 ± 0,091	14 / 0,466 ± 0,091	21 / 0,700 ± 0,083
Листья с желёзками [Leaves with glands]	0	450 / 1,000	393 / 0,873 ± 0,015	303 / 0,673 ± 0,022	100 / 0,222 ± 0,019
	1	0	34 / 0,075 ± 0,012	86 / 0,191 ± 0,018	150 / 0,333 ± 0,022
	2	0	23 / 0,052 ± 0,012	61 / 0,135 ± 0,016	200 / 0,445 ± 0,023
Наличие желёзок (количество деревьев) [Presence of glands (number of trees)]	Без желёзок [Noglands]	30 / 1,000	23 / 0,766 ± 0,077	10 / 0,333 ± 0,086	0
	С желёзками [With glands]	0	7 / 0,234 ± 0,077	20 / 0,777 ± 0,086	30 / 1,000

Примечание. p – частота морф; Sp – ошибка частоты морф. * Вне пойменных условий, на сильно нарушенной длительной хозяйственной деятельностью территории с многочисленными дорогами, канавами, ЛЭП и т.д. ** На границе промышленной зоны Западно-Сибирского металлургического комбината.

[Note. p – morph frequency; Sp – error morph frequency. * – Outside floodplain conditions, in a territory heavily disturbed by long-term economic activity with numerous roads, ditches, power lines, etc. ** On the border of the industrial zone of the West Siberian Metallurgical Plant.]

Важнейшим морфологическим признаком, позволяющим идентифицировать гибриды *Populus × sibirica* с *P. nigra*, в естественных местообитаниях является развитие базальных желёзок в основании листовой пластинки. Для тополя черного они не характерны, у сибирского обычно преобладают листья с двумя желёзками. В пределах дерева у *P. × sibirica* встречаются листья и без желёзок, но на уровне популяции они выражены у всех особей (индивидуальной изменчивости нет). В изученных популяциях гибридов этот признак в значительной степени варьировал и на эндогенном, и на индивидуальном уровнях. При этом наблюдалась значительная доля как листовых пластинок, так и особей без желёзок (см. табл. 1).

По сочетанию изученных качественных морфологических признаков у *P. × sibirica* выявлено четыре фенотипа. Преобладают особи (53,4%) с опушенными листовыми пластинками яйцевидной формы с округленно-клиновидным основанием и заостренной верхушкой. В популяции *P. nigra* выявлено три фенотипа, с резким преобладанием деревьев (93,4%) с голыми листовыми пластинками яйцевидно-треугольной формы с клиновидным основанием и удлинено-остроконечной верхушкой. По индексу Животовского, отражающему внутрипопуляционное разнообразие, исследованные насаждения *P. nigra* несколько уступают *P. × sibirica* (табл. 2).

Показатели фенотипического разнообразия популяций гибридов *P. × sibirica × P. nigra* на исследованных нарушенных местообитаниях в 3–4 раза выше, чем у родительских таксонов. Так, в популяции ДОЗ количество наблюдаемых фенотипов составило 8, в популяции ЗСМК – 12. Индекс Животовского почти в 7–10 раз превысил аналогичный показатель в насаждении *P. nigra*.

Таблица 2

**Встречаемость фенотипов и показатель
внутрипопуляционного разнообразия Животовского
[Occurrence of phenotypes and index
of intrapopulation diversity of Zhivotovsky]**

Фенотип [Phenotype]	<i>Populus nigra</i>	<i>Populus × sibirica × P. nigra</i>		<i>Populus × sibirica</i>
		*	**	
Черешок листа голый, листовая пластинка треугольная, основание листовой пластинки клиновидное, верхушка пластинки удлинено-остроконечная [Leaf petiole bare, leaf blade triangular, the base of the leaf blade is wedge-shaped, the tip of the blade is elongated-pointed]	1 / 0,033	1 / 0,033	0	0

Продолжение табл. 2

Фенотип [Phenotype]	<i>Populus nigra</i>	<i>Populus × sibirica × P. nigra</i>		<i>Populus × sibirica</i>
		*	**	
Черешок листа голый, листовая пластинка треугольная, основание листовой пластинки округленно-клиновидное, верхушка пластинки удлинненно-остроконечная [Leaf petiole bare, leaf blade triangular, the base of the leaf blade is rounded-wedge-shaped, the tip of the blade is elongated-pointed]	0	2 / 0,066	0	0
Черешок листа голый, листовая пластинка яйцевидно-треугольная, основание листовой пластинки клиновидное, верхушка пластинки удлинненно-остроконечная [Leaf petiole bare, leaf blade ovate-triangular, the base of the leaf blade is wedge-shaped, the tip of the blade is elongated-pointed]	28 / 0,934	1 / 0,033	1 / 0,033	0
Черешок листа голый, листовая пластинка яйцевидно-треугольная, основание листовой пластинки округленно-клиновидное, верхушка пластинки удлинненно-остроконечная [Leaf petiole bare, leaf blade ovate-triangular, the base of the leaf blade is rounded-wedge-shaped, the tip of the blade is elongated-pointed]	0	5 / 0,166	9 / 0,303	0
Черешок листа голый, листовая пластинка яйцевидно-треугольная, основание листовой пластинки округленно-клиновидное, верхушка пластинки заостренная [Leaf petiole bare, leaf blade ovate-triangular, the base of the leaf blade is rounded-wedge-shaped, the tip of the blade is pointed]	0	6 / 0,20	3 / 0,1	5 / 0,166
Черешок листа голый, листовая пластинка яйцевидная, основание листовой пластинки клиновидное, верхушка пластинки заостренная [Leaf petiole bare, leaf blade ovate, the base of the leaf blade is wedge-shaped, the tip of the blade is pointed]	0	0	1 / 0,033	0

Продолжение табл. 2

Фенотип [Phenotype]	<i>Populus nigra</i>	<i>Populus × sibirica × P. nigra</i>		<i>Populus × sibirica</i>
		*	**	
Черешок листа голый, листовая пластинка яйцевидная, основание листовой пластинки округленно-клиновидное, верхушка пластинки удлинненно-остроконечная [Leaf petiole bare, leaf blade ovate, the base of the leaf blade is rounded-wedge-shaped, the tip of the blade is elongated-pointed]	0	0	1 / 0,033	0
Черешок листа голый, листовая пластинка яйцевидная, основание листовой пластинки округленно-клиновидное, верхушка пластинки заостренная [Leaf petiole bare, leaf blade ovate, the base of the leaf blade is rounded-wedge-shaped, the tip of the blade is pointed]	0	0	1 / 0,003	4 / 0,134
Черешок листа опушен, листовая пластинка треугольная, основание листовой пластинки клиновидное, верхушка пластинки удлинненно-остроконечная [Leaf petiole pubescent, leaf blade triangular, the base of the leaf blade is wedge-shaped, the tip of the blade is elongated-pointed]	0	0	1 / 0,033	0
Черешок листа опушен, листовая пластинка треугольная, основание листовой пластинки округленно-клиновидное, верхушка пластинки заостренная [Leaf petiole pubescent, leaf blade triangular, the base of the leaf blade is rounded-wedge-shaped, the tip of the blade is pointed]	0	2 / 0,066	0	0
Черешок листа опушен, листовая пластинка яйцевидно-треугольная, основание листовой пластинки клиновидное, верхушка пластинки удлинненно-остроконечная [Leaf petiole pubescent, leaf blade ovate-triangular, the base of the leaf blade is wedge-shaped, the tip of the blade is elongated-pointed]	1 / 0,033	0	2 / 0,066	0

Окончание табл. 2

Фенотип [Phenotype]	<i>Populus nigra</i>	<i>Populus × sibirica × P. nigra</i>		<i>Populus × sibirica</i>
		*	**	
Черешок листа опушен, листовая пластинка яйцевидно-треугольная, основание листовой пластинки округленно-клиновидное, верхушка пластинки удлинненно-остроконечная [Leaf petiole pubescent, leaf blade ovate-triangular, the base of the leaf blade is rounded-wedge-shaped, the tip of the blade is elongated-pointed]	0	8 / 0,270	6 / 0,2	0
Черешок листа опушен, листовая пластинка яйцевидно-треугольная, основание листовой пластинки округленно-клиновидное, верхушка пластинки заостренная [Leaf petiole pubescent, leaf blade ovate-triangular, the base of the leaf blade is rounded-wedge-shaped, the tip of the blade is pointed]	0	5 / 0,166	3 / 0,1	5 / 0,166
Черешок листа опушен, листовая пластинка яйцевидная, основание листовой пластинки округленно-клиновидное, верхушка пластинки удлинненно-остроконечная [Leaf petiole pubescent, leaf blade ovate, the base of the leaf blade is rounded-wedge-shaped, the tip of the blade is elongated-pointed]	0	0	1 / 0,033	0
Черешок листа опушен, листовая пластинка яйцевидная, основание листовой пластинки округленно-клиновидное, верхушка пластинки заостренная [Leaf petiole pubescent, leaf blade ovate, the base of the leaf blade is rounded-wedge-shaped, the tip of the blade is pointed]	0	0	1 / 0,033	16 / 0,534
Итого [Total]	30 / 1	30 / 1	30 / 1	30 / 1
μ	1,763	7,043	11,614	3,648
σμ	0,269	0,473	0,386	0,206

Примечание. μ – показатель внутривидового разнообразия Животовского; σμ – ошибка показателя Животовского. * Вне пойменных условий, на сильно нарушенной длительной хозяйственной деятельностью территории с многочисленными дорогами, канавами, ЛЭП и т.д. ** На границе промышленной зоны Западно-Сибирского металлургического комбината

[Note. μ is an indicator of the intrapopulation diversity of Zhivotovsky; σμ is the error of the Zhivotovsky exponent. * Outside floodplain conditions, in a territory heavily disturbed by long-term economic activity with numerous roads, ditches, power lines, etc. ** On the border of the industrial zone of the West Siberian Metallurgical Plant.]

Обсуждение

По морфологии листовых пластинок изученные признаки гибридов *Populus × sibirica* с *P. nigra* часто промежуточные, но в целом ближе к *P. nigra*, хотя по дифференциации побегов кроны прослеживается асимметрия в сторону *P. × sibirica*. Вероятно, такой габитус обусловлен участием черного тополя в возникновении *P. × sibirica* [Скворцов, 2007; Адвентивная флора, 2012; Климов и др., 2018]. Возможно, что в изученных популяциях мы наблюдаем не только гибриды F_1 поколения, но и беккроссы, преимущественное возникновение которых с тополем черным связано как с широким его распространением на исследованных территориях, так и общей генетической природой.

Рост фенотипического разнообразия в популяциях гибридов на рудеральных территориях значительно превосходит подобный на естественных (пойменных) местообитаниях. В фенотипическом составе гибридных популяций абсолютно отсутствуют не только доминирующие, но даже многочисленные фенотипы. Многие из них, напротив, представлены одним деревом. Поэтому явно выраженной асимметрии в гибридном потомстве при скрещивании *P. × sibirica* с *P. nigra* на нарушенных участках не наблюдается.

Такой рост фенотипического разнообразия, на наш взгляд, связан со слабым действием или отсутствием стабилизирующего естественного отбора, определяющего состав популяций аборигенных пойменных видов и гибридов в условиях узкой специализации к пойменным местообитаниям. На нарушенных местообитаниях факторы и направления отбора иные, поэтому возможности для выживания «разнокачественных» гибридов выше.

Учитывая все возрастающую антропогенную нагрузку на природу Сибирского региона, появление и расширение очагов антропогенной гибридизации и инвазий, несущих потенциальную угрозу генофондам местных видов, с одной стороны, необходимо, усилить контроль над ними, а с другой – важно их пристальное изучение как объектов, интересных для отбора в культуру ценных форм спонтанных гибридов.

Выводы

1. Популяции гибридов *P. × sibirica* с *P. nigra*, развитые на нарушенных (рудеральных) местообитаниях, в отличие от естественных (пойменных), характеризуются значительно более высоким фенотипическим разнообразием, обусловленным отсутствием действия стабилизирующего отбора.

2. Выживание в этих условиях «разнокачественных» гибридов приводит к отсутствию в популяциях преобладающих фенотипов и невыраженности характерной для гибридизации асимметрии.

Библиографический список / References

Адвентивная флора Москвы и Московской области / Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. М., 2012. [Maiorov S.R., Bochkin V.D., Nasimovich Yu.A., Shcherbakov A.V. Adventivnaya flora Moskvy i Moskovskoi oblasti [Adventivnaya flora Moskvy i Moskovskoy oblasti]. Moscow, 2012.]

Климов А.В., Прошкин Б.В., Андреева З.В. Гибридизация видов рода *Populus* L. секций *Aigeiros* Lunell и *Tacamahaca* Mill. в природе и культуре // Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет). 2018. № 1. С. 16–34. [Klimov A.V., Proshkin B.V., Andreeva Z.V. Hybridization of species of the genus *Populus* L. sections *Aigeiros* Lunell and *Tacamahaca* Mill. *Bulletin of NSAU*. 2018. No. 1. Pp. 16–34. (In Rus.)]

Климов А.В., Прошкин Б.В. Интрогрессивная гибридизация *Populus laurifolia* Ledeb. и *P. nigra* L. в бассейне реки Томи: масштабы, направление и значение // Сибирский лесной журнал. 2021а. № 2. С. 43–52. [Klimov A.V., Proshkin B.V. Introgressive hybridization of *Populus laurifolia* Ledeb. and *P. nigra* L. in the Tom river basin: Scale, direction and significance. *Sibirskij Lesnoj Zhurnal*. 2021. No. 2. Pp. 43–52. (In Rus.)]

Климов А.В., Прошкин Б.В. Морфология *Populus suaveolens* Fisch. в популяциях Северо-Востока России // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021б. № 55. С. 19–41. [Klimov A.V., Proshkin B.V. *Populus suaveolens* Fisch. morphology in the populations of the North-East of Russia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2021. No. 55. Pp. 19–41. (In Rus.)]

Костина М.В., Чиндяева Л.Н., Васильева Н.В. Гибридизация *Populus × sibirica* G. Krylov et Grig. ex Skvortsov и *P. nigra* L. в Новосибирске // Социально-экологические технологии. 2016. № 4. С. 20–31. [Kostina M.V., Chindyayeva L.N., Vasilieva N.V. Hybridization between *Populus × sibirica* G. Krylov et Grig. ex Skvortsov and *P. nigra* L. in Novosibirsk. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2016. No. 4. Pp. 20–31. (In Rus.)]

Костина М.В., Васильева Н.В., Насимович Ю.А. Природные и культивируемые тополя Иркутской области и Бурятии // Социально-экологические технологии. 2018. № 3. С. 9–21. [Kostina M.V., Vasilieva N.V., Nasimovich Yu.A. Natural and cultivated poplars of Irkutsk Province and Buryat Republic. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2018. № 3. Pp. 9–21. (In Rus.)]

Прошкин Б.В., Климов А.В. Спонтанная гибридизация *Populus sibirica* и *P. nigra* в городе Новокузнецке (Кемеровская область) // *Turczaninowia*. 2017. № 4. С. 206–218. [Proshkin B.V., Klimov A.V. Spontaneous hybridization of *Populus × sibirica* and *P. nigra* in the city of Novokuznetsk (Kemerovo region). *Turczaninowia*. 2017. No. 4. Pp. 206–218. (In Rus.)]

Прошкин Б.В., Климов А.В. Роль истории расселения и интрогрессии в морфологии *Populus nigra* L. в северо-западной части Алтае-Саянской горной страны // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2019а. № 42. С. 62–74. [Proshkin B.V., Klimov A.V. The role of the history of settlement and introgression in the morphology of *Populus nigra* L. in the northwestern part of the Altai-Sayan Mountainous Country. *Bulletin of the Volga State Technological University. Series: Forest. Ecology. Nature Management*. 2019. No. 42. Pp. 62–74. (In Rus.)]

Прошкин Б.В., Климов А.В. Изменчивость количественных и качественных признаков *Populus × sibirica* G.V. Krylov & G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov // Социально-экологические технологии. 2019б. Т. 9. № 2. С. 162–175. DOI: 10.31862/2500-2961-2019-9-2-162-175 [Proshkin B.V., Klimov A.V. Variability of quantitative and qualitative traits of *Populus × sibirica* G.V. Krylov & G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2019. Vol. 9. No. 2. Pp. 162–175. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2019-9-2-162-175]

Прошкин Б.В., Климов А.В. Антропогенная гибридизация *Populus × sibirica* и *Populus nigra* в Сибири. Скрещивание в естественных местообитаниях // Социально-экологические технологии. 2023. Т. 13. № 1. С. 41–56. DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-1-41-56 [Proshkin B.V., Klimov A.V. Anthropogenic hybridization of *Populus × sibirica* and *Populus nigra* in Siberia. Crossbreeding in natural habitats. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2023. Vol. 13. No. 1. Pp. 41–56. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-1-41-56]

Скворцов А.К. О сибирском бальзамическом тополе // Бюллетень Главного ботанического сада. 2007. Вып. 193. С. 41–45. [Skvortsov A.K. About the Siberian balsam poplar. *Bulletin of the Main Botanical Garden*. 2007. Vol. 193. Pp. 41–45. (In Rus.)]

Roe A.D., MacQuarrie C.J., Gros-Louis M.C. et al. Fitness dynamics within a poplar hybrid zone: II. Impact of exotic sex on native poplars in an urban jungle. *Ecology Evolution*. 2014. Vol. 4. No. 9. Pp. 1876–1889.

Suarez-Gonzalez A., Hefer C.A., Lexer C. et al. Scale and direction of adaptive introgression between black cottonwood (*Populus trichocarpa*) and balsam poplar (*P. balsamifera*). *Molecular Ecology*. 2018. Vol. 27. No. 7. Pp. 1667–1680.

Thompson S.L., Lamothe M., Meirmans P.G. et al. Repeated unidirectional introgression towards *Populus balsamifera* in contact zones of exotic and native poplars. *Molecular Ecology*. 2010. Vol. 19. Pp. 132–145.

Vanden Broeck A., Villar M., Van Bockstaele E., Van Slycken J. Natural hybridization between cultivated poplars and their wild relatives: Evidence and consequences for native poplar populations. *Annals of Forest Science*. 2005. Vol. 62. Pp. 601–613.

Статья поступила в редакцию 10.01.2023, принята к публикации 19.02.2023
The article was received on 10.01.2023, accepted for publication 19.02.2023

Сведения об авторах / About the authors

Климов Андрей Владимирович – кандидат биологических наук; директор по научной работе, ООО «ИнЭкА-консалтинг»; доцент кафедры естественнонаучных дисциплин, Кузбасский гуманитарно-педагогический институт Кемеровского государственного университета, г. Новокузнецк, Кемеровская обл.

Andrey V. Klimov – PhD in Biology; scientific director, InEkA-Consulting LLC; associate professor at the Department of Natural Sciences, Kuzbass Humanitarian Pedagogical Institute of the Kemerovo State University, Novokuznetsk, Kemerovo region, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6750-4807>

E-mail: populus0709@mail.ru

Прошкин Борис Владимирович – кандидат биологических наук; старший научный сотрудник организационно-научного и редакционно-издательского отделения, Кузбасский институт Федеральной службы исполнения наказаний, г. Новокузнецк, Кемеровская обл.

Boris V. Proshkin – PhD in Biology; senior researcher at the Organizational-scientific and Editorial-publishing Department, KI of the FPS of Russia, Novokuznetsk, Kemerovo region, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2351-9879>

E-mail: boris.vladimirovich.93@mail.ru

Заявленный вклад авторов

А.В. Климов – общее руководство направлением исследования, обработка данных, участие в подготовке текста статьи

Б.В. Прошкин – анализ и интерпретация результатов обработки данных, подготовка текста статьи

Contribution of the authors

A.V. Klimov – general management of the research direction, data processing, participation in the preparation of the text of the article

B.V. Proshkin – analysis and interpretation of the results of data processing, preparation of the text of the article

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи

All authors have read and approved the final manuscript

DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-133-166

УДК 581.412:581.522.4:581.442

М.В. Костина, Н.С. БарабанщиковаМосковский педагогический государственный университет,
119435 г. Москва, Российская Федерация

Кустарниковые и полукустарниковые жизненные формы умеренной зоны: принципы организации надземных побеговых систем

Цель исследования состояла в выявлении способов формирования основных скелетных осей у кустарниковых и полукустарниковых жизненных форм. С учетом характера нарастания основных скелетных осей, строения и степени участия генеративных побегов в их образовании выделили 4 типа организации основных скелетных осей. I тип – основные скелетные оси нарастают симподиально и состоят из генеративных побегов. II тип – основные скелетные оси формируются в результате моноподиального нарастания, сменяющегося на симподиальное, и состоят из вегетативных и генеративных побегов. III тип – основные скелетные оси нарастают моноподиально и состоят только из вегетативных побегов или еще из генеративных побегов с пазушными соцветиями. IV тип – основные скелетные оси нарастают симподиально и состоят только из вегетативных побегов или еще из генеративных побегов с пазушными соцветиями. Полукустарниковые жизненные формы имеют первый и второй типы организации основных скелетных осей, кустарниковые – все четыре. Затруднения с определением жизненных форм у видов I и II типа обусловлено влиянием условий произрастания на степень отмирания генеративных побегов. Ошибочное отнесение В.Н. Голубевым (1968) стелющихся древесных моноподиально нарастающих кустарничков к полукустарничкам связано с акцентом не на длительно нарастающих основных скелетных осях, а на ежегодно отмирающих травянистых удлинённых ортотропных генеративных побегах.

© Костина М.В., Барабанщикова Н.С., 2023

Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License
The content is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

Ключевые слова: полукустарничек, полукустарник, кустарничек, кустарник, основные скелетные оси, вегетативные побеги, генеративные побеги, верхушечное соцветие, пазушное соцветие, моноподиальное нарастание, симподиальное нарастание

ДЛЯ ЦИТИРОВАНИЯ: Костина М.В., Н.С. Барабанщикова Н.С. Кустарниковые и полукустарниковые жизненные формы умеренной зоны: принципы организации надземных побеговых систем // Социально-экологические технологии. 2023. Т. 13. № 2. С. 133–166. DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-133-166

Original research

DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-133-166

M.V. Kostina, N.S. Barabanshchikova

Moscow Pedagogical State University,
Moscow, 119435, Russian Federation

Shrubs and semi-shrubs life forms of the temperate zone: Principles of organization of above-ground shoot systems

The aim of the study was to identify ways of forming of the main skeletal axes (MSA) in shrub and semi-shrub life forms. We identified 4 organization types of the MSA based on the nature of their accreting, the structure and degree of generative shoots participation in their formation. Type I – the MSA are formed as a result of sympodial accreting on the basis of generative shoots, both with apical and axillary inflorescences. Type II – the MSA are formed as a result of monopodial accreting changing to sympodial accreting and consist of vegetative and generative shoots. Type III – the MSA accrete monopodially and consist only of vegetative shoots or even of generative shoots with axillary inflorescences. Type IV – the MSA accrete sympodially and consist only of vegetative shoots or also of generative shoots with axillary inflorescences. Semi-shrub life forms have types I and II of organization

of the main skeletal axes, shrubs – all four. Difficulties with the determination of life forms in species of types I and II are due to the influence of growing conditions on the degree of death of generative shoots. V.N. Golubev (1968) erroneously classified creeping woody monopodial errating dwarf shrubs as dwarf semi-shrubs, which is due to the emphasis not on long-term growing skeletal axes, but on annually dying off herbaceous elongated orthotropic generative shoots.

Key words: dwarf semi-shrub, semi-shrub, dwarf shrub, shrub, main skeletal axes, vegetative shoots, generative shoots, apical inflorescence, axillary inflorescence, monopodial accreting, sympodial accreting

FOR CITATION: Kostina M.V., Barabanshchikova N.S. Shrubs and semi-shrubs life forms of the temperate zone: Principles of organization of above-ground shoot systems. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2023. Vol. 13. No. 2. Pp. 133–166. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-133-166

Основатель эколого-морфологической классификации жизненных форм И.Г. Серебряков (1962) отмечал, что в длительности жизни главной оси и замещающих ее основных скелетных осей и их структуре концентрируется как в фокусе та самая специфика роста и развития растения, которая и является видимой реакцией на воздействие условий внешней среды. Эти признаки он положила в основу разграничения жизненных форм.

В ряду жизненных форм от деревьев к травам кустарники, кустарнички, полукустарники и полукустарнички занимают промежуточное положение. Во взрослом состоянии кустарники и кустарнички, в отличие от деревьев, всегда имеют несколько или много наземных основных скелетных осей (стволиков), последовательно сменяющихся в онтогенезе растения и связанных друг с другом своими базальными участками. Дочерние основные скелетные оси (стволики) возникают, как правило, из спящих почек, расположенных в основании материнских стволиков в зоне кущения. У аэроксильных кустарников и кустарничков зона кущения с почками возобновления располагается приземно или надземно, а у геоксильных – подземно. Удлиненные побеги, участвующие в формировании стволиков, полностью или практически полностью входят в их состав. Основные скелетные оси (стволики) в многолетней системе кустарников и кустарничков являются самыми мощными и долгоживущими. В процессе нарастания и ветвления стволики формируют крону, состоящую из скелетных осей более высоких порядков [Серебряков, 1962].

Для полукустарников и полукустарничков, как и для кустарников и кустарничков, характерны основные скелетные оси, которые в процессе онтогенеза сменяют друг друга. Однако у представителей полудревесных жизненных форм удлинённые, ортотропно расположенные побеги, участвующие в формировании основных скелетных осей, ежегодно отмирают на значительную часть длины. У травянистых растений надземные скелетные оси не образуются, поскольку удлинённые побеги отмирают до почек возобновления, скрытых в ветоши, опаде или почве. Следует отметить, что в отношении полукустарников и полукустарничков термины «ствол» и «крона» обычно не используют, хотя основные скелетные оси, также, как и у кустарников, могут ветвиться выше зоны кущения, расположенной надземно или подземно.

Л.Е. Гатцук (1974) для разграничения жизненных форм использовала такой признак, как способ нарастания основных скелетных осей, при этом учитывала положение побегов замещения. У кустарников и кустарничков преобладает моноподиальное и акросимподиальное нарастание, у полукустарников – мезосимподиальное, у полукустарничков – базисимподиальное.

В монографии М.Т. Мазуренко и А.П. Хохрякова «Структура и морфогенез кустарников» (1977) по единой схеме приводится описание структуры и циклов развития побегов и побеговых систем более 100 видов кустарников и полукустарников. По способу нарастания систем побегов формирования и скелетных осей, выполняющих функции основных скелетных осей, виды делятся на три группы – моноподиальная, моноподиально-симподиальная и симподиальная. Полукустарниковые жизненные формы эти авторы относят к моноподиально-симподиальной и симподиальной группам, а кустарниковые – еще и к моноподиальной группе.

При разграничении кустарниковых и полудревесных жизненных форм использовали также и признаки, связанные с характером отмирания вегетативных и генеративных побегов, участвующих в образовании многолетней побеговой системы. Н.А. Козлова (1953) отмечала, что характерной чертой полукустарников является существенное отмирание однолетних вегетативных побегов (до $2/3$ – $3/4$) к концу вегетационного периода и полное или частичное отмирание генеративных побегов.

По степени отмирания побегов, участвующих в формировании скелетной основы полукустарниковых жизненных форм, Я.И. Мулкиджанян (1965) выделяет следующие основные группы:

- отмирает верхняя часть прироста, несущая облиственное соцветие;
- отмирает еще и часть побега, расположенного под соцветием;

- отмирает практически весь генеративный побег, сохраняется лишь его базальная часть с почками возобновления;
- отмирает весь генеративных побег, а возобновление нарастания основных скелетных осей происходит из почек вегетативных побегов.

Однако и у древесных жизненных форм, так же как и у полукустарниковых, могут формироваться полностью отмирающие в конце вегетации генеративные побеги и вегетативные побеги, на что обращал внимание Я.И. Мулкиджанян (1965).

З.Г. Беспалова (1965) считала, что основной конструктивной единицей у кустарниковых жизненных форм является вегетативный побег, а у полукустарниковых – монокарпический побег, который проходит в своем развитии фазу вегетативного укороченного побега и генеративного удлинённого (см. также [Рачковская, 1957; Беспалова, 1960]). Ж.А. Акопян (2013) в качестве конструктивных единиц полукустарниковых жизненных форм использует вегетативный и неспециализированный генеративный побег. В.Н. Голубев (1968) выделил группу моноподиально нарастающих полукустарничков, у которых в образовании основных скелетных осей принимают участие только вегетативные побеги (см. также [Голубев, 1973]).

При сравнении кустарниковых и полукустарниковых жизненных форм Е.И. Рачковская (1957), З.Г. Беспалова (1965) обращают внимание на то, что у кустарников и кустарничков многолетняя побеговая система растений состоит в основном из вегетативных побегов. Генеративные побеги имеют небольшие размеры, развиваются в основном из пазушных почек, и их появление в побеговой системе растения не вносят существенных изменений в структуру куста. У полукустарниковых жизненных форм все побеги потенциально генеративные [Беспалова, 1965]. Однако В.Н. Голубев (1973) отмечал, что специализированные генеративные побеги характерны только для кустарничков, а у кустарников базальные участки слабо- или неспециализированных генеративных побегов участвуют в формировании довольно крупных ветвей кроны.

Анализ литературных источников показал, что несмотря на большие успехи отечественных ученых в изучении биоморфологии полудревесных и кустарниковых жизненных форм, существует необходимость их дальнейшего изучения и нахождения критериев разграничения.

Цель настоящей работы заключалась в обобщении литературных и наших собственных данных, касающихся выявления различных способов формирования основных скелетных осей с учетом строения генеративных побегов у кустарниковых и полукустарниковых жизненных форм.

Материалы и методы

Строение генеративных побегов у 60 видов кустарников и кустарничков, а также степень их участия в построении основных скелетных осей были рассмотрены в наших работах ранее [Костина, 2009; Костина, Барабанщикова, Ясинская, 2020, 2021]. Строение полукустарниковых и кустарниковых жизненных форм исследовано у видов рода *Atraphaxis* [Костина, Юрцева, 2021; Юрцева, Костина, 2022]. Структуру основных скелетных осей у видов родов *Thymus*, *Artemisia*, *Helianthemum*, имеющих жизненные формы полукустарничков и кустарничков, изучали по гербарным материалам МНА и литературным источникам, остальных видов, среди которых есть кустарниковые и полукустарниковые жизненные формы, – только по литературным источникам.

Основной метод исследования – сравнительно-морфологический. В качестве конструктивных единиц использовали элементарные побеги – вегетативные и генеративные, а также основные скелетные оси. В умеренной зоне обычно происходит один цикл видимого роста побегов, и границы годичного и элементарного побегов совпадают.

При описании основных скелетных осей учитывали следующие признаки: способ нарастания основных скелетных осей; строение генеративного побега; характер отмирания генеративного побега после цветения и плодоношения; степень участия генеративных побегов в построении основных скелетных осей.

Формирование главной скелетной оси, развивающейся из семени, не рассматривали, поскольку на начальных этапах онтогенеза в ее образовании как у кустарниковых, так и у полукустарниковых жизненных форм принимают участие только вегетативные побеги. Наиболее четко различия в организации рассматриваемых нами жизненных форм проявляется после вступления растений в генеративный период, когда в образовании основных скелетных осей могут принимать участие генеративные побеги.

В задачи исследования не входило также рассмотрение длительности циклов развития основных скелетных осей и осевой основы растений, образованной базальными участками основных скелетных осей и представленной каудексом и ксиллоподием или ксилоризомами. Не рассматривали и формирование подушковидных жизненных форм.

Глоссариум

Побеги обогащения (паракладии) – силлептические побеги, несущие, в зависимости от типа генеративного побега, верхушечные или пазушные соцветия и способствующие увеличению репродуктивной способности растения.

Побег формирования – мощный вегетативный или генеративный побег, возникающий из спящей почки в базальной части основной скелетной оси.

Генеративный побег – конструктивная единица, формирующаяся за один цикл видимого роста и, помимо стебля, листьев и почек, включающая еще соцветие или цветок. У генеративных побегов с терминальным цветорасположением образование верхушечного соцветия ведет к прекращению моноподиального нарастания и нередко вызывает развитие паракладиев (побегов обогащения) в базипетальной последовательности. У генеративных побегов с интеркалярным цветорасположением после образования в акропетальной последовательности пазушных цветоносов (пазушные цветки или пазушные соцветия), а также нередко и паракладиев верхушечная меристема генеративного побега сохраняет способность к дальнейшему апикальному росту в течение сезона и формированию листьев. Пазушные цветоносы могут располагаться в основании, средней части или ближе к верхушке генеративного побега [Костина, 2009; Кузнецова, Тимонин, 2017; Костина, Барабанщикова, Викторов, 2022].

Вегетативная зона генеративного побега – участок генеративного побега с листьями и нередко с почками возобновления.

Монокарпический побег – термин в данной работе не используется, поскольку он неприменим к видам, у которых формируются пазушные соцветия.

Побег замещения – побег, перерастающий материнский и обеспечивающий дальнейшее нарастание скелетной наземной оси.

Резид – многолетний участок генеративного побега с почками возобновления, принимающий участие в построении скелетной оси.

Скелетная ось – многолетняя осевая часть растения, существующая более одного года.

Основные скелетные оси (ОСО) – оси, которые в процессе онтогенеза сменяют сначала главную ось, а затем последовательно и друг друга, возникая из спящих почек или из почек регулярного возобновления в основании более старой (материнской) оси. Формируются в результате либо моноподиального или симподиального нарастания, либо чередования того и другого. Термин «составная скелетная ось», который был предложен М.Т. Мазуренко и А.П. Хохряковым (1977), в данной работе не используется, поскольку он не применим к осям, нарастающим моноподиально.

Помимо известных вариантов симподиального нарастания использовали также дополнительные.

Мезо-акросимподиальное нарастание – побег замещения возникает на материнской оси выше ее середины, но не в дистальной части, а ниже.

Бази-мезосимподиальное нарастание – побег замещения формируетсЯ ниже середины материнской оси, но выше проксимальной его части.

Результаты

Структурную организацию ОСО кустарниковых и полукустарниковых жизненных форм можно свести к четырем основным типам, каждый из которых имеет несколько вариантов. При выделении типов учитывали следующие признаки: способ нарастания ОСО, степень участия вегетативных и генеративных побегов в формировании ОСО и тип генеративного побега (с верхушечным соцветием или с пазушными соцветиями).

I тип

ОСО состоят из удлинённых генеративных побегов и нарастают симподиально.

Полукустарники и полукустарнички

В состав ОСО входит половина или меньшая часть генеративного побега, отмирает соцветие и часть вегетативной зоны под ним. Нарастание базисимподиальное, бази-мезосимподиальное или мезосимподиальное.

1 вариант. Из спящих почек, расположенных в основании материнской основной скелетной оси, развиваются удлинённые генеративные побеги формирования с верхушечными соцветиями. После цветения и плодоношения отмирает вся система цветоносных осей и большая часть вегетативной зоны до почек возобновления, находящихся в основании генеративного побега. Из этих почек на следующий год образуются генеративные побеги, которые могут перевершинивать материнский. ОСО формируются из резидов генеративных побегов. Нарастание базисимподиальное (рис. 1, а, а', б').

К базисимподиальным полукустарничкам относятся *Caroxylon dendroides* (Pall.) Tzvelev, *Anabasis aphylla* L., *A. eugeniae* Pjin [Акопян, 2013], *Linaria alpina* (L.) Mill., *Euphorbia seguieriana* Neck [Гатцук, 1974], *Nepeta pamirensis* Franch. [Асташенков, 2015].

2 вариант. После цветения и плодоношения отмирает система цветоносных осей и часть вегетативной зоны. В состав ОСО входит от 2/3 до 3/4 длины генеративного побега. Нарастание бази-мезосимподиальное, мезосимподиальное, акро-мезосимподиальное (рис. 1, а, а'', б''). При неблагоприятных условиях обитания возможно базисимподиальное нарастание.

Полукустарник или полукустарничек (30–100 см) *Xylosalsola arbuscula* (Pall.) Tzvelev (боялыч), полукустарник или полукустарничек

(0,5–1,2 м, на песке до 2,5 м) *Halothamnus subaphyllus* (С.А. Меу.) Botsch. (чогон) [Рачковская, 1957], полукустарничек *Atraphaxis avenia* Botsch., полукустарничек *A. frutescens* (L.) К. Koch, полукустарник *A. virgata* (Regel) Красп. [Юрцева, Костина, 2022], полукустарничек *Atriplex cana* С.А. Меу, полукустарничек *A. turcomanica* (Моq.) Boiss., полукустарник или полукустарничек 10–70 см (до 100 см) (*Krashennikovia ceratoides* (L.) Guueldent. [Акопян, 2013]).

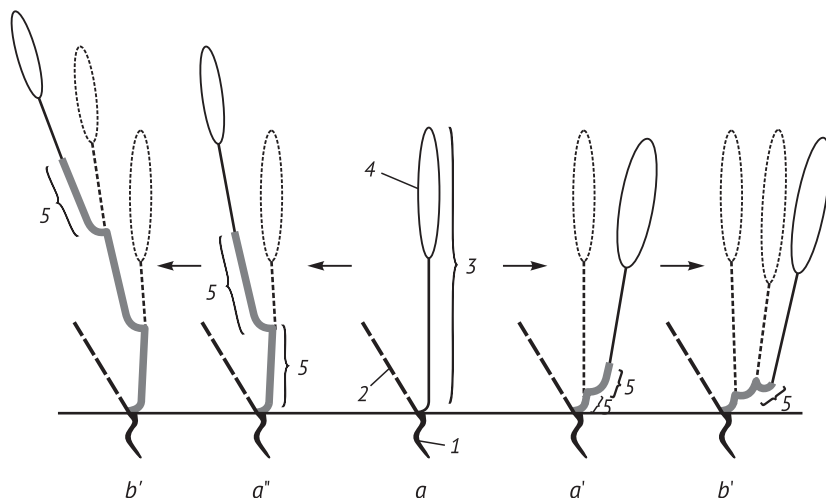


Рис. 1. Формирование основных скелетных осей на основе генеративных побегов в результате симподиального нарастания в течение трех вегетационных сезонов:

a, a', b' – нарастание базисимподиальное;
a, a', b'' – нарастание мезосимподиальное.

1 – корневая система; 2 – материнская основная скелетная ось;
 3 – вегетативный участок генеративного побега;
 4 – верхушечное соцветие; 5 – резид.

Штриховой линией обозначены отмершие части растения, серой – основные скелетные оси

Fig. 1. Formation of the main skeletal axis based on generative shoots as a result of sympodial accreting during three growing seasons:

a, a', b' – basisympodial accreting; *a, a', b''* – mesosympodial accreting

1 – the root system; 2 – maternal main skeletal axis; 3 – vegetative zone of the generative shoot; 4 – apical inflorescence; 5 – resid.

The dashed line indicates the dead parts of the plant, the grey line – the main skeletal axis

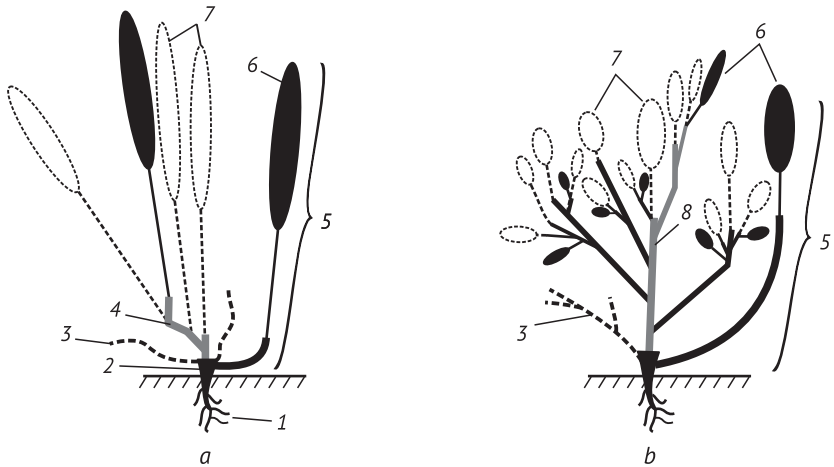


Рис. 2. Четырехлетняя система побегов у *Atraphaxis frutescens*, образовавшаяся в результате базисимподиального (а) или мезо-акросимподиального (b) нарастания и ветвления основных скелетных осей:

- 1 – корневая система; 2 – каудекс; 3 – отмершая основная скелетная ось; 4 – основная скелетная ось, нарастающая базисимподиально; 5 – генеративный побег, дающий начало новой основной скелетной оси; 6 – соцветие генеративного побега текущего года; 7 – отмершее верхушечное соцветие; 8 – основная скелетная ось, нарастающая мезосимподиально.

Штриховой линией обозначены отмершие части растения, серой – основные скелетные оси

Fig. 2. A four-year-old shoot system in *Atraphaxis frutescens*, formed as a result of (a) basisympodial or (b) meso-acrosympodial accreting and branching of the main skeletal axis:

- 1 – root system; 2 – caudex; 3 – dead main skeletal axis; 4 – the main skeletal axis, accreting basisympodially; 5 – generative shoot, giving rise to a new main skeletal axis; 6 – inflorescence of the generative shoot of the current year; 7 – dead apical inflorescence; 8 – the main skeletal axis, accreting mesosympodially.

The dashed line indicates the dead parts of the plant, the grey line – the main skeletal axis.

По нашим данным, степень отмирания генеративных побегов у представителей этого варианта варьирует в разных условиях обитания. Например, у *Atraphaxis frutescens* на открытых обдуваемых ветром меловых и каменистых склонах, а также в степных районах с маломощным снежным покровом отмирает не только соцветие, но и вегетативная

зона генеративных побегов на две трети и более своей длины (иногда почти до основания). ОСО формируется в результате базисимподиального нарастания и состоит из коротких базальных участков. Размеры генеративных побегов варьируют незначительно (рис. 2, а). В более благоприятных условиях произрастания у этого вида нарастание сменяется на мезосимподиальное или близкое к акро-мезосимподиальному. Побеговая система в этом случае представлена хорошо выраженными стволками, формирующими собственную крону, жизненная форма близкая к кустарничку (рис. 2, б) [Костина, Юрцева, 2021].

3 вариант. Из спящих почек, расположенных в основании материнской основной скелетной оси, развиваются удлинённые генеративные побеги с пазушными соцветиями. После цветения и плодоношения отмирает верхняя часть генеративного побега вместе с верхушечной почкой и пазушными цветonoсами. Нарастание бази-мезосимподиальное, мезосимподиальное.

Caroxylon nodulosum Moq. [Акопян, 2013], *Hedysarum fruticosum* Pall. [Гатцук, 1967].

У полукустарника *Hedysarum fruticosum* Pall. пазушные соцветия-кисти расположены вблизи верхушки генеративного побега. Под зоной с пазушными соцветиями нередко развиваются паракладии. После цветения и плодоношения верхняя часть генеративного побега вместе с верхушечной почкой, пазушными соцветиями и побегами обогащения отмирает, и в состав ОСО входит вегетативная зона, составляющая до 45% от общей длины побега (рис. 3, а, б) [Там же].

Кустарники

У представителей данных жизненных форм бóльшая часть генеративного побега формирования становится многолетней и входит в состав ОСО. Отмирает только система цветоносных осей (соцветие и, если есть, обычно еще и паракладии). Нарастание акросимподиальное, иногда мезо-акросимподиальное. Следует отметить, что не все мощные побеги формирования полностью завершают цикл развития и остаются в стадии бутонизации или вовсе остаются вегетативными. У таких вегетативных побегов верхушечная зимующая почка не формируется, осевая часть практически целиком входит в состав ОСО, что характерно для видов, имеющих IV тип организации скелетных осей.

Spiraea latifolia (Aiton) Borkh., *S. salicifolia* L., *S. japonica* L., *Rosa rugosa* L., *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, *Rubus odoratus* L., *Sorbaria sorbifolia* L., *Symphoricarpus albus* (L.) S.F. Blake, *Hydrangea arborescens* L., *Buddleja davidii* Franch., *Genista tinctoria* L., *Hypericum kalmianum* L., *Tamarix hohenackeri* Bunge, *T. ramosissima* Ledeb. [Костина, 2009; Костина и др., 2020, 2021].

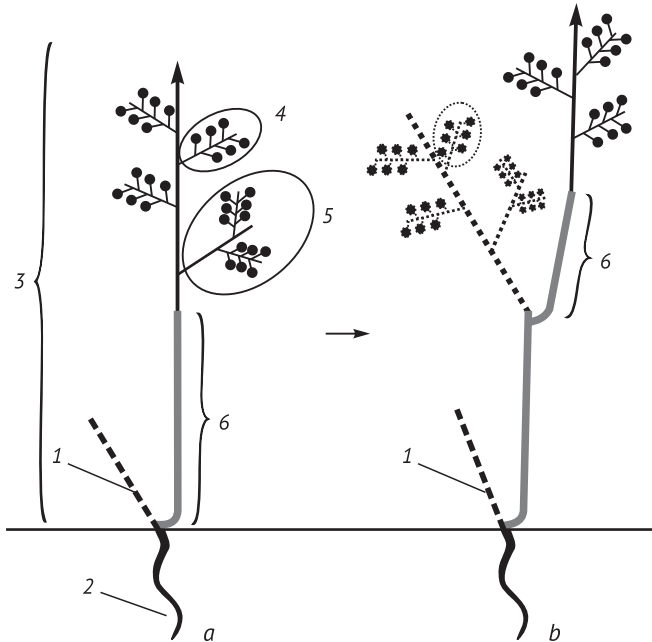


Рис. 3. Формирование в течение двух вегетационных сезонов основных скелетных осей *Hedysarum fruticosum* из генеративных побегов с пазушными соцветиями:
 1 – материнская основная скелетная ось; 2 – корневая система;
 3 – генеративный побег с пазушными соцветиями;
 4 – пазушное соцветие; 5 – паракладий; 6 – резид.
 Штриховой линией обозначены отмершие части растения, серой – основные скелетные оси

Fig. 3. Formation of the main skeletal axis *Hedysarum fruticosum* from generative shoots with axillary inflorescences during two growing seasons:

1 – the maternal main skeletal axis; 2 – root system;
 3 – generative shoot with axillary inflorescences;
 4 – axillary inflorescence; 5 – paracladium;
 6 – resid.

The dashed line indicates the dead parts of the plant, the grey line indicates the main skeletal axis

У полукустарника *Caroxylon nodulosum* 1/3–1/2 побега формирования с пазушными соцветиями в конце вегетации отмирают. Из почек возобновления на оставшейся живой части побегов формирования весной развиваются побеги возобновления [Акопян, 1999, 2013].

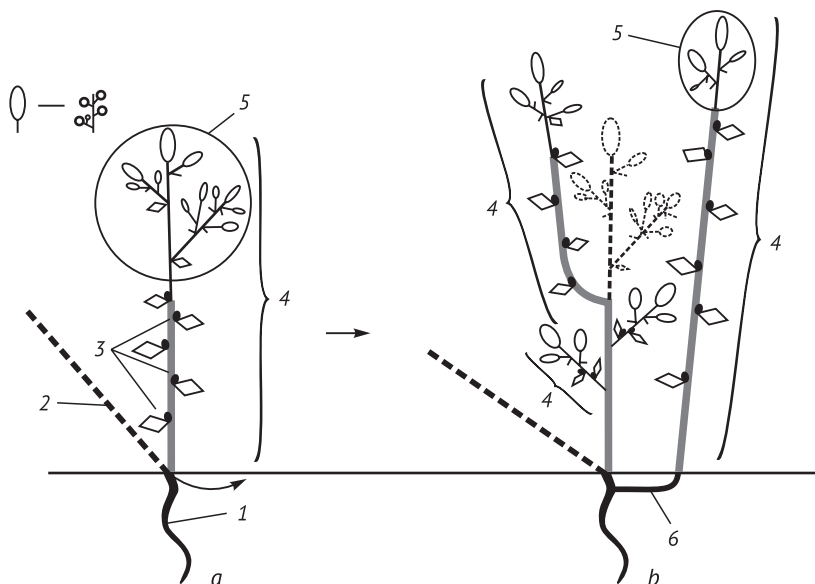


Рис. 4. Формирование основных скелетных осей у *Spiraea japonica* в течение двух лет:

a – система основных скелетных осей в прошлом году;

b – система основных скелетных осей в текущем году.

1 – корневая система; 2 – отмершая основная скелетная ось;

3 – генеративные почки; 4 – генеративный побег;

5 – соцветие с паракладиями; 6 – ксилоризом.

Штриховой линией обозначены отмершие части растения, серой – основные скелетные оси

Fig. 4. Formation of the main skeletal axes in *Spiraea japonica* during two years:

a – the system of main skeletal axes last year; *b* – the system of main skeletal axes in the current year.

1 – the root system; 2 – dead main skeletal axis; 3 – generative buds;

4 – generative shoot; 5 – inflorescence with paracladia; 6 – xylorizom.

The dashed line indicates the dead parts of the plant, the grey line is the main skeletal axis

Следует отметить, что характер симподиального нарастания определяется размерами соцветия и числом паракладиев, которое может варьировать в пределах вида и даже одного растения. Например, у *Spiraea japonica* длина цветоносной зоны может составлять почти половину от общей длины генеративного побега (рис 4, *a*). В этом случае побег замещения развивается практически в средней части материнского

побега, и нарастание можно охарактеризовать как близкое к мезосимподиальному. Если соцветие имеет небольшие размеры и паракладиев немного, то нарастание акросимподиальное (рис. 4, b).

II тип

ОСО на первых этапах состоят из вегетативных побегов и нарастают в течение одного и более вегетационных периодов моноподиально. После образования из верхушечной почки генеративного побега с терминальным соцветием моноподиальное нарастание оси сменяется на различные варианты симподиального.

Возобновление нарастания ОСО обычно происходит за счет почек возобновления, расположенных на резиде генеративного побега, а в случае формирования односезонного генеративного побега – из почек, находящихся на последнем приросте вегетативного побега.

Полукустарники и полукустарнички

1 вариант. Моноподиальное нарастание может продолжаться от одного до нескольких лет. Генеративные побеги удлинённые, отмирают полностью, или остается минирезид. ОСО состоят или только из осевых участков вегетативных побегов (розеточных, верхнерозеточных, коротких и длинных) (рис. 5, a, b', c', d'), или еще и из минирезидов генеративных побегов (рис. 5, a, b'', c''). Нарастание базисимподиальное, но может быть и бази-мезосимподиальное, как у *Artemisia santonica* L.

Полукустарнички: *A. pauciflora*, *A. lerchiana* Web., *A. marschalliana* Spreng, *A. absinthium* L., *A. campestris* s.str. [Беэр, 2005].

2 вариант. Моноподиальное нарастание длится в течение одного или более вегетационных периодов. После образования генеративного побега из верхушечной почки вегетативного побега нарастание сменяет на бази-мезосимподиальное, мезосимподиальное или мезоакросимподиальное, что обусловлено отмиранием генеративного побега на 1/3, 1/2 или 2/3 своей длины.

A. arenaria DC sensu Leonova, *A. salsoloides* Willd., *A. tschernieviana* Bess., *A. campestris* s.str. (при благоприятных условиях зимовки). У полукустарника *A. abrotanum* L. (рис. 6) после цветения отмирает только соцветие, а почки возобновления могут формироваться даже на нижних паракладиях [Там же]. Растения с такой организацией близки к кустарникам. У *Bassia prostrata* (L.) Beck отмирает более половины генеративного побега [Мазуренко, Хохряков, 1977; Дзюбенко и др., 2009].

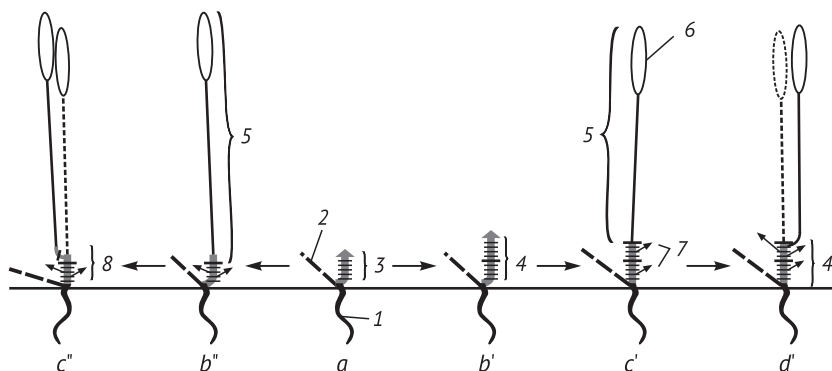


Рис. 5. Формирование моноподиально-симподиально нарастающей основной скелетной оси:

a, b', c', d' – у *Artemisia hololeuca* M.B. из осевых частей вегетативных побегов в течение четырех лет; *a, b'', c''* – у *A. santonica* L. из осевых частей вегетативных побегов и из минирезидов генеративных побегов в течение трех лет [Беэр, 2005].

1 – корневая система; 2 – материнская основная скелетная ось; 3 – розеточный вегетативный побег; 4 – резид из осевых участков розеточных вегетативных побегов; 5 – удлиненный генеративный побег; 6 – верхушечное соцветие; 7 – вегетативные ассимилирующие побеги; 8 – резид из осевых участков розеточных вегетативных побегов и минирезида генеративного побега.

Штриховой линией обозначены отмершие части растения, серой – основные скелетные оси

Fig. 5. Formation of monopodial-sympodially accreting main skeletal axis:

a, b', c', d' – in *Artemisia hololeuca* M.B. the main skeletal axis within four years; *a, b'', c''* – of *Artemisia santonica* L. from the axial parts of vegetative shoots and also from miniresides of generative shoots within three years [Beer, 2005].

1 – root system; 2 – maternal main skeletal axis; 3 – rosette vegetative shoot; 4 – resid from axial sections of rosette vegetative shoots; 5 – elongated generative shoot; 6 – apical inflorescence; 7 – vegetative assimilating shoots; 8 – resid from axial sections of rosette vegetative shoots and miniresid of generative shoot.

The dashed line indicates the dead parts of the plant, the grey line is the main skeletal axis

3 вариант. ОСО состоит только из вегетативных побегов. Генеративные побеги, завершающие ОСО, полностью отмирают после цветения и плодоношения.

Этот вариант реализуется у полукустарничков с полегающими ОСО. На первом этапе формирования ОСО состоит из вегетативного побега, который силлептически ветвится (рис. 7, а).

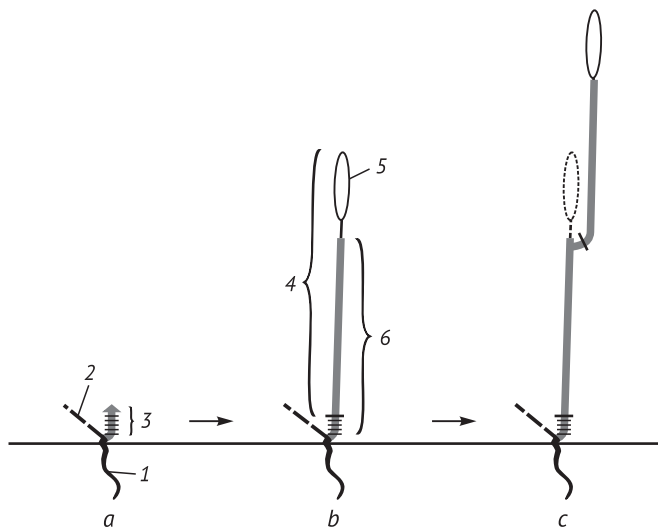


Рис. 6. Формирование основных скелетных осей у *Artemisia abrotanum* в течение трех вегетационных периодов:

1 – корневая система; 2 – материнская основная скелетная ось;
3 – розеточный вегетативный побег; 4 – генеративный побег;
5 – соцветие; 6 – резид из осевого участка розеточного вегетативного побега и резиды генеративного побега.

Штриховой линией обозначены отмершие части растения, серой – основные скелетные оси

Fig. 6. Formation of main skeletal axis *Artemisia abrotanum* during three growing seasons:

1 – root system; 2 – maternal main skeletal axis; 3 – rosette vegetative shoot;
4 – generative shoot; 5 – inflorescence; 6 – resid from axial sections of rosette vegetative shoots and resid of generative shoot.

The dashed line indicates the dead parts of the plant, the grey line is the main skeletal axis

На следующий год вегетативный побег и силлептические побеги завершаются генеративными побегами, которые отмирают в конце вегетационного периода. Длина генеративных побегов превосходит длину вегетативных побегов. Сохраняется и становится многолетней только ось вегетативного побега (рис. 7, b) и формируется побег замещения с силлептическими побегами. Нарастание ОСО сменяется с моноподиального на базисимподиальное или бази-мезосимподиальное (рис. 7, c). На следующий год побег замещения и силлептические побеги завершаются генеративными побегами (рис. 7, d). Таким образом, ОСО

образуется в результате регулярной смены моноподиального нарастания на мезо- или базисимподиальное, что характерно для полукустарничков.

Полукустарнички: *Thymus marschallianus* Willd., *Iberis simplex* DC [Мазуренко, Хохряков, 1977; Гогина, 1990; Таловская, 2022].

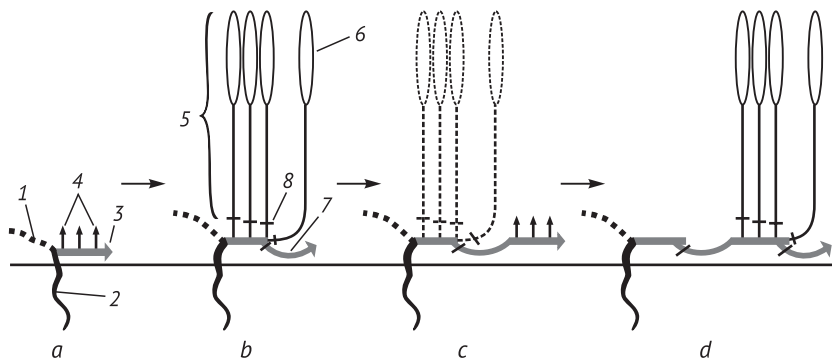


Рис. 7. Моноподиально-симподиальное нарастание основных скелетных осей *Thymus marschallianus*:

- 1 – материнская основная скелетная ось; 2 – корневая система;
- 3 – вегетативный побег, входящий в состав основной скелетной оси;
- 4 – силлептические побеги, образующиеся на растущем вегетативном побеге;
- 5 – генеративный побег; 6 – верхушечное соцветие; 7 – вегетативный побег замещения; 8 – граница между вегетативным и генеративным побегом.

Штриховой линией обозначены отмершие части растения, серой – основные скелетные оси

Fig. 7. Monopodial-sympodial accretion of the main skeletal axis of *Thymus marschallianus*:

- 1 – maternal main skeletal axis; 2 – root system; 3 – vegetative shoot that is part of the main skeletal axis; 4 – sylleptic shoots formed on a growing vegetative shoot; 5 – generative shoot; 6 – apical inflorescence; 7 – vegetative substitution shoot; 8 – boundary between vegetative and generative shoot.

The dashed line indicates the dead parts of the plant, the grey line indicates the main skeletal axis

Кустарники и кустарнички

Моноподиальное нарастание ОСО может продолжаться от двух до десяти и более лет. Вегетативные побеги удлиненные.

1 вариант. Из спящих почек, расположенных в базальной части материнской ОСО, формируется мощный вегетативный побег формирования, нарастающий моноподиально от двух до нескольких лет. Последний вегетативный прирост завершается терминальной почкой,

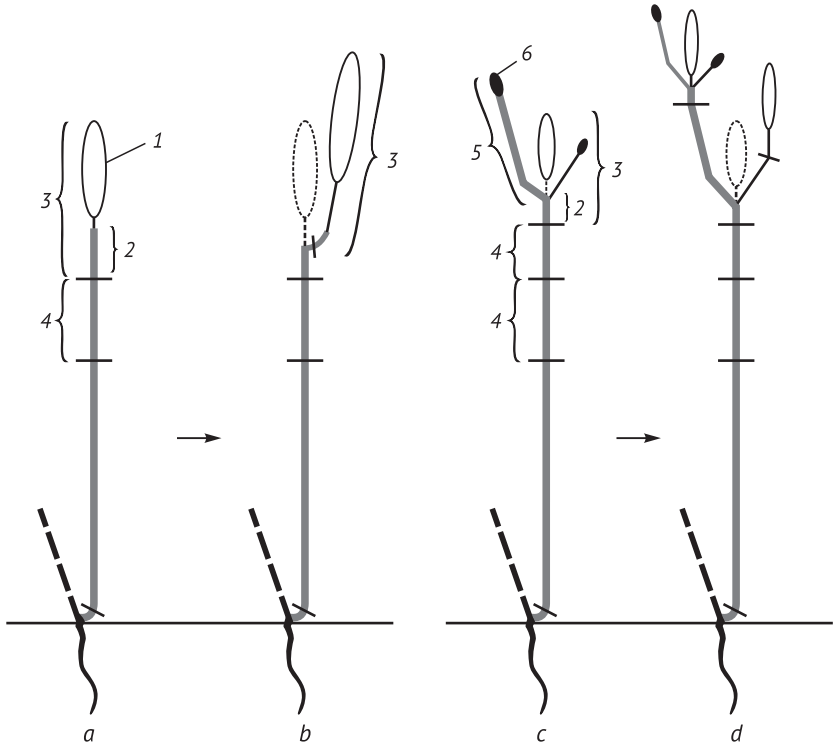


Рис. 8. Формирование основных скелетных осей в результате моноподиального и симподиального нарастания:

a-b – вариант 1; *c-d* – вариант 2.

1 – верхушечное соцветие; 2 – резид генеративного побега;
3 – генеративный побег, перевершинающий материнский;
4 – вегетативный побег, участвующий в формировании основной скелетной оси; 5 – силлептический вегетативный побег, развивающийся под соцветием; 6 – генеративная почка.

Штриховой линией обозначены отмершие части растения, серой – основные скелетные оси

Fig. 8. Formation of the main skeletal axis as a result of monopodial and sympodial accreting:

a-b – option 1; *c-d* – option 2.

1 – apical inflorescence; 2 – resid of the generative shoot;
3 – generative shoot overturning the maternal one; 4 – vegetative shoot involved in the formation of the main skeletal axis; 5 – sylleptic vegetative shoot developing under the inflorescence; 6 – generative bud.

The dashed line indicates the dead parts of the plant, the grey line indicates the main skeletal axis

из которой образуется генеративный побег с верхушечным соцветием. Далее в формировании ОСО принимают участие резиды генеративных побегов, и нарастание становится мезо-акросимподиальным, как, например, у кустарников *Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim., *Cottinus coggygria* Scop., *Rosa acicularis* Lindl. (рис. 8, а, b).

2 в а р и а н т. В вегетативной зоне генеративного побега формируются силлептические вегетативные побеги, завершающиеся генеративной почкой. Из этой почки на следующий год развивается генеративный побег, как у кустарника *Thelycrania alba* (L.) Pojark. (рис. 8, с, d).

3 в а р и а н т. Из почек регулярного возобновления, образовавшихся на резиде генеративного побега, формируются мощные вегетативные побеги, которые растут в течение одного-двух-трех сезонов, потом завершаются генеративной почкой, из которой развивается генеративный побег. Самый мощный из таких побегов участвует в формировании ОСО. Происходит, как и в варианте 2, чередование моноподиального и симподиального нарастания ОСО. Примером может служить кустарник *Viburnum tinus* L. (рис. 9, а–d). Вегетативные побеги под соцветием могут формироваться и в результате силлептического ветвления, как, например, у *Cornus alba* L.

4 в а р и а н т. Генеративные побеги полностью отмирают после цветения и плодоношения, как, например у кустарничка *Ledum palustre* L., многих видов кустарников из рода *Rhododendron*. У *R. catawbiense* Michx., *R. brachycarpum* D. Don ex G. Don, *R. arborescens* (Pursh) Torr. генеративные побеги формируются из верхушечных почек, у *R. ledebourii* Pojrk., *R. dauricum* L. – из верхушечных и пазушных. Акросимподиальное нарастание ОСО осуществляется за счет вегетативных почек, расположенных в дистальной части материнского вегетативного побега (рис. 9, е–f).

Варианты строения ОСО зависят от длительности моноподиального нарастания, которое может продолжаться от двух до четырех лет, например, у кустарников *Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim., *Weigela middendorffiana* (Carr.) C. Koch или дольше, до 15–20 лет, как например, у *Alnaster fruticosa* Rupr, при этом длина каждого последующего побега меньше предыдущего [Мазуренко, Хохряков, 1977].

III тип

ОСО нарастают моноподиально. В их образовании участвуют или только вегетативные побеги или еще и генеративные побеги с пазушными соцветиями, способные благодаря наличию верхушечной почки к моноподиальному нарастанию. Данный тип ОСО характерен только для кустарников и кустарничков.

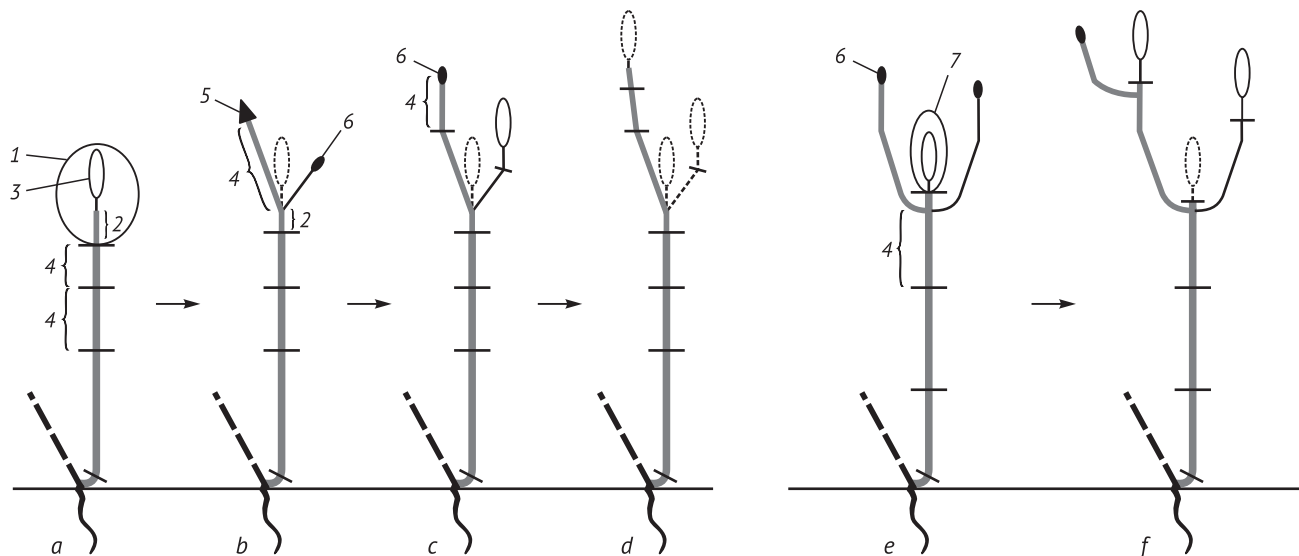


Рис. 9. Формирование основных скелетных осей в результате моноподиального и симподиального нарастания:
a-d – вариант 3; *e-f* – вариант 4. 1 – вегетативный побег; 2 – резид генеративного побега; 3 – верхушечное соцветие;
 4 – генеративный побег; 5 – вегетативная почка; 6 – генеративная почка; 7 – генеративный побег, полностью отмирающий
 в конце вегетационного периода

Штриховой линией обозначены отмершие части растения, серой – основные скелетные оси

Fig. 9. Formation of the main skeletal axis as a result of monopodial and sympodial accretion:
a-d – option 3; *e-f* – option 4. 1 – vegetative shoot; 2 – resid of the generative shoot; 3 – apical inflorescence; 4 – generative
 shoot; 5 – vegetative bud; 6 – generative bud; 7 – generative shoot, completely dying off at the end of the growing season.
 The dashed line indicates the dead parts of the plant, the grey line indicates the main skeletal axis

Кустарники и кустарнички

1 вариант. ОСО нарастают моноподиально и состоят из удлиненных вегетативных побегов, размеры которых постепенно уменьшаются от базального к дистальному концу скелетной оси. Завершив цикл развития, меристема скелетной оси отмирает и не переходит в репродуктивное состояние. Генеративные побеги с верхушечными соцветиями не принимают участие в формировании основной скелетной оси, однако резиды генеративных побегов могут участвовать в формировании осей II и последующих порядков. Генеративные побеги могут развиваться из терминальных и пазушных почек (рис. 10, а).

Кустарники – *Hydrangea petiolaris* Sieb. et Zucc., *Ribes aureum* Pursh R. *nigrum* L., *R. rubrum* L., *R. uva-crispa* L.

2 вариант. ОСО нарастают моноподиально, состоят из удлиненных вегетативных побегов. Генеративные побеги с терминальным соцветием развиваются только из пазушных почек регулярного возобновления, полностью отмирают после цветения и плодоношения и не участвуют в формировании многолетней системы растения (рис. 10, б).

Кустарники – *Prunus padus* L., *P. virginiana* L., *P. cerasus* L., *P. fruticosa* Pall., *Daphne mezereum* L., *Rubus idaeus* L. [Костина, 2005]. К этому варианту можно отнести кустарничек *Linnaea borealis* L., у которого генеративные побеги обычно отмирают в конце вегетационного сезона [Мазуренко, Хохряков, 1977].

Особый интерес представляют моноподиально нарастающие стелющиеся кустарнички, выделенные В.Н. Голубевым (1968) в группу моноподиальных полукустарничков, например, *Helianthemum stevenii* Rupr. ex Juz. et Pozdeeva. У особой этого вида ОСО может нарастать моноподиально до 12 лет, не переходя в репродуктивное состояние. Длина вегетативных годичных побегов, составляющих скелетную ось, не превышает 2 см. Генеративные побеги длиной 10–20 см, полностью отмирающие после цветения и плодоношения, располагаются на вегетативном побеге прошлого года (рис. 11, а). Также устроены ОСО у кустарничка *Helianthemum canum* (L.) Baumg. [Там же]. У *Thymus tauricus* Klokov et Des.-Shost. принцип организации такой же, но односезонные генеративные побеги длиной всего 2–5 см (рис. 11, б) [Голубев, 1968]. Согласно нашей классификации, эти виды имеют 2 вариант (III тип) организации основных скелетных осей.

3 вариант. ОСО формируются из вегетативных, а также из генеративных побегов с пазушными цветоносами, сохраняющих способность к дальнейшему моноподиальному нарастанию (рис. 10, с). Зона с пазушными цветоносами может находиться в проксимальной части

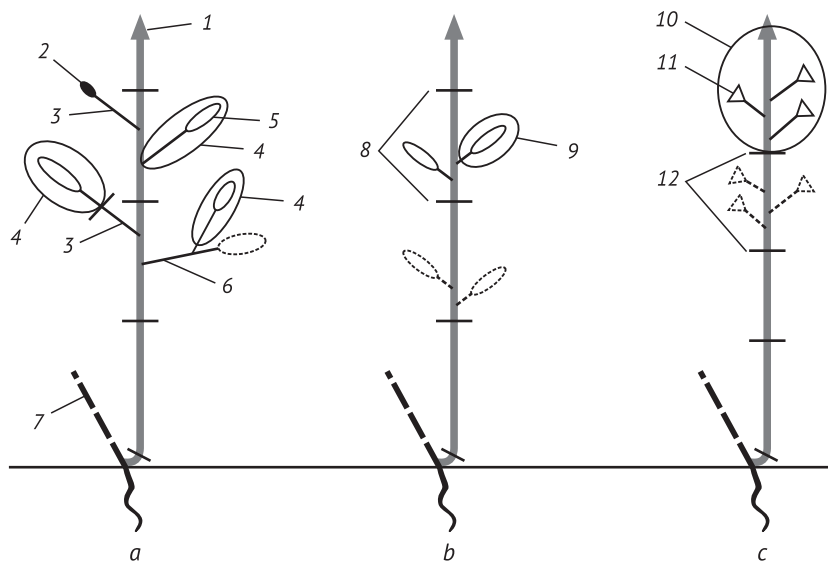


Рис. 10. Моноподиально нарастающая основная скелетная ось, состоящая из вегетативных побегов:

a – генеративные побеги отмирают не полностью; *b* – генеративные побеги отмирают полностью; *c* – основная скелетная ось состоит из вегетативных побегов и генеративных побегов с пазушными соцветиями.

1 – основная скелетная ось, нарастающая моноподиально; 2 – генеративная почка; 3 – вегетативный побег; 4 – генеративный побег; 5 – верхушечное соцветие; 6 – резид генеративного побега; 7 – материнская основная скелетная ось; 8 – границы между годичными вегетативными побегами, входящими в состав основных скелетных осей; 9 – генеративный побег, полностью отмирающий после цветения и плодоношения; 10 – генеративный побег с пазушными соцветиями; 11 – пазушное соцветие; 12 – граница между генеративными побегами с пазушными соцветиями

Fig. 10. Monopodially accreting main skeletal axis consisting of vegetative shoots:

a – generative shoots do not die off completely; *b* – generative shoots die off completely; *c* – the main skeletal axis consists of vegetative shoots and generative shoots with axillary inflorescences.

1 – main skeletal axis with monopodially growth; 2 – generative bud; 3 – vegetative shoot; 4 – generative shoot; 5 – apical inflorescence; 6 – resid of generative shoot; 7 – maternal main skeletal axis; 8 – boundaries between annual vegetative shoots that are part of the main skeletal axis; 9 – generative shoot, completely dying off after flowering and fruiting; 10 – generative shoot with axillary inflorescences; 11 – axillary inflorescence; 12 – border between generative shoots with axillary inflorescences

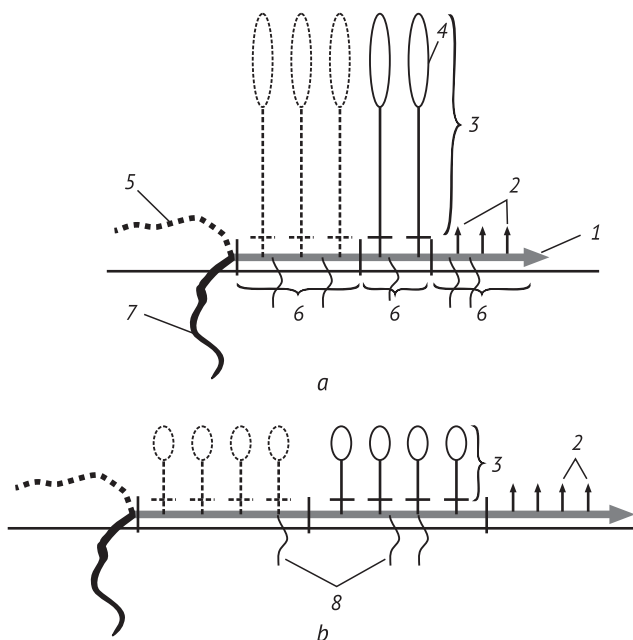


Рис. 11. Строение основных скелетных осей у моноподиально нарастающих стелющихся кустарничков:

a – *Helianthemum canum*; *b* – *Thymus tauricus*.

- 1 – основная скелетная ось, нарастающая моноподиально;
- 2 – сиплетический побег;
- 3 – генеративный побег;
- 4 – соцветие;
- 5 – материнская основная скелетная ось;
- 6 – вегетативный побег, участвующий в построении основной скелетной оси;
- 7 – главный корень;
- 8 – придаточные корни.

Штриховыми линиями обозначены отмершие части растения, серыми – основные скелетные оси

Fig. 11. Structure of the main skeletal axes of monopodially accreting creeping dwarf shrubs:

a – *Helianthemum canum*; *b* – *Thymus tauricus*.

- 1 – the main skeletal monopodially accreting axis;
- 2 – sylpetic shoot;
- 3 – generative shoot;
- 4 – inflorescence;
- 5 – maternal main skeletal axis;
- 6 – vegetative shoot involved in the construction of the main skeletal axis;
- 7 – main root;
- 8 – adventitious roots.

The dashed line indicates the dead parts of the plant, the grey line is the main skeletal axis

генеративного побега (*Lonicera caerulea* L.), в его средней части (*L. xylosteum* L.) или ближе к верхушке (*L. japonica* Thunb.). У этих видов жимолостей верхушечные почки генеративных побегов нередко сохраняются и возможно возобновление моноподиального нарастания [Мазуренко, 1972; Мазуренко, Хохряков, 1977].

Кустарники – виды родов *Frangula*, *Euonymus*, *Caragana*, *Elaeagnus*, *Hippophaë rhamnoides* L., *Ilex verticillate* (L.) A. Gray, *Toxicodendron vernix* (L.) Kuntze, *Mahonia aquifolium* (Pursh) Nutt., кустарнички – *Calluna vulgaris* (L.) Hull, *Cassiope ericoides* (Pall.) D. Don, *Daphne pontica* L., *Salvia canescens* C.A. Mey., который А.А. Магомедов (1972) и Е.С. Каламбет (1985) относили к жизненной форме полукустарничек.

IV тип

ОСО нарастают симподиально и состоят из удлиненных вегетативных побегов или из генеративных побегов с пазушными соцветиями. У вегетативных и генеративных побегов не формируется верхушечная зимующая почка, но ось побегов целиком входит в состав многолетней системы растения. Этот тип организации характерен для кустарников и кустарничков.

Кустарники и кустарнички

1 вариант. ОСО состоит из вегетативных побегов. Пазушные генеративные побеги с верхушечными соцветиями образуются из зимующих почек, которые заложены на материнском вегетативном побеге. После цветения и плодоношения генеративные побеги отмирают не полностью. Остающиеся многолетние участки генеративных побегов с почками возобновления (резиды) участвуют в формировании небольших веточек.

У невысоких кустарников, например, *Physocarpus opulifolia* (L.) Maxim., *Deutzia scabra* Thunb., *Phyladelphus coronarius* L., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Braum, *Spiraea hypericifolia* L., *S. media* Schmidt, *S. chamaedryfolia* L., *Tamarix litwinowii* Gorschk., *Berberis amurensis* Rupr., *Sambucus racemosa* L., *Atraphaxis pyrifolia* Bunge, *A. muschketowii* Krasn. нарастание основной скелетной оси ближе к мезосимподиальному, т.к. генеративные побеги и образующиеся на их основе недолговечные веточки занимают верхнюю треть материнского побега. Этот участок функционирует недолго – два-три года, а затем отмирает (рис. 12, а). Отмирание верхушки двухлетнего побега обусловлено ранним завершением цикла побега формирования.

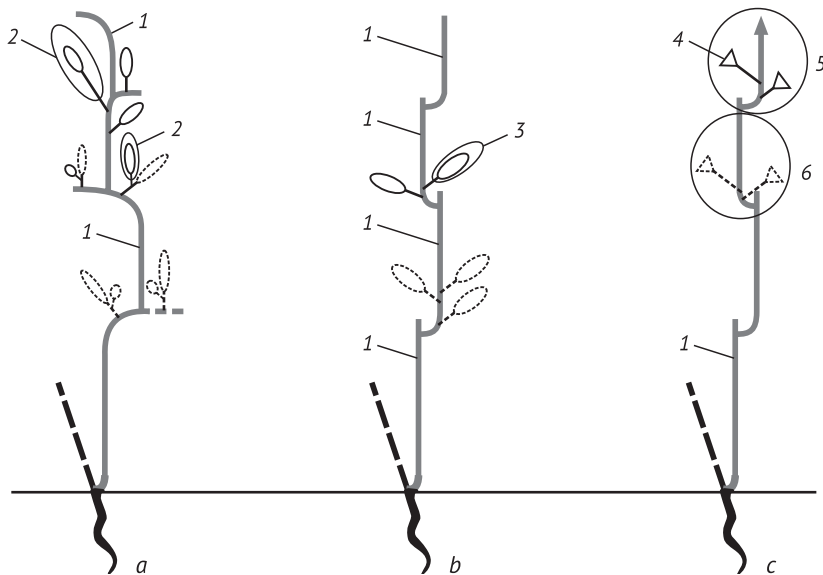


Рис. 12. Основная скелетная ось нарастает симподиально и состоит из вегетативных побегов:

a – генеративные побеги в конце вегетационного сезона отмирают не полностью; *b* – генеративные побеги отмирают полностью; *c* – основные скелетные оси состоят из генеративных побегов с пазушными соцветиями.

1 – вегетативный побег; 2 – генеративный побег с верхушечным соцветием, не полностью отмирающий в конце вегетационного сезона; 3 – генеративный побег, полностью отмирающий в конце вегетационного сезона; 4 – пазушное соцветие; 5 – генеративный побег с пазушными соцветиями текущего года, сохраняющий способность к нарастанию после образования пазушных соцветий; 6 – генеративный побег с пазушными соцветиями прошлого года.

Штриховой линией обозначены отмершие части растения, серой – основные скелетные оси

Fig. 12. The main skeletal axis accretes sympodially and consists of vegetative shoots:

a – generative shoots do not die off completely at the end of the growing season; *b* – generative shoots die off completely; *c* – main skeletal axes consist of generative shoots with axillary inflorescences.

1 – vegetative shoot; 2 – generative shoot with apical inflorescence, not completely dying off at the end of the growing season; 3 – generative shoot, completely dying off at the end of the growing season; 4 – axillary inflorescence; 5 – generative shoot with axillary inflorescences of the current year, retaining the ability to grow after the formation of axillary inflorescences; 6 – generative shoot with axillary inflorescences of the previous year.

The dashed line indicates the dead parts of the plant, the grey line is the main skeletal axis

У крупных кустарников, например, у *Corylus avellana* (L.) H. Karst., *Syringa vulgaris* L. нарастание акросимподиальное.

2 вариант. В отличие от предыдущего варианта, генеративные побеги односезонные, как, например, у низких кустарников *Salix aurita* L., *S. myrtilloides* L. и высоких кустарников *S. cinerea* L., *Prunus tenella* Batsch, *Syringa vulgaris* L. (рис. 12, b).

3 вариант. Скелетные оси состоят из вегетативных и генеративных побегов с пазушными соцветиями, например, у небольшого кустарника – *Rhamnus pallasii* Fisch. et C.A. [Мазуренко, Хохряков, 1977], у кустарничка – *Vaccinium myrtillus* L. (рис. 12, c). В случае гибели верхушечной почки этот вариант строения могут иметь кустарники *Lonicera caerulea* и *L. xylostemum* [Мазуренко, 1972]. У всех перечисленных выше видов отмирает верхушка генеративного побега и пазушные соцветия. Нарастание акросимподиальное.

Обсуждение

Все разнообразие строения ОСО было сведено к четырем типам, между которыми есть переходные варианты.

I тип – ОСО формируется в результате симподиального нарастания и состоят из резидов генеративных удлинённых побегов. Основное различие между полудревесными и кустарниковыми жизненными формами заключается в том, что у кустарниковых жизненных форм отмирает только верхушечное соцветие или пазушные соцветия, а у полудревесных – ещё и часть вегетативной зоны генеративных побегов. Причём степень отмирания вегетативной зоны зависит от погодных, климатических и микроклиматических условий произрастания. Все эти факторы затрудняют разграничение травянистых, полудревесных и древесных жизненных форм, что отмечалось многими исследователями [Рачковская, 1957; Беспалова, 1965].

Полукустарнички, у которых отмирает значительная часть генеративных побегов, близки к длиннопобеговым травянистым многолетникам. Для видов с такой организацией побеговой системы, как например, *Linaria alpina*, *Euphorbia seguieriana*, Л.Е. Гатцук (1974) предложила термин «гербоид». В зависимости от условия обитания особи ряда видов могут иметь травянистую или полудревесную жизненные формы. Например, в условиях высокогорного Памира на мелкощепнистом склоне жизненную форму особей *Nepeta pamirensis* описывают как аэроксильный полукустарничек, а при избыточном увлажнении относят к каудексовым стержнекорневым травянистым многолетникам [Асташенков, 2015]. Жизненная форма *Astragalus ceratoides* M. Bieb.

в различных условиях произрастания изменяется от многолетних трав до полукустарничка [Куприянов, Овчинников, 2015].

Жизненные формы полукустарничков и полукустарников, у которых сохраняется и становится многолетней значительная часть вегетативной зоны генеративных побегов, близки к жизненным формам кустарников или кустарничков. Например, по одним литературным источникам жизненная форма *Lespedeza bicolor* Twcz. – кустарник [Мазуренко, Хохряков, 1977; Древесные растения..., 2005], а по другим – кустарник или полукустарник [Павлов, 1989]. *Hypericum androsaemum* L. относят то к кустарникам [Мазуренко, Хохряков, 1977], то к полукустарникам [Шишкин, Бобров, 1949]. Такая же ситуация складывается и с *Paeonia delavayi* Franchet.

Среди представителей I типа есть немало видов кустарников, широко используемых в озеленении. У представителей этой группы все почки, даже спящие, потенциально являются генеративными, и ОСО строятся из резидов генеративных побегов. Способ нарастания ОСО определяется длиной соцветия и числом паракладиев и может варьировать от мезоакросимподиального до акросимподиального.

II тип ОСО формируется в результате как моноподиального, так и симподиального нарастания, сменяющих друг друга в процессе формирования оси. Причем прекращение моноподиального нарастания нередко обусловлено переходом меристемы оси в репродуктивное состояние. При анализе побеговых систем растений, относящихся ко II типу, обычно используют понятие «монокарпический побег».

Полудревесные представители II типа различаются по степени участия вегетативных и генеративных побегов в построении ОСО. Если вклад тех и других в скелетную основу незначителен, то формируется жизненная форма, близкая к полурозеточным многолетним травянистым растениям. При возрастании роли осевых участков вегетативных и генеративных побегов в построении ОСО происходит становление жизненной формы, которую Е.И. Рачковская (1957) и З.Г. Беспалова (1965) относили к группе настоящих полукустарничков, близких к кустарниковым жизненным формам.

Следует отметить, что у полукустарниковых жизненных форм II типа нарастание ОСО на первых этапах моноподиальное. Однако укороченные или короткие вегетативные побеги лишь немного приподнимают скелетную ось над поверхностью земли. У кустарниковых жизненных форм вся стеблевая часть удлинненных вегетативных побегов включается в систему ОСО. Это способствует быстрому росту стволика в высоту и формированию кроны.

III тип – моноподиальный. Характерен только для кустарников и кустарничков. В формировании ОСО генеративные побеги не задействованы, но могут участвовать в построении скелетных осей более высоких порядков.

Генеративные побеги с пазушными соцветиями у кустарниковых жизненных форм, в отличие от травянистых растений и полукустарников, могут сохранять способность к дальнейшему моноподиальному нарастанию и принимать участие в построении ОСО.

Моноподиальный тип полукустарничков, описанный В.Н. Голубевым (1968), под определение данной жизненной формы не попадает, поскольку отмирают только односезонные генеративные побеги, а ОСО длительно нарастает моноподиально. Внешнее сходство с полукустарничком возникает из-за того, что длина генеративных побегов в два и более раз превышает длину вегетативных приростов ОСО, на которых они образуются. Поэтому отмирание удлинённых односезонных генеративных побегов создает впечатление отмирания скелетных осей.

IV тип – симподиальный. ОСО строятся на основе вегетативных побегов и нарастают симподиально. Симподиальное нарастание обычно связано не с переходом меристем осей в репродуктивное состояние, а с абортацией верхушек вегетативных побегов, вызванной эндогенными причинами. Встречается только у кустарниковых жизненных форм. В пределах этого типа у кустарников симподиальное нарастание может меняться от мезо-акросимподиального, более характерного для невысоких кустарников, до акросимподиального – у высоких, что сближает их с жизненной формой «дерево».

Мезо-акросимподиальное нарастание некоторых кустарников, у которых пазушные генеративные побеги располагаются в дистальной части материнского побега, обусловлено не особенностями отмирания побега после цветения и плодоношения, а непродолжительным циклом развития основной скелетной оси.

Выводы

1. Выделено и описано 4 типа организации ОСО. Полукустарниковые жизненные формы имеют I и II типы организации ОСО, кустарниковые – все четыре.

2. При выделении типов ОСО учтены особенности организации не только генеративных побегов с верхушечными соцветиями, но и генеративных побегов с пазушными соцветиями.

3. Основной признак, разделяющий типы основных скелетных осей, – способ нарастания ОСО, степень участия генеративных и вегетативных

побегов в построении ОСО, характер отмирания генеративных побегов. У кустарниковых жизненных форм отмирает только соцветие, а вся вегетативная зона генеративного побега становится многолетней, у полукустарниковых жизненных форм отмирает еще и часть вегетативной зоны генеративного побега.

4. Среди полукустарничков есть виды, по структурной организации осей близкие к травянистым многолетникам: у видов с I типом осей – к длиннопобеговым травянистым многолетникам, у видов со II типом – к полурозеточным травянистым многолетникам.

5. Затруднения с определением жизненных форм у многих видов, имеющих I и II типы ОСО, обусловлено влиянием условий произрастания на степень отмирания генеративных побегов.

6. Вопреки устоявшемуся мнению о незначительной роли генеративных побегов в построении многолетней осевой системы кустарников, у видов с I типом ОСО эти скелетные оси состоят только из резидов генеративных побегов.

7. Ошибочное отнесение В.Н. Голубевым (1968) стелющихся моноподиально нарастающих кустарничков к полукустарничкам связано с акцентом не на длительно нарастающих скелетных осях, а на ежегодно отмирающих травянистых удлинённых ортотропных генеративных побегах.

Библиографический список / References

Акопян Ж.А. Биолого-морфологические особенности и таксономический состав семейства маревых (Chenopodiaceae Vent.) в южном Закавказье: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 2013. [Akopyan Zh.A. Biologo-morfologicheskie osobennosti i taksonomicheskiy sostav semeystva marevyh (Chenopodiaceae Vent.) v yuzhnom Zakavkaze [Biological and morphological features and taxonomic composition of the gonopodiaceae family (Chenopodiaceae Vent.) in Southern Transcaucasia]. Dr. Hab. theses. Yerevan, 2013.]

Акопян Ж.А. О видах секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl рода *Salsola* L. (Chenopodiaceae) в Армении // Биологический журнал Армении. 1999. Т. 3–4. № 52. С. 271–274. [Akopyan Zh.A. About the species of section *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl of the genus *Salsola* L. (Chenopodiaceae) in Armenia. *Biological Journal of Armenia*. 1999. Vol. 3–4. No. 52. Pp. 271–274. (In Rus.)]

Асташенков А.Ю. Морфологическая адаптация *Nepeta pamirensis* Franch. (Lamiaceae) к условиям высокогорного Памира // Сибирский экологический журнал. 2015. № 5. С. 770–784. [Astashenkov A.Yu. Morphological adaptation of *Nepeta pamirensis* Franch. (Lamiaceae) to the conditions of the high mountain Pamirs. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2015. No. 5. Pp. 770–784. (In Rus.)]

Беспалова З.Г. К биологии полукустарничков-эдикаторов фитоценозов ногайских пустынных степей и сухих степей Центрального Казахстана // Ботанический журнал. 1960. Т. 45. № 10. С. 1462–1475. [Bespalova Z.G. On the biology of subshrub edificators of phytocenoses of the Nogai desert steppes and dry steppes of Central Kazakhstan. *Botanicheskii Zhurnal*. 1960. Vol. 45. No. 10. Pp. 1462–1475. (In Rus.)]

Беспалова З.Г. О жизненной форме «полукустарничек» // Проблемы современной ботаники. Т. 2. М.; Л., 1965. С. 65–69. [Bespalova Z.G. About the life form of “semi-shrub”. *Problemy sovremennoy botaniki*. Vol. 2. Moscow; Leningrad, 1965. Pp. 65–69. (In Rus.)]

Безр А.С. Сравнительное биоморфологическое исследование восточноевропейских представителей рода *Artemisia* L. (Asteraceae Dumort.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2005. [Beer A.S. Svravnitelnoe biomorfologicheskoe issledovanie vostochnoevropeyskikh predstaviteley roda *Artemisia* L. (Asteraceae Dumort.) [Comparative biomorphological study of Eastern European representatives of the genus *Artemisia* L. (Asteraceae Dumort.)]. PhD theses. Moscow, 2005.]

Биоморфология растений / Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. М., 2005. [Zhmylev P.Yu., Alekseev Yu.E., Karpukhina E.A., Balandin S.A. Biomorfologiya rasteniy [Plant biomorphology]. Moscow, 2005.]

Гатцук Л.Е. Жизненные формы в роде *Hedysarum* L. и их эволюционные взаимоотношения // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1967. Т. LXXII. Вып. 3. С. 53–64. [Gatsuk L.E. Life forms in the genus *Hedysarum* L. and their evolutionary relationships. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 1967. Vol. LXXII. No. 3. Pp. 53–64. (In Rus.)]

Гатцук Л.Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1974. Т. LXXIX. Вып. 3. С. 84–100. [Gatsuk L.E. To methods of description and determination of life forms in seasonal climate. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 1974. Vol. LXXIX. No. 3. Pp. 84–100. (In Rus.)]

Гогина Е.Е. Изменчивость и формообразование в роде Тимьян. М., 1990. [Gogina E.E. Izmenchivost i formoobrazovanie v rode Timyan [Variability and morphogenesis in the genus *Thyme*]. Moscow, 1990.]

Голубев В.Н. К определению понятий жизненных форм полукустарничков, полукустарничков, кустарничков и кустарников // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 1973. Вып. 1 (20). С. 9–12. [Golubev V.N. To the definition of the concepts of life forms of dwarf semi-shrubs, semi-shrubs, dwarf shrubs and shrubs. *Bulletin of the State Nikitsky Botanical Garden*. 1973. Vol. 1 (20). Pp. 9–12. (In Rus.)]

Голубев В.Н. О морфогенезе моноподиальных полукустарничков крымской яйлы // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1968. Т. 73. Вып. 4. С. 63–71. [Golubev V.N. On the morphogenesis of monopodial dwarf semi-shrubs of the Crimean yayla (plateau). *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 1968. Vol. 73. No. 4. Pp. 63–71. (In Rus.)]

Дорохина Л.Н. О жизненных формах полыней подрода *Dracunculus* (Bess.) Rydb. и переходе от трав к полукустарникам // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1978. Т. 83. Вып. 4. С. 97–107. [Dorokhina L.N. About the life forms of wormwood subgenus *Dracunculus* (Bess.) Rydb. and the transition from herbs to shrubs. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series.* 1978. Vol. 83. No. 4. Pp. 97–107. (In Rus.)]

Древесные растения Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН: 60 лет интродукции / Плотникова Л.С., Александрова М.С., Беляева Ю.Е. и др. М., 2005. [Plotnikova L.S., Aleksandrova M.S., Belyaeva Yu.E. et al. *Drevesnye rasteniya Glavnogo botanicheskogo sada im. N.V. Tsitsina RAN* [Woody plants of the N.V. Tsitsin Main Botanical Garden RAS: 60 years of introduction]. Moscow, 2005.]

Каламбет Е.С. О периодичности роста побегов некоторых видов рода *Salvia* L. семейства Labiatae // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1985. Т. 90. Вып. 5. С. 72–87. [Kalambet E.S. On the periodicity of shoot growth of some species of the genus *Salvia* L. of the Labiatae family. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series.* 1985. Vol. 90. No. 5. Pp. 72–87. (In Rus.)]

Козлова Н.А. Анатомо-морфологическая характеристика полукустарничков Восточного Крыма // Ботанический журнал. 1953. Т. 38. № 4. С. 497–512. [Kozlova N.A. Anatomical and morphological characteristics of subshrubs of the Eastern Crimea. *Botanicheskii Zhurnal.* 1953. Vol. 38. No. 4. Pp. 497–512. (In Rus.)]

Костина М.В. Генеративные побеги древесных покрытосеменных растений умеренной зоны: Дис. ... д-ра биол. наук. М., 2009. [Kostina M.V. *Generativnyye pobegi drevesnykh pokrytosemennykh rasteniy umerennoy zony* [Generative shoots of woody angiosperms of the temperate zone]. Dr. Hab. dis. Moscow, 2009.]

Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Викторов В.П. Понятие «побег» в биоморфологии: ритмологический аспект апикального роста и ветвления // Биоморфология растений: традиции и современность. Киров, 2022. С. 38–58. [Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Viktorov V.P. The concept of “shoot” in biomorphology: Rhythmological aspect of apical growth and branching. *Biomorfologiya rasteniy: traditsii i sovremennost.* Киров, 2022. Pp. 38–58. (In Rus.)]

Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Павлова И.В. Структурно-ритмологические особенности побеговых систем видов рода *Tamarix* L. (Tamaricaceae), обуславливающие адаптацию этих видов в Московском регионе // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2020. Т. 125. Вып. 6. С. 21–32. [Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Pavlova I.V. Structural and rhythmological features of shoot systems of species of the genus *Tamarix* L. (Tamaricaceae), which determine the adaptation of these species in the Moscow region. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series.* 2020. Vol. 125. No. 6. Pp. 21–32. (In Rus.)]

Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Ясинская О.И. Структурно-ритмологические особенности побеговых систем видов родов *Spiraea* L., *Buddleja* L., *Tamarix* L., обуславливающие адаптацию этих видов при интродукции // Труды по интродукции и акклиматизации растений / Под ред. А.В. Федорова. Ижевск, 2021. Вып. 1. С. 587–582. [Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Yasinskaya O.I. ...]

Structural and rhythmological features of the shoot systems of species of the genera *Spiraea* L., *Buddleja* L., *Tamarix* L., which determine the adaptation of these species during introduction. *Trudy po introduktsii i akklimatizatsii rasteniy*. A.V. Fedorov (ed.). Izhevsk, 2021. Vol. 1. Pp. 587–582. (In Rus.)]

Костина М.В., Юрцева О.В. Структурно-ритмологическая организация побеговых систем трех видов рода *Atraphaxis* L. (Polygonaceae): *Atraphaxis frutescens* (L.) K. Koch., *A. replicata* Lam., *A. pyrifolia* Bunge // Сибирский экологический журнал. 2021. Т. 28. № 3. С. 305–323. [Kostina M.V., Yurtseva O.V. Structural and rhythmic organization of shoot systems of three species of the genus *Atraphaxis* L. (Polygonaceae): *Atraphaxis frutescens* (L.) K. Koch., *A. replicata* Lam., *A. pyrifolia* Bunge. *Sibirskiy Ekologicheskii Zhurnal*. 2021. Vol. 28. No. 3. Pp. 305–323. (In Rus.)]

Куприянов А.Н., Овчинников А.Ю. Состояние популяции и особенности возрастных состояний астрагала рогового (*Astragalus ceratoides* Bieb.) на границе ареала // Вестник Кемеровского государственного университета. 2015. № 4 (64). Т. 3. С. 42–47. [Kupriyanov A.N., Ovchinnikov A.Yu. Population status and age-specific features of *Astragalus ceratoides* Bieb. at the border of the range. *Vestnik Kemerovskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2015. Vol. 4 (64). No. 3. Pp. 42–47. (In Rus.)]

Магомедов А.А. О побегообразовании *Salvia canescens* С.А.М. // Ботанический журнал. 1972. Т. 57. № 2. С. 230–233. [Magomedov A.A. About shoot formation of *Salvia canescens* С.А.М. *Botanicheskii Zhurnal*. 1972. Vol. 57. No. 2. Pp. 230–233. (In Rus.)]

Мазуренко М.Т. Некоторые особенности морфогенеза трех видов жимолости // Бюллетень Главного ботанического сада. 1972. Вып. 83. С. 78–82. [Mazurenko M.T. Some features of the morphogenesis of three types of honeysuckle. *Bulleten Glavnogo botanicheskogo sada*. 1972. Vol. 83. Pp. 78–82. (In Rus.)]

Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. М., 1977. [Mazurenko M.T., Khokhryakov A.P. *Struktura i morfogenez kustarnikov* [Structure and morphogenesis of shrubs]. Moscow, 1977.]

Морфология и география экотипов *Kochia prostrata* (L.) Schrad. Средней Азии, Казахстана и Монголии / Дзюбенко Н.И., Сосков Ю.Д., Хусайнов С.Х., Агаев М.Г. // Сельскохозяйственная биология. 2009. № 5. С. 25–39. [Dzyubenko N.I., Soskov Yu.D., Khusainov S.Kh., Agaev M.G. Morphology and geography of ecotypes of *Kochia prostrata* (L.) Schrad. in Central Asia, Kazakhstan and Mongolia. *Selskokhozyaistvennaya biologiya*. 2009. No. 5. Pp. 25–39. (In Rus.)]

Павлов Н.С. Сем. Бобовые – Fabaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Под ред. С.С. Харкевича. Л, 1989. Т. 4. С. 200. [Pavlov N.S. Legume family – Fabacea. *Sosudistye rasteniya sovetskogo Dalnego Vostoka*. S.S. Harkevich (ed.). Leningrad, 1989. Vol. 4. P. 200. (In Rus.)]

Рачковская Е.И. К биологии пустынных полукустарников // Труды БИН АН СССР. Серия III. М.-Л., 1957. Вып. 2. С. 69–85. [Rachkovskaya E.I. On the biology of desert dwarf shrubs. *Trudy BIN AN SSSR*. Moscow; Leningrad, 1957. Vol. 2. Pp. 69–85. (In Rus.)]

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. [Serebryakov I.G. *Ekologicheskaya morfologiya rasteniy* [Ecological morphology of plants]. Moscow, 1962.]

Таловская Е.Б. Изменение морфологической структуры *Thymus marschallianus* (Lamiaceae) в разных климатических условиях // Биоморфология растений: традиции и современность. Киров, 2022. С. 173–179. [Talovskaya E.B. Changes in the morphological structure of *Thymus marschallianus* (Lamiaceae) under different climatic conditions. *Biomorfologiya rasteniy: traditsii i sovremennost*. Kirov, 2022. Pp. 173–179. (In Rus.)]

Черемушкина В.А., Таловская Е.Б. Жизненные формы некоторых видов рода *Thymus* (Lamiaceae): архитектурный подход // Ботанический журнал. 2019. Т. 104. № 3. С. 44–57. [Cheremushkina V.A., Talovskaya E.B. Life forms of some species of the genus *Thymus* (Lamiaceae): An architectural approach. *Botanicheskii Zhurnal*. 2019. Vol. 104. No. 3. Pp. 44–57. (In Rus.)]

Шишкин Б.К., Бобров Е.Г. Род 895 Зверобой – *Hypericum* L. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 15. С. 214. [Shishkin B.K., Bobrov E.G. Genus *Hypericum* L. *Flora SSSR*. Moscow; Leningrad, 1949. Vol. 15. P. 214. (In Rus.)]

Юрцева О.Ю., Костина М.В. Цветорасположение и строение побеговых систем в родах *Atraphaxis*, *Bactria* и *Persepolium* (Polygonaceae, Polygonoideae) и возможные пути их преобразований // Биоморфология растений: традиции и современность. Киров, 2022. С. 84–88. [Yurtseva O.Yu., Kostina M.V. Flower arrangement and structure of shoot systems in the genera *Atraphaxis*, *Bactria* and *Persepolium* (Polygonaceae, Polygonoideae) and possible ways of their transformations. *Biomorfologiya rasteniy: traditsii i sovremennost*. Kirov, 2022. Pp. 84–88. (In Rus.)]

Статья поступила в редакцию 10.02.2023, принята к публикации 19.03.2023
The article was received on 10.02.2023, accepted for publication 19.03.2023

Сведения об авторах / About the authors

Костина Марина Викторовна – доктор биологических наук, доцент; профессор кафедры ботаники Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет.

Marina V. Kostina – Dr. Biol. Hab.; Professor at the Department of Botany of the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University

ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-2028-2749>

E-mail: mv.kostina@mpgu.su

Барабанщикова Наталья Сергеевна – кандидат биологических наук; доцент кафедры ботаники Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет.

Natalya S. Barabanshchikova – PhD in Biology; Associate Professor at the Department of Botany of the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University, Russian Federation

ORCID: <http://orcid.org/>

E-mail: ns.barabanshchikova@mpgu.su

Заявленный вклад авторов

М.В. Костина – общее руководство направлением исследования, анализ и интерпретация результатов, подготовка текста статьи

Н.С. Барабанщикова – обработка данных, участие в подготовке текста статьи

Contribution of the authors

Marina V. Kostina – general management of the research direction, analysis and interpretation of the results, preparation of the text of the article

Natalya S. Barabanshchikova – data processing, participation in the preparation of the text of the article

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи

All authors have read and approved the final manuscript

DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-167-185

УДК 581.527:470.311

Н.А. Озерова¹, А.Г. Куклина², А.Н. Швецов²

¹ Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова
Российской академии наук,
125315 г. Москва, Российская Федерация

² Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина
Российской академии наук,
127276 г. Москва, Российская Федерация

Интродуцированные растения на особо охраняемой природной территории «Залесенный овраг у деревни Власьево» в Московской области

В 2017–2022 гг. проведены полевые исследования природных комплексов на особо охраняемой природной территории «Залесенный овраг у д. Власьево», большая часть которой в настоящее время занята широколиственным лесом. Здесь, на левом берегу р. Гремячевка, помещик С.Д. Ржевский на рубеже XIX–XX вв. создал дендропарк с коллекцией хвойных пород, считавшейся одной из богатейших в России. Установлено, что вековые парковые посадки, включающие хвойные породы, выявленные на правом берегу р. Гремячевка, относятся к еще одной усадьбе «Высокое», о которой ранее ничего не было известно. Всего было обнаружено 34 видов, имеющих культурное происхождение, из которых 21 таксон (61%) встречается в составе вековых парковых посадок, а 13 видов появились позже. Интродуцированные хвойные породы представлены 10 таксонами (*Abies sibirica*, *Larix decidua*, *L. sibirica*, *Pinus nigra*, *P. sibirica*, *Picea abies*, *P. glauca*, *P. obovata*, *P. pungens* и *P. pungens* 'Glauca'), большая часть которых происходит из коллекции С.Д. Ржевского. Только *P. abies*, высаженная

© Озерова Н.А., Куклина А.Г., Швецов А.Н., 2023

Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License
The content is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

в советское время, смогла натурализоваться и образовать немногочисленный подрост. Из имеющих статус инвазионных видов *Amelanchier spicata*, *Populus alba* и *Sorbaria sorbifolia* найдены в составе старых парковых насаждений. Вероятно, что появление вблизи деревни *Symphytum caucasicum* и *Caragana arborescens* произошло во второй половине XX в. Отмечено, что все интродуцированные растения, вне зависимости от давности посадки и наличия статуса инвазионного вида, обнаружены в местах их высадки. Поскольку от самих дворянских усадеб остались лишь фундаменты, парковые посадки на территории памятника природы нуждаются в охране и дальнейшем мониторинге как сохранившиеся природно-исторические объекты.

Ключевые слова: интродуцированные растения, особо охраняемая природная территория, Московская область

Благодарности. Работа выполнена А.Г. Куклиной, А.Н. Швецовым в рамках Государственного задания Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина Российской академии наук (№ государственной регистрации 122042700002-6 по теме: «Биологическое разнообразие природной и культурной флоры: фундаментальные и прикладные вопросы изучения и сохранения»). Поиск сведений по истории формирования современного природного комплекса особо охраняемой природной территории выполнен Н.А. Озеровой при поддержке Российского научного фонда (проект № 21-14-00123).

Авторы благодарны М.В. Костиной и Н.М. Решетниковой за помощь в определении ряда таксонов.

ДЛЯ ЦИТИРОВАНИЯ: Озерова Н.А., Куikliна А.Г., Швецов А.Н. Интродуцированные растения на особо охраняемой природной территории «Залесенный овраг у деревни Власьево» в Московской области // Социально-экологические технологии. 2023. Т. 13. № 2. С. 167–185. DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-167-185

DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-167-185

N.A. Ozerova¹, A.G. Kuklina², A.N. Shvetsov²

¹ S.I. Vavilov Institute for the History of Science and Technology of Russian Academy of Sciences, Moscow, 125315, Russian Federation

² Tsitsin Main Botanical Garden of Russian Academy of Sciences, Moscow, 127276, Russian Federation

Introduced plants in the specially protected natural area “Forested ravine near the village of Vlasyevo” in Moscow region

In 2017–2022, field studies of the natural complexes of the natural monument “Forested ravine near the village of Vlasyevo” (Moscow region) were carried out. Most of the area is currently occupied by broad-leaved forest. On the left bank of the river Gremyachevka at the turn of the XIX–XX centuries S.D. Rzhhevsky, the landowner, created an arboretum with a collection of conifers, which was considered one of the richest in Russia. It was established that the age-old park plantings, including conifers, identified on the right bank of the river Gremyachevka, belong to another estate “Vysokoye”, about which nothing was previously known. In total, 34 species of cultural origin were found, of which 21 taxa (61%) are found in centuries-old park plantings, and 13 species appeared later. Introduced conifers are represented by 10 taxa (*Abies sibirica*, *Larix decidua*, *L. sibirica*, *Pinus nigra*, *P. sibirica*, *Picea abies*, *P. glauca*, *P. obovata*, *P. pungens* and *P. pungens* ‘Glauca’), most of which comes from the collection of S.D. Rzhhevsky. Only *P. abies*, planted in Soviet times, was able to naturalize and form a small undergrowth. Of the invasive species with the status of *Amelanchier spicata*, *Populus alba* and *Sorbaria sorbifolia* were found as part of old park plantings. It is likely that the appearance of *Symphytum caucasicum* and *Caragana arborescens* near the village occurred at the end of the XX century. It was noted that all introduced species, regardless of the date of planting and the presence

of the status of an invasive species, were found at the places of their planting. Since only foundations remained from the noble estates themselves, park plantings on the territory of the natural monument need protection and further monitoring as preserved natural and historical objects.

Key words: introduced plants, specially protected natural area, Moscow region

Acknowledgments. The work was performed by A.G. Kuklina, A.N. Shvetsov within the framework of the State Task of the N.V. Tsitsin Main Botanical Garden RAS, state registration no. 122042700002-6 on the topic: "Biological diversity of natural and cultural flora: Fundamental and applied issues of study and conservation". The search for information on the history of the formation of the modern natural complex of protected areas was carried out by N.A. Ozerova (S.I. Vavilov Institute for the History of Science and Technology of Russian Academy of Sciences) with the support of the Russian Science Foundation (project No. 21-14-00123). The authors are grateful to Dr. Hab. of Biology M.V. Kostina and to Dr. Hab. of Biology N.M. Reshetnikova for their help in identifying a number of taxa.

FOR CITATION: Ozerova N.A., Kuklina A.G., Shvetsov A.N. Introduced plants in the specially protected natural area «Forested ravine near the village of Vlasyevo» in Moscow region. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2023. Vol. 13. No. 2. Pp. 167–185. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-167-185

Памятник природы «Залесенный овраг у д. Власьево» (далее – ООПТ) с 1987 г. имеет статус особо охраняемой природной территории регионального значения. Он расположен на правом берегу р. Осетр, севернее д. Власьево, в городском округе Луховицы Московской области (ранее – Зарайский уезд Рязанской губернии) и занимает площадь 98,7 га¹ (рис. 1). Большая часть часть ООПТ покрыта широколиственным лесом (*Quercus robur* L. + *Fraxinus excelsior* L. + *Acer platanoides* L. + *Ulmus glabra* Huds. + *U. laevis* Pall.) с примесью *Betula pendula* Roth и *Populus tremula* L. [Озерова, Куклина, 2019].

Согласно кадастровым данным, в ООПТ у д. Власьево охране подлежат луговые и лесные экосистемы с редкими и уязвимыми видами растений². Известно, что на этой территории размещалась дворянская усадьба, хозяин которой С.Д. Ржевский (рис. 2) на рубеже XIX–XX вв. создал дендропарк с питомником (рис. 3), основу которых составляли хвойные породы и другие декоративные растения, совсем не характерные

¹ Залесенный овраг у д. Власьево. URL: <http://www.zapoved.net/index.php/katalog/regiony-rossii/tsentralnyj-fo/moskovskaya-oblast/> (дата обращения: 29.11.2022).

² Там же.

для местных сообществ³. В начале XX в. эта коллекция считалась одной из богатейших в России, но сведений о ней сохранилось крайне мало [Никитин, 2013]. Уцелевшие к началу XXI в. парковые насаждения вместе с аборигенными видами вошли в ООПТ и представляют природно-историческую ценность.



Рис. 1. Памятник природы «Залесенный овраг у д. Власьево» на современной карте

Fig. 1. Monument of nature "Forested ravine near the village of Vlasyevo" on a modern map

Флористические исследования на данной территории проводились и ранее. В Гербарии МГУ имени МВ. Ломоносова (MW) хранятся сборы 38 видов растений из окрестностей расположенной неподалеку д. Ильясово, собранных А.Н. Петунниковым в 1898–1900 гг.⁴ Имеется сбор А.К. Скворцова 1954 г. из окрестностей д. Власьево, сделанный в ходе экспедиционных исследований, связанных с изучением окской флоры⁵ (см. также [Скворцов, 1969]).

³ Н.П. Власьево Рязанской губ., им. Ржевских // Столица и усадьба. 1917. № 77–78. С. 6–7.

⁴ Депозитарий живых систем «Ноев Ковчег». URL: <https://plant.depo.msu.ru/> (дата обращения: 18.12.2022).

⁵ Там же.



Рис. 2. Сергей Дмитриевич Ржевский (1851–1914) [Никитин, 2013, вклейка]

Fig. 2. Sergei Dmitrievich Rzhevsky (1851–1914) [Nikitin, 2013, insert]



Рис. 3. Английский парк с посадками хвойных пород в усадьбе Ржевских в д. Власьево в 1917 г. (Н.П. Власьево Рязанской губ., им. Ржевских // Столица и усадьба. 1917. № 77–78. С. 6)

Fig. 3. An English park with plantations of conifers in the Rzhevsky estate in the village of Vlasyevo in 1917

В 1977–1978 гг. сотрудниками Ботанического сада МГУ имени М.В. Ломоносова проведено обследование 36 квартала Луховицкого лесничества, по итогам которого данная территория была внесена в список предлагаемых к охране объектов на территории Московской области. Был составлен кадастровый паспорт, в котором перечислено несколько десятков, в основном аборигенных, видов растений⁶.

Начиная с 2000-х гг. экологические и ботанические наблюдения в памятнике природы проводили ряд организаций, но они, в основном, имели научно-учебный или познавательный характер либо были направлены на поиск местообитаний и регистрацию редких видов растений [Широкова, Юрова, 2021⁷]. Исключением можно назвать лишь рекогносцировочное обследование парковых посадок, предпринятое рызанским историком А.О. Никитиным в 2012 г. [Никитин, 2013].

В настоящее время памятник природы, расположенный поблизости от деревень, детского оздоровительного центра и туристической базы, испытывает заметное антропогенное воздействие. Его территорию пересекает асфальтовая дорога и сеть тропинок, по которым ходят пешком и ездят на велосипедах и квадроциклах. Природные комплексы памятника природы служат объектом исследования для студентов во время летних полевых практик. Местные жители и работники рекреационных учреждений посещают эту территорию для сбора грибов и для рыбалки. На берегах р. Осетр имеются места стихийных пикников.

Цель работы – установить локации и определить видовой состав интродуцированных видов растений, встречающихся на территории памятника природы «Залесенный овраг у д. Власьево».

Задача исследования – составить картосхему памятника природы с обозначением уцелевших парковых насаждений, представляющих природно-историческую ценность.

Материалы и методы

Флористические исследования на ООПТ «Залесенный овраг у д. Власьево» проведены авторами в 2017–2022 гг. Собранный и определенный гербарий передан на хранение в Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук (МНА). В настоящей работе

⁶ Тихомиров В.Н. Отчет по теме «Кадастр ботанических объектов, нуждающихся в охране на территории Московской области». 1978. Рукопись. Место хранения: Отдел флоры Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина Российской академии наук.

⁷ См. также: Сулова Е.Г. Наблюдения в окрестностях д. Власьево. URL: https://www.inaturalist.org/observations?nelat=54.93103793764347&nelng=38.81896020737464&place_id=any&subview=map&swlat=54.904004210971735&swlng=38.76763345566565&user_id=elenasuslova (дата обращения: 09.01.2023).

использован опубликованный список из 323 видов сосудистых растений, встречающихся в памятнике природы [Озерова и др., 2023].

Поскольку часть территории памятника природы приходится на старинный дендропарк, при планировании полевых маршрутов использованы исторические сведения из работы А.О. Никитина (2013), который выявил и ввел в научный оборот межевой план усадьбы С.Д. Ржевского, составленный в 1890 г. и в настоящее время хранящийся в Государственном архиве Рязанской области⁸ (ГАРО) (рис. 4). К сожалению, в архивах Москвы (Российский государственный архив древних актов) и Рязани (ГАРО) не удалось обнаружить крупномасштабные картографические документы начала XX в., точнее отражающие состояние всех землевладений в окрестностях д. Власьево, где было бы показано местоположение других усадеб.

В связи с тем, что в 36 квадрате Луховицкого лесничества, в границах которого была создана ООПТ, посадки древесных или кустарниковых пород могли производиться не только в дореволюционное, но и в советское время, существовала вероятность обнаружения интродуцированных растений в любой части памятника природы. Поэтому полевыми маршрутами были охвачены самые разнообразные биотопы.

Пространственная привязка растрового изображения старинного плана (рис. 4), его совмещение с современной картой и с координатами объектов, получены на местности с помощью GPS-навигатора (Garmin Oregon 450) и выполнены в программе MapInfo Professional (v. 12.5).

Результаты и обсуждения

Присутствие интродуцированных растений на ООПТ обусловлено исключительно историей формирования местных природных комплексов.

В 2012 г. в ходе рекогносцировочного обследования А.О. Никитин установил, что старые липовые аллеи и остатки дендропарка, заложенные на рубеже XIX–XX вв. помещиком С.Д. Ржевским, занимают левобережье балки, в которой протекает р. Гремячевка, и примыкают к д. Власьево [Никитин, 2013]. На межевом плане в 1890 г. в этом месте показан плодовый сад. Однако в ходе обследования 2017–2022 гг. нами были также выявлены аналогичные посадки на правом берегу р. Гремячевка, о которых отсутствовали сведения в работе А.О. Никитина (2013). В результате пространственного совмещения старинного плана

⁸ Государственный архив Рязанской области. Ф. 150. Оп. 2. Д. 755. Связка 26. Дело по ссуде, выданной Ржевскому С.Д., с приложением описи и плана на имение.



Рис. 4. «План земель Рязанской губернии Зарайского уезда ... Сергея Дмитриевича Ржевского» (1890 г.)
 Fig. 4. "Plan of the lands of the Zaraysk province of the Ryazan district ... Sergey Dmitrievich Rzhavsky" (1890)

Изучение и сохранение
 биологического
 разнообразия

и выявленных объектов установлено, что и липовая аллея, тянущаяся в направлении с юга на север, и посадки хвойных пород, обнаруженные на правом берегу р. Гремячевка, находятся за пределами владений С.Д. Ржевского, а значит, не могут являться частью созданного им дендропарка (рис. 5).

В работе А.О. Никитина, однако, упоминается, что в начале 1900-х гг. у Ржевских появились соседи – Вышеславцевы, которые сначала приобрели Ильясовскую мельницу на р. Осетре, а в 1903 г., по воспоминаниям врача и заслуженного деятеля науки М.Н. Кончаловского, – «усадьбу с большим фруктовым садом, в очень живописном месте, на горе, на берегу Осетра» [цит. по: Никитин, 2013, с. 190]. В 1906 г. Вышеславцевы числились владельцами мельницы и усадьбы «Ильясово» и усадьбы «Власьево»⁹. Последняя находилась на земельном участке, известном под историческим названием Высоковская пустошь (т.е. на правом берегу р. Гремячевка), и потому фигурировала в мемуарах членов семьи Ржевских как усадьба Высокое. Известно, что между соседями сразу установились теплые дружеские отношения [Никитин, 2013, с. 190–194], которые могли способствовать появлению растений из питомника С.Д. Ржевского в вотчине Вышеславцевых. Таким образом, выявленные посадки – это, скорее всего, следы усадьбы Вышеславцевых «Власьево» (Высокое). К тому же Высокое находилось на версту дальше от волостного центра (с. Круглая Поляна, ныне д. Круглово), чем поместье Ржевских¹⁰, что вполне согласуется с их географическим положением.

Известно, что в 1910 г. на сельскохозяйственной выставке в г. Зарайске С.Д. Ржевский представил коллекцию из 46 экземпляров хвойных растений, включавшую 16 сортов *Thuja occidentalis* L. и 4 сорта *Juniperus sabina* L. Все они были выращены от черенков, высаженных в 1905 г. «с маточных растений, воспитывающихся в саду С.Д. Ржевского» [Вентцер, 1910, с. 12]. На выставке было представлено 20 фотографий с видами парка и отмечено, что коллекция также включала рода *Pinus*, *Picea*, *Abies*, *Larix*, *Thuja*, *Juniperus*, каждый из которых был представлен десятками «видов», а всего «всех названий, культивируемых в саду С.Д. Ржевского хвойных растений, свыше 100 видов» [Там же]. Вероятно, речь шла по большей части не о видах в биологическом понимании, а преимущественно о сортах.

⁹ Населенные места Рязанской губернии. Издание Рязанского Губернского статистического комитета / Под ред. И.И. Проходцева. Рязань, 1906. С. 158.

¹⁰ Государственный архив Рязанской области. Ф. 7. Оп. 1. Д. 1310. Списки населенных мест по волостям Зарайского, Данковского, Егорьевского, Рязского, Сапожковского и Скопинского уездов Рязанской губернии за 1917 г. Л. 13 об.

В 1917 г. в усадьбе Ржевских во Власьево произрастала «единственная по возрасту и размерам» в России «калифорнийская голубая ель», упоминалась «полная коллекция карликовых сортов елок и туй; также всевозможные сорта декоративных кустарников, зимующих растений, папоротников и самых разнообразных цветов, включительно до альпийских эдельвейсов...»¹¹, которые были высажены в определенном порядке и снабжены этикетками с русскими и латинскими названиями. Тем не менее, полный список культивировавшихся здесь растений неизвестен [Никитин, 2013].

На рис. 5 показано размещение сохранившихся посадок некоторых интродуцированных и аборигенных растений на ООПТ с учетом границ земельных владений С.Д. Ржевского, показанных на межевом плане¹². В ходе полевых обследований парковых насаждений, высаженных в XIX–XX вв. на обоих берегах р. Гремячевка, установлено, что в их составе к настоящему времени сохранилось 10 таксонов интродуцированных хвойных деревьев: *Abies sibirica* Ledeb., *Larix decidua* Mill., *L. sibirica* Ledeb., *Pinus nigra* Arn., *P. sibirica* Du Tour (рис. 6), *Picea abies* (L.) Н. Karst., *P. glauca* (Moench.) Voss., *P. obovata* Ledeb., *P. pungens* Engelm. и *P. pungens* 'Glaucua'. *Thuja occidentalis* и *Juniperus sabina* обнаружены не были.

Кроме того, к северу от детского оздоровительного центра «Власьево» расположены посадки хвойных пород советского времени, представленные *Larix decidua*, *Picea abies*, а также *Pinus sylvestris*. Именно здесь, в северной части памятника природы, вблизи материнских растений был встречен редкий подрост *Picea abies* высотой от 0,5 до 1,5 м. Отметим, что из всего списка хвойных пород только *Pinus sylvestris*, также встречающаяся в составе вековых парковых посадок, относится к аборигенным видам для бассейна р. Осетр [Дьякова, 1953].

В непосредственной близости от мест произрастания хвойных пород найдено несколько видов тополей. В составе парковых посадок на левом берегу р. Гремячевка обнаружен тополь канадский *Populus × canadensis* Moench (*P. deltoids* Marsh. × *P. nigra* L.). Это величественное дерево с раскидистой кроной и диаметром ствола более 1,5 м является одним из старейших: его возраст превышает 120 лет. Неподалеку от него растут три вековых берлинских тополя *P. petrowskiana* R.I. Schroed. ex Wolkenst. (= *P. × berolinensis* K. Koch), выделяющихся пирамидальной кроной и ромбовидными листьями с оттянутой вершиной.

¹¹ Н.П. Власьево Рязанской губ., им. Ржевских // Столица и усадьба. 1917. № 77–78. С. 7.

¹² Государственный архив Рязанской области. Ф. 150. Оп. 2. Д. 755. Связка 26. Дело по ссуде, выданной Ржевскому С.Д., с приложением описи и плана на имение. Л. 3.

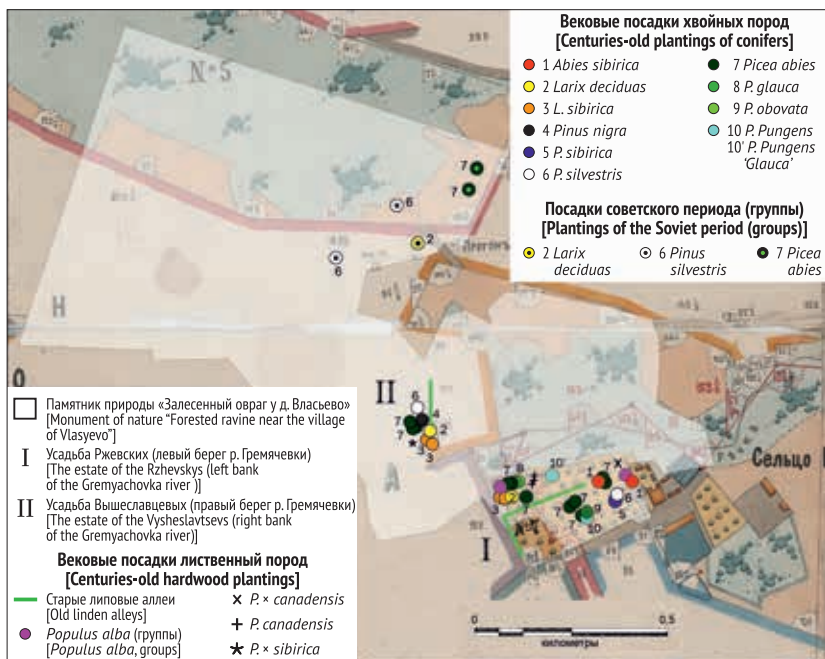


Рис. 5. Размещение сохранившихся посадок некоторых интродуцированных и аборигенных растений на территории памятника природы «Залесенный овраг у д. Власьево» с учетом границ земельных владений С.Д. Ржевского, показанных на межевом плане 1890 г.

Fig. 5. Placement of surviving plantings of some introduced and aboriginal plants in protected areas "Forested ravine near the village of Vlasyevo", taking into account the boundaries of land holdings of S.D. Rzhevsky, shown on the boundary plan, 1890

Также в составе старых парковых посадок выявлены две группы тополя белого (*Populus alba* L.), образованные 15–20 шестидесятилетними особями, которые, вероятно, являются корневыми отпрысками от двух погибших родительских деревьев. На правом берегу р. Гремячевка сохранился 90-летний *P. × sibirica* G.V. Krylov et G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov, имеющий яйцевидную форму листовой пластинки с округло-клиновидным основанием и заостренной верхушкой [Климов, Прошкин, 2022].



Рис. 6. *Pinus sibirica* на территории памятника природы «Залесенный овраг у д. Власьево» (фото Н.А. Озеровой. 25.10.2022)

Fig. 6. *Pinus sibirica* in a natural monument (photo by N.A. Ozerova. October 25, 2022)

В парковых посадках бывшей усадьбы Ржевских под пологом лиственниц и елей произрастают декоративные вечнозеленые кустарнички *Vinca minor* L. (рис. 7) и *Mahonia aquifolium* (Pursh) Nutt., а также, видимо, сохранившиеся от прежней культуры *Ribes alpinum* L. и *Grossularia reclinata* (L.) Mill. На месте усадьбы «Высокое» рядом с фундаментом давно разрушенного здания обнаружены несколько кустов *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch. и разросшиеся куртины *Parthenocissus inserta* (A. Kern.) Fritsch. На обоих парковых участках вблизи крутых берегов балки, в которой протекает р. Гремячевка, сохранилась *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br. Примечательно, что на ООПТ эти 3 вида растений устойчиво обосновались в тех местах, где были высажены более столетия назад, и за это время существенно не расширили занятую ими площадь.

Некоторые виды интродуцированных растений попали на территорию памятника природы в советское и новейшее время. Так, вполне возможно, что к более поздней культуре середины XX в. относятся единичные особи *Philadelphus pubescens* Loisel. и *Symphoricarpos albus* (L.) S.F. Blake, обнаруженные на правом берегу р. Гремячевка вблизи старых парковых посадок.

Особенно много травянистых растений из числа эргазиофитов можно встретить у д. Власьево в долине р. Гремячевка, куда они часто попадают вместе с вывозимым местными жителями растительным мусором. Вероятно, именно таким путем здесь оказался *Symphytum caucasicum* M. Vieb., обнаруженный вблизи восточной границы ООПТ по краю проселочной дороги. В устье р. Гремячевка найден *S. asperum* Lerpch., который до революции высаживали в цветниках, а в XX в. стали возделывать в качестве силосной культуры вне севооборота [Моисеев, Фролов, 1973; Маевский, 2014]. Оба вида произрастают на территории памятника природы компактно.

Из других травянистых растений в ближайших окрестностях деревни преднамеренно интродуцированы *Iris germanica* L., *Hemerocallis fulva* (L.) L., *Hosta undulata* (Otto et A. Dietr.) L.H. Bailey, *Onobrychis viciifolia* Scop. и *Bellis perennis* L. Среди древесных и кустарниковых пород следует отметить такие виды, как *Berberis vulgaris* L., *Caragana arborescens* Lam., *Cornus alba* L. (= *Swida alba* (L.) Opiz), *Syringa vulgaris* L. Все они происходят из культуры и тоже приурочены исключительно к окраинам населенного пункта.

Отметим, что некоторые из интродуцированных растений, обнаруженных на ООПТ, в настоящее время включены в списки инвазионных видов Средней России [Виноградова и др., 2010]. Примечательно, что три из них



Рис. 7. Ковер из *Vinca minor* в старых парковых посадках памятника природы «Залесенный овраг у д. Власьево» (фото Н.А. Озеровой. 25.10.2022)

Fig. 7. Carpet from *Vinca minor* in the old park plantings of a natural monument (photo by N.A. Ozerova. October 25, 2022)

(*Amelanchier spicata*, *Populus alba* и *Sorbaria sorbifolia*) найдены в составе насаждений, возраст которых превышает сто лет, и только один вид (*Symphytum caucasicum*), по-видимому, появился в памятнике природы значительно позже – во второй половине XX в. или даже в начале XXI в. Отметим также, что *Caragana arborescens*, которую во второй половине XX в. массово высаживали в составе лесозащитных полос, включена в список инвазионных видов Рязанской области [Палкина, 2011].

Заключение

Таким образом, из 323 видов растений, встречающихся на территории памятника природы, только 34 интродуцированных таксонов (10,5%) имеют культурное происхождение. Из них 21 таксон (61%) встречается исключительно в составе вековых парковых посадок. Остальные 13 видов появились уже в советское и новейшее время, в основном, в качестве декоративных растений, которые были непреднамеренно интродуцированы.

Практически все интродуцированные растения обнаружены на местах их высадки или в непосредственной близости от них. Следовательно, давность посадки и даже наличие статуса инвазионного вида не оказали существенного влияния на успех и скорость их расселения в условиях памятника природы, большая часть которого в настоящее время занята широколиственным лесом.

Однако далеко не все культурные растения, высаженные в парках столетие назад, смогли сохраниться до наших дней. Вероятно, что выжили наиболее неприхотливые. Так, исчезли: светолюбивая туя и казацкий можжевельник, не считая многолетних цветов и кустарников, требующих особого ухода. Из всех хвойных пород только *Picea abies*, интродуцированная в советское время, смогла натурализоваться и образовать немногочисленный подрост в северной части памятника природы.

Во многом благодаря уникальному видовому составу парковых посадок установлено, что на территории памятника природы находилась не одна, а две дворянские усадьбы. Вторая усадьба в начале XX в. располагалась на правом берегу р. Гремячевка, принадлежала помещикам Вышеславским и была известна под названием «Высокое». Экзотические для данной местности виды хвойных пород, обнаруженные на ее территории, скорее всего, были подарены соседом С.Д. Ржевским, заложившим на левом берегу р. Гремячевка в своей усадьбе «Власьево» дендропарк и питомник хвойных растений, который, таким образом, имел огромное значение для формирования современных сообществ памятника природы.

От самих дворянских усадеб, существовавших на месте данного ООПТ, в настоящее время сохранились лишь остатки фундаментов. Вековые парковые насаждения, локализация которых, таким образом, за столетие почти не претерпела изменений, остались единственными историческими объектами, напоминающими об ушедшей эпохе и нуждающимися в охране и дальнейшем мониторинге.

Библиографический список / References

Вентцер Н.И. Сельско-хозяйственная выставка в г. Зарайске в 1910 г. // Вестник Зарайского общества сельского хозяйства. 1910. № 8–9. С. 2–31. [Ventzer N.I. Agricultural exhibition in Zارايسк in 1910. *Vestnik Zarayskogo obshchestva selskogo hozyaystva*. 1910. № 8–9. Pp. 2–31. (In Rus.)]

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М., 2010. [Vinogradova Yu.K., Mayorov S.R., Horun L.V. *Chernaya kniga flory Sredney Rossii: chuzherodnye vidy rasteniy v ekosistemah Sredney Rossii* [Black Book of Flora of Central Russia: Alien plant species in ecosystems of Central Russia]. Moscow, 2010.]

Дьякова Р.И. Растительность Зарайского района Московской области: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1953. [Dyakova R.I. *Rastitelnost Zarayskogo rayona Moskovskoy oblasti* [Vegetation of the Zارايسк district of the Moscow region]. PhD dis. Moscow, 1953.]

Климов А.В., Прошкин Б.В. Морфология *Populus × sibirica* G.V. Krylov & G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov в Восточной Сибири // Социально-экологические технологии. 2022. Т. 12. № 3. С. 284–301. DOI: 10.31862/2500-2961-2022-12-3-284-301 [Klimov A.V., Proshkin B.V. Morphology of *Populus × sibirica* G.V. Krylov & G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov in Eastern Siberia. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2022. Vol. 12. No. 3. Pp. 284–301. DOI: 10.31862/2500-2961-2022-12-3-284-301 (In Rus.)]

Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. М., 2014. [Mayevsky P.F. *Flora sredney polosy evropeyskoy chasti Rossii* [Flora of the middle zone of the European part of Russia]. Moscow, 2014.]

Моисеев А.К., Фролов Ю.М. Окопник шершавый // Новые силосные растения и основные приемы их выращивания. Сыктывкар, 1973. С. 40–49. [Moiseev A.K., Frolov Yu.M. *Symphytum asperum*. In: *Novye silosnye rasteniya i osnovnye priemy ih vyrashchivaniya*. Syktyvkar, 1973. Pp. 40–49. (In Rus.)]

Никитин А.О. Две жизни С.Д. Ржевского // Рязанская старина. Рязань, 2013. С. 144–268. [Nikitin A.O. Two lives of S.D. Rzhevsky. *Ryazanskaya starina*. Ryazan, 2013. Pp. 144–268. (In Rus.)]

Озерова Н.А., Куклина А.Г. Естественно-исторический мониторинг памятника природы «Залесенный овраг у д. Власьево» (Московская область, городской округ Луховицы) // Геология, геоэкология, эволюционная география. Т. XVIII. СПб., 2019. С. 262–266. [Ozerova N.A., Kuklina A.G. Natural-historical monitoring

of the natural monument “Forested ravine near the village Vlasyevo” (Moscow region, Lukhovitsy city district). *Geologiya, geoekologiya, evolyutsionnaya geografiya*. Vol. XVIII. St. Petersburg, 2019. Pp. 262–266. (In Rus.)]

Озерова Н.А., Швецов А.Н., Куклина А.Г. Флористическое исследование памятника природы «Залесенный овраг у д. Власьево» в Московской области // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2023. Т. 17 (2). С. 88–105. [Ozerova N.A., Shvetsov A.N., Kuklina A.G. Floristic study of the natural monument “Forested ravine near the village of Vlasyevo” in the Moscow region. *Phytodiversity of Eastern Europe*. 2023. Vol. 17 (2). Pp. 88–105. DOI: 10.24412/2072-8816-2023-17-2-88-105. (In Rus.)]

Палкина Т.А. Инвазионные растения во флоре Рязанской области // Научные ведомости. Серия Естественные науки. 2011. № 3 (98). Вып. 14 (1). С. 299–303. [Palkina T.A. Invasive plants in the flora of the Ryazan region. *Nauchnye ведомosti. Seriya Estestvennye nauki*. 2011. No. 3 (98). Issue 14 (1). Pp. 299–303. (In Rus.)]

Скворцов А.К. О распространении элементов окской флоры в южных районах Московской области и соседних районах Тульской и Калужской областей // Растительность и почвы Нечерноземного центра Европейской части СССР. М., 1969. С. 76–97. [Skvortsov A.K. On the distribution of elements of the Oka flora in the southern districts of the Moscow region and neighboring districts of the Tula and Kaluga regions. *Rastitel'nost i pochvy Nechernozemnogo tsentra Evropeyskoy chasti SSSR*. Moscow, 1969. Pp. 76–97. (In Rus.)]

Широкова В.А., Юрова Ю.Д. Комплексная геоэкологическая оценка водосборной территории р. Осетр в условиях антропогенного воздействия // Региональные геосистемы. 2021. № 45 (4). С. 601–616. DOI: 10.52575/2712-7443-2021-45-4-601-616. [Shirokova V.A., Yurova Yu.D. Comprehensive geoecological assessment of the catchment area of the Osetr river under anthropogenic impact. *Regional geosystems*. 2021. No. 45 (4). Pp. 601–616. (In Rus.)]

Статья поступила в редакцию 24.01.2023, принята к публикации 19.03.2023
The article was received on 24.01.2023, accepted for publication 19.03.2023

Сведения об авторах / About the authors

Озерова Надежда Андреевна – кандидат географических наук; ведущий научный сотрудник отдела истории наук о Земле, Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова Российской академии наук, г. Москва

Nadezhda A. Ozerova – PhD in Geography; Leading Researcher at the Department of the History of Earth Sciences, S.I. Vavilov Institute for the History of Science and Technology of Russian Academy of Sciences, Moscow

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5144-8695>

E-mail: ozerovalnad@yandex.ru

Куклина Алла Георгиевна – кандидат биологических наук; ведущий научный сотрудник лаборатории природной флоры, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук, г. Москва

Alla G. Kuklina – PhD in Biology; Leading Researcher at the Laboratory of Natural Flora, Tsitsin Main Botanical Garden of Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9783-7776>

E-mail: alla_gbsad@mail.ru

Швецов Александр Николаевич – кандидат биологических наук; ведущий научный сотрудник лаборатории природной флоры, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук, г. Москва

Alexander N. Shvetsov – PhD in Biology; Leading Researcher at the Laboratory of Natural Flora, N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4018-8469>

E-mail: floramoscov@mail.ru

Заявленный вклад авторов

Н.А. Озерова – сбор и определение гербарного материала, подготовка текста статьи

А.Г. Куклина – участие в полевых маршрутах, составление списка растений, работа с текстом статьи

А.Н. Швецов – флористическое обследование в ходе полевого маршрута, составление списка видов и определение гербарного материала

Contribution of the authors

N.A. Ozerova – collection and definition of herbarium material, preparing the text of the article

A.G. Kuklina – participation in field routes, making a list of plants, work with the text of the article

A.N. Shvetsov – floristic examination during the field route, drawing up a list of species and determination of herbarium material

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи

All authors have read and approved the final manuscript

DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-186-219

УДК 581.412/44/.52

М.Н. Стаменов

Государственный природный заповедник «Воронинский»,
393310 п. Инжавино, Тамбовская область, Российская Федерация
Нижегородский государственный педагогический университет
им. Козьмы Минина,
603000 г. Нижний Новгород, Российская Федерация

Архитектурная единица у молодых особей *Quercus robur* L. в луговых степях и островных лесах южной лесостепи Воронежской области

С позиций иерархической организации побеговых систем исследована архитектура кроны у виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur* L. в луговых степях и островных сосняках разных типов на севере Воронежской области. Всего изучено свыше 700 особей. При систематизации разнообразия побеговых систем особей использованы категории архитектурной модели, архитектурной единицы и архитектурного типа (АТ). Установлено, что у *Q. robur* в зоне южной лесостепи формируются такие же архитектурные типы, как в зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов в бассейне р. Ока. Как при полной освещенности, так и под пологом леса преобладают особи АТ I. При затенении у большинства особей АТ I наблюдается ослабление ростовых процессов и упрощение побеговых систем. У всех архитектурных типов *Q. robur* в условиях южной лесостепи формируется более широкий спектр форм, чем в зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов. Это обусловлено проявлением процессов редукции, усиления ростовых процессов и формирования новых побеговых структур разного ранга.

Ключевые слова: *Quercus robur* L., биоморфология, архитектурная модель древесных растений, архитектурная единица древесных растений, архитектурный тип *Quercus robur* L., Воронежская область, лесостепь

Благодарности. Автор благодарит М.А. Лемешеву за стилистическую работу с текстом рукописи и анонимного рецензента за ценные замечания и пожелания по смысловой части рукописи.

Для ЦИТИРОВАНИЯ: Стаменов М.Н. Архитектурная единица у молодых особей *Quercus robur* L. в луговых степях и островных лесах южной лесостепи Воронежской области // Социально-экологические технологии. 2023. Т. 13. № 2. С. 186–219. DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-186-219

Original research

DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-186-219

M.N. Stamenov

Voroninsky Nature Reserve,
Inzhavino, 393310, Tambov region, Russian Federation
Minin Nizhny Novgorod State Pedagogical University,
Nizhny Novgorod, 603000, Russian Federation

Architectural unit in young individuals of *Quercus robur* L. in meadow steppes and isular forests of the Southern forest-steppe of Voronezh region

From the viewpoint of the hierarchy of shoot systems crown architecture in virginal and young reproductive individuals of *Quercus robur* L. in meadow steppes and various insular pineries in the Northern Voronezh region is studied. The number of studied individuals is over 700. While systematized diversity of shoot systems categories of architectural model, architectural unit and architectural type (AT) were used. It has been established that *Q. robur* in the zone of the southern forest-steppe forms the same AT as in the mixed

and broadleaved forest biomes in the Oka River basin. The individuals of the AT I prevail both under full light and canopy. Under shading most individuals of the AT I demonstrate decrease of growth processes and simplification of shoot systems. All AT of *Quercus robur* in the southern forest-steppe form a wider range of forms than in the mixed and broadleaved forest biomes. This is caused by realization of reduction and increasing processes and by forming new shoot structures of different levels.

Key words: *Quercus robur* L., biomorphology, architectural model of trees, architectural unit of trees, architectural type of *Quercus robur* L., Voronezh region, forest-steppe

Acknowledgements. The author thanks M.A. Lemesheva for the stylistic preparing of paper and a reviewer for the valuable comments and suggestions on the conceptual aspect of the paper.

FOR CITATION: Stamenov M.N. Architectural unit in young individuals of *Quercus robur* L. in meadow steppes and isular forests of the Southern forest-steppe of Voronezh region. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2023. Vol. 13. No. 2. Pp. 186–219. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-186-219

Введение

Структурно-функциональная организация дерева как жизненной формы может быть адекватно описана только с использованием концепции модульной организации и с представлением об архитектурных моделях и архитектурной единице [Антонова, Азова, 1999; Barthelemy, Saraglio, 2007]. Особенно интересны виды, отличающиеся высокой морфологической пластичностью, широким спектром жизненных форм и вовлекающие в построение побегового тела элементы разных архитектурных моделей. Важнейшим видом на Восточно-Европейской равнине, обладающим такими свойствами, является *Quercus robur* L. [Серебряков, 1962; Белостоков, 1974; Царев, Погиба, Тренин, 2003; Иванова, Мазуренко, 2013; Стаменов, 2020].

Q. robur принадлежит к видам с конкурентной фитоценотической стратегией и является одним из важнейших видов-эдификаторов на Восточно-Европейской равнине [Восточноевропейские..., 2004]. Учитывая деградацию дубовых древостоев в последние столетия [Бугаев, Мусиевский, Царалунга, 2004; Матвеев, Матвеева, Соловьева, 2009], представляется принципиально важным исследовать архитектуру особей *Q. robur* в различных частях его ареала, уделяя особое внимание лесостепной

и степной природным зонам, в местообитаниях которых на вид действует сложный комплекс абиотических и биотических факторов. Так, кроме освещенности, на морфогенез побеговых систем вида влияют количество доступной влаги, продолжительность летней засухи и значения максимальных температур, подстилающие породы и особенности рельефа местности, а также частота инвазий насекомых-филлофагов.

Ранее мы изучили структурную организацию *Quercus robur* и описали специфику реализации архитектурной единицы и архитектурных типов в зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов в фитоценозах бассейна верхней и средней Оки [Стаменов, 2020]. В этом регионе основным фактором, лимитирующим развитие особей *Q. robur*, выступает освещенность. Целью настоящей работы является анализ архитектурной единицы у виргинильных и молодых генеративных особей *Q. robur* в подзоне южной лесостепи в пределах Воронежской области в сравнении с ранее полученными данными.

Объекты и методы

Исследования проводили на северо-западе Воронежской области. Климат региона исследований умеренно-континентальный. В районе Воронежа суммарная солнечная радиация составляет 99 ккал/см² в год, а число часов солнечного сияния – 1800 (из них 1500 в теплое время года). Средняя температура января составляет –9,5–9,0 °С, июля – 19,5–20,0 °С. В год выпадает до 500–560 мм осадков с весенне-летним максимумом [Григорьевская, Лепешкина, Зелепукин, 2012].

Исследованы особи *Q. robur*, произрастающие в следующих локалитетах (указаны координаты условного центра локалитета).

1. Район с. Курбатово Нижнедевицкого района (51.644405, 38.532112). юго-восточная окраина Среднерусской возвышенности с развитой овражно-балочной сетью, местами с выходом на поверхность карбонатных пород. Особи *Q. robur* обнаружены на открытых участках и среди зарослей *Prunus spinosa* L. и *Malus sylvestris* (L.) Mill. по вершинам пологих склонов между фрагментами дубрав. На открытых участках особи *Quercus robur* не затенены, в зарослях кустарников может затеняться нижняя треть кроны (табл. 1).

2. Лесопарковая зона на западной и юго-западной окраинах г. Воронеж и окрестности с. Новая Усмь. Песчаные террасы в междуречье р. Дон и р. Воронеж (а-в) и на западной оконечности Окско-Донской равнины (г). Локалитеты «Фигурная роща» (а) (51.690458, 39.116272), «Лесопарк Оптимистов» (б) (51.650341, 39.111207), «Мальшевский лесопарк» (в) (51.590461, 39.063948) и «Сосна» (г) (51.631801, 39.435571).

Представлены послевоенными сосновыми (а–г), сосново-березовыми и березово-осиновыми культурами (в) сорно-полевыми и сорно-степными, местами с плотным подлеском из *Sambucus racemosa* L. и *Sorbus aucuparia* L. В локалитетах «а», «б» и «г» выражена оконная мозаика, присутствуют поляны и вырубки.

Локалитеты 3 и 4 расположены на песчаных террасах западной оконечности Окско-Донской равнины.

Таблица 1

Локалитеты и численность особей *Quercus robur*
[Sites and number of individuals of *Quercus robur*]

Число особей [Number of individuals growing]	Локалитеты [Sites]								
	1	2а	2б	2в	2г	3	4а	4б	4в
Всего [Total]	133	46	23	42	139	65	132	99	31
В крупных окнах, на полянах и вырубках [In the large gaps, glades and cuttings]	133	18	4	4	35	14	2	5	3
Под пологом древостоя [Under the canopy]	0	28	19	38	104	51	130	94	28
Ранняя форма [Forma praesox]	39	11	9	29	99	50	116	36	30
Поздняя форма [Forma tardiflora]	94	35	14	13	40	15	16	63	1

3. Правобережье р. Усманки в черте г. Воронеж между мкр. «Боровое» и «Сомово» (51.728827, 39.344704). Сосняк ландышево-разнотравный на дюнах с подлеском из *Acer tataricum* L. разной плотности с оконной мозаикой.

4. Воронежский заказник между пос. Шуберское и пос. Маклок Новоусманского района, а также пос. Подлесный Верхнехавского района (51.797530, 39.472300): а – сосняк зеленомошный на дюнах с небольшими окнами и отдельными локусами подлеска из *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wol.) Klask., *Genista tinctoria* L. и *Euonymus verrucosus* Scop.; б – сосняк ландышево-разнотравный на дюнах с небольшими окнами и подлеском низкой и средней сомкнутости из *E. verrucosum*; в – сосняк неморально-разнотравный с подлеском средней и высокой плотности из *E. verrucosum*, *Sorbus aucuparia*, *Corylus avellana* (L.) Н. Karst и единственным подростом *Tilia cordata* Mill.

В зависимости от плотности особей *Quercus robur* в исследуемом локалитете закладывали от 2 до 10 учетных площадок размером 20 × 20 м.

Изучали особи виргинильного (v) и молодого генеративного (g1) онтогенетических состояний всех категорий жизненности. Онтогенетические состояния и жизненность определяли по методикам, получившим распространение в популяционных исследованиях [Evstigneev, Korotkov, 2016]. Исследованные v- и g1-особи имеют высоту 2–6 и 3–12 м, диаметр на высоте груди 5–12 и 10–20 см и радиус проекции кроны 0,5–3 и 1–3,5 м соответственно. Календарный возраст v- и g1-особей на открытых пространствах – 10–25 лет, под пологом леса – 15–30 и 25–45 лет соответственно.

При архитектурном анализе особей рассматривали конфигурацию и нарастание ствола и ветвей от ствола, а также типы двулетних побеговых систем, входящих в их состав. Иерархия уровней побеговых систем кроны и типология двулетних побеговых систем были взяты по классификации И.С. Антоновой и Е.В. Фатьяновой [Антонова, Фатьянова, 2016] с авторским дополнением, которое заключается в оперировании типом «несущих» двулетних побеговых систем [Стаменов, 2020]. Этот морфофункциональный тип двулетних побеговых систем образован относительно длинным материнским побегом и различным числом коротких боковых побегов. Он выполняет функцию заполнения кроны. Ветви от ствола с наибольшими диаметром и продолжительностью жизни, образующие «скелет» кроны, отнесены к скелетным [Шитт, 1952]. Особое внимание уделяли ростовым и многопобеговым основным двулетним побеговым системам в составе ветвей от ствола и двулетним побеговым системам с ложными мутовками на стволе, поскольку эти двулетние побеговые системы играют существенную роль в формировании архитектурного типа.

Ключевой категорией анализа архитектуры особи выступает архитектурный тип. В предыдущей работе [Стаменов, 2020] он понимается как результат реализации архитектурной единицы *Q. robur* в разных условиях освещения, имеющий определенную конфигурацию, способ нарастания и ветвления основных скелетных осей кроны. В данной работе содержание категории «архитектурный тип» было переосмыслено с учетом большего разнообразия экологических факторов и изменчивости побеговых систем разного ранга в пределах архитектурного типа (см. ниже).

В целом же отличия между категориями «архитектурная модель» и «архитектурный тип» заключаются в следующем. Во-первых, выделение архитектурного типа предполагает анализ всех иерархических уровней побеговых систем. Во-вторых, один архитектурный тип может совмещать элементы нескольких архитектурных моделей.

Результаты

Архитектурные типы и их типовые формы.
Ценоотическая привязка архитектурного типа

В результате изучения организации архитектурной единицы *Quercus robur* в фитоценозах воронежской лесостепи было установлено, что развитие особи по программе соответствующего архитектурного типа определяется сложным комплексом факторов, а не только освещенностью. Были выявлены как особи, архитектура которых полностью соответствует ранее выделенным архитектурным типам в зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов, так и особи с различными комбинациями отклонений от этих «чистых» архитектурных типов. В связи с этим особи, являющиеся представителями «чистых» архитектурных типов, были отнесены нами к т.н. «типовым формам» соответствующих архитектурных типов. В связи с тем, что экотопическая приуроченность архитектурного типа в зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов, с одной стороны, и в зоне лесостепи, с другой стороны, зачастую сильно различается, в данной работе названия архитектурных типов даны с использованием римских цифр. Для них указаны соответствия ранее выделенным архитектурным типам. Особенности конструкции архитектурных типов мы сначала рассмотрим на примере их типовых форм, а затем форм с разнообразными отклонениями.

АТ I (соответствует «луговому» архитектурному типу)

Ортотропный неустойчиво-моноподially нарастающий ствол образован моно- и полициклическими годичными побегами длиной 30–70 см. На их основе образуются ростовые двулетние побеговые системы с акротонным ветвлением, в том числе 2–4 системы с трехпятипобеговыми ложными мутовками и 2–3 с мощными верхними боковыми побегами, а также 3–5 одно-двупобеговых систем. Помимо скелетных ветвей, из почек большинства двулетних побеговых систем ствола также развиваются от одной до пяти более слабых ветвей, которые в 3–4 раза тоньше скелетных. Как правило, чем сильнее развиты боковые побеги из почек верхней четверти (дистальной части) материнского побега, тем слабее и реже растут ветви из нижележащих почек. Первые две-три двулетние побеговые системы ствола не имеют боковых побегов (рис. 1).

В кроне выделяются одна или две высотные зоны. В первом случае все ветви особи отходят от ствола под острым углом и растут по диагонали с прямым или выгнутым наружу контуром. Главная ось такой ветви нарастает неустойчиво-моноподially и состоит из набора

основных мало- и многопобеговых основных двулетних побеговых систем (до 10–12 боковых побегов) с единичными ростовыми двулетними побеговыми системами. Во втором случае до 30% от общей высоты ствола занимает зона с плагиотропными ветвями, которые нарастают в основном симподиально, состоят из годичных побегов короче 20 см, формирующих относительно слабо ветвящиеся двулетние побеговые системы (рис. 1, 1). Типовая форма данного архитектурного типа наиболее соответствует архитектурной модели Rauh, которая указывается как характерная для *Quercus robur* [Биоморфологический словарь, 2005].

АТ II (соответствует «опушечному» архитектурному типу)

Как и у АТ I, ствол также нарастает ортотропно и неустойчиво-моноподиально, но образован преимущественно моноциклическими побегами, длина которых редко превышает 40 см (рис. 2). Ростовые двулетние побеговые системы ствола представлены одно-двупобеговыми системами с акротонным ветвлением. В составе ствола образуются единичные двупобеговые ложные мутовки. Ветви из тех почек возобновления, которые расположены ниже верхней четверти материнского побега, не принимают существенного участия в захвате горизонтального пространства. При наличии они представлены короткоживущими тонкими осями. В отличие от АТ I, ветви отходят от ствола под разным углом, а плагиотропные ветви перемежаются косонаправленными без определенной закономерности. Главная ось ветви нарастает неустойчиво-моноподиально, но по сравнению с АТ I чаще перевершинивается. Ось ветви слагается основными двулетними побеговыми системами с одним-двумя сильными боковыми побегами и несущими двулетними побеговыми системами. Ростовые двулетние побеговые системы и двулетние побеговые системы более чем с 5 боковыми побегами почти не образуются (рис. 2, 1). Частота встречаемости типовых форм среди всех форм АТ II составляет менее 10% во всех сообществах.

АТ III и IV (соответствует архитектурным типам «Лесной 1» и «Лесной 2»)

Ствол нарастает ортотропно на значительном протяжении (АТ III, рис. 3, 1) либо замещается дочерними осями с различной конфигурацией примерно на середине высоты особи (АТ IV, рис. 4, 1; 4, 2). Ствол включает протяженные симподиально нарастающие цепочки из годичных побегов короче 10 см, имеющих волнистый или зигзагообразный контур. По сравнению с двумя предыдущими архитектурными типами, увеличивается доля неветвящихся двулетних побеговых систем в составе ствола.

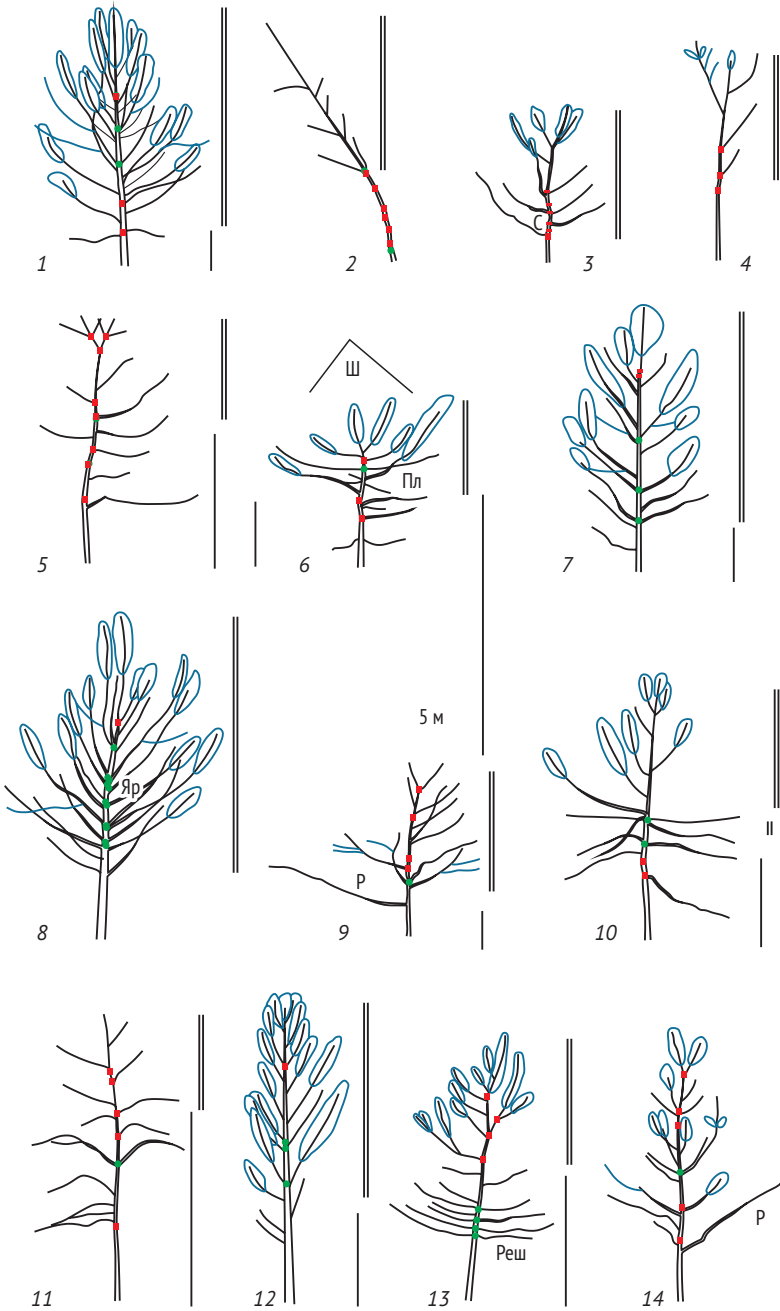


Рис. 1. Формы архитектурного типа I у *Quercus robur* в сообществах южной лесостепи Воронежской области:

1 – «типичная» форма; 2–14 – проявления модусов отклонения от типовой формы; 2 – отклонение ствола от ортотропного направления роста; 3 – усиление роли симподиев в организации ствола и скелетных ветвей (С); 4 – редукция скелетных ветвей; 5 – редукция двулетних побеговых систем с ложными мутовками на стволе и интенсивно ветвящихся двулетних побеговых систем на ветвях, а также удлинение «первой» зоны кроны; 6 – «вставки» плагиотропных ветвей (Пл) и усиленный рост кроны в ширину (Ш); 7 – преобладание моноподиев в составе ствола; 8 – последовательность двулетних побеговых систем с многопобеговыми ярусами на стволе (Яр); 9 – усиленный рост кроны в ширину; 10 – «трехзонная» крона (одна, две и три черты показывают протяженность «первой», «второй» и «третьей» зон кроны соответственно); 11 – поникающие ветви в кроне; 12 – ортотропные ветви в кроне; 13 – «решетчатая» структура на стволе (Реш); 14 – частичная реитерация на стволе (Р).

Одна черта показывает протяженность «первой» зоны кроны (при наличии), две – «второй». Зеленые круги показывают ложные мутовки на стволе, красные прямоугольники – перевершинивания ствола, черные линии – ствол и ветви от ствола, синие линии – оси из ростовых двулетних побеговых систем ветвей от ствола, синие контуры – многопобеговую основную двулетнюю побеговую систему

Fig. 1. Forms of the architectural type I of *Quercus robur* in communities of the southern forest-steppe of Voronezh region:

1 – “typical” form; 2–14 – manifestations of modes of deviation from the “typical” form; 2 – trunk deviation from the orthotropic growth; 3 – increasing portion of sympodia within the trunk and skeletal branches (C); 4 – reduction of the skeletal branches; 5 – reduction of biennial shoot systems with pseudowhorls within the trunk and well-branched biennial shoot systems within the branches, and elongation of the “first” crown zone; 6 – “insertions” of the plagiotropic branches (Пл) and intensive crown growth at width (Ш); 7 – domination of monopodia within the trunk; 8 – consequence of biennial shoot systems with the polyshoot layers on the trunk (Яр); 9 – intensive crown growth at width; 10 – «three-zone» crown (two and three dashes show the “second” and the “third” zones correspondingly); 11 – drooping branches; 12 – orthotropic branches; 13 – a “grid” structure within the trunk (Реш); 14 – partial reiteration of the trunk.

One and two dashes show a length of the “first” (if presented) and “second” crown zones correspondingly. The green circles show the pseudowhorls within the trunk. The red boxes show relays of the trunk. The black lines show trunk and branches from the trunk. The blue lines show axes from the growth biennial shoot systems within the branches from the trunk. The blue shapes show the polyshoot basic biennial shoot systems

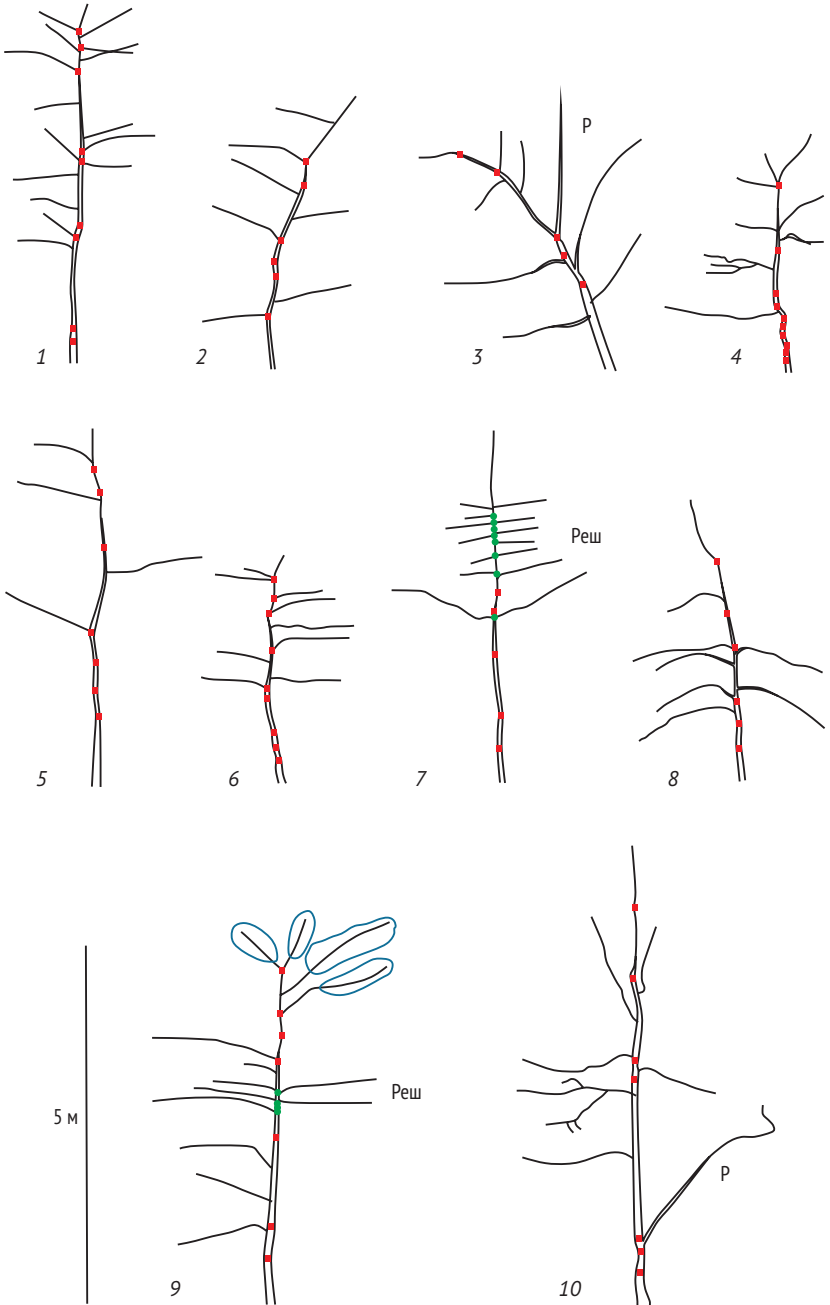


Рис. 2. Формы архитектурного типа II у *Quercus robur* в сообществах южной лесостепи Воронежской области:

1 – «типовая» форма; 2–10 – проявления модусов отклонения от типовой формы: 2 – отклонение ствола от ортотропного направления роста; 3 – диагонально-дугообразный ствол с асимметричными ветвями и ветвью-реитератом (P); 4 – усиление роли симподиев в организации ствола; 5 – редукция скелетных ветвей; 6 – преобладание плагиотропных ветвей в кроне; 7 – многопобеговая ложная мутовка и «решетчатая» структура (Pesh) на стволе; 8 – поникающие ветви в кроне; 9 – ветвь с многопобеговой двулетней побеговой системой и «решетчатая» структура на стволе (Pesh); 10 – частичная реитерация на стволе.

Зеленые круги показывают ложные мутовки на стволе, красные прямоугольники – перевершинивания ствола, черные линии – ствол и ветви от ствола, синие контуры – многопобеговую основную двулетнюю побеговую систему

Fig. 2. Forms of the architectural type II of *Quercus robur* communities of the southern forest-steppe of Voronezh region

1 – “typical” form; 2–10 – manifestations of modes of deviation from the “typical” form: 2 – trunk deviation from the orthotropic growth; 3 – an arch-shaped trunk with the asymmetrical branches and a reiterative branch (P); 4 – increasing portion of sympodia within the trunk; 5 – reduction of the skeletal branches; 6 – domination of the plagiotropic branches; 7 – a polyshoot pseudowhorl and a “grid” structure (Pesh) within the trunk; 8 – drooping branches; 9 – a branch with a polyshoot biennial shoot systems and a “grid” structure within the trunk (Pesh); 10 – partial reiteration of the trunk.

The green circles show the pseudowhorls within the trunk. The red boxes show relays of the trunk. The black lines show trunk and branches from the trunk. The blue shapes show the polyshoot basic biennial shoot system

Как и у АТ II, в кроне представлены косо направленные и плагиотропные ветви без выраженной закономерности в размещении вдоль ствола. В состав не менее трети ветвей входят сложные симподиальные побеговые комплексы. Они сформированы короткими неветвящимися годичными побегами, слагающими системы монохазиев и дихазиев. В состав архитектурных типов могут входить системы, образовавшиеся из спящих почек.

Фактически АТ III и особенно АТ IV совмещают в себе в различных сочетаниях элементы архитектурной модели Rauh, Leeuwenberg и Koriba. В лесах всех типов к типологическим формам АТ III и IV относятся 10–20% особей данных архитектурных типов.

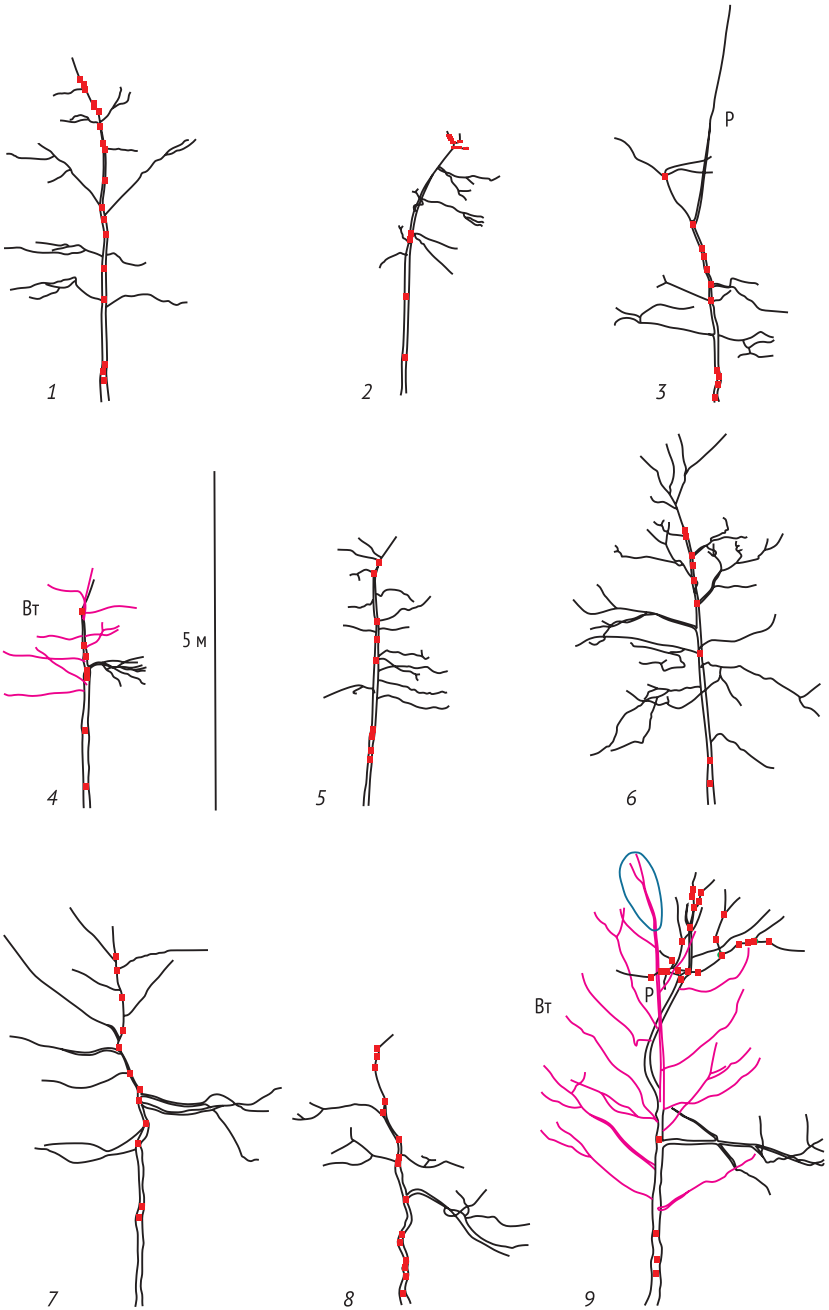


Рис. 3. Формы архитектурного типа III у *Quercus robur* в сообществах южной лесостепи Воронежской области:

- 1 – «типичная» форма; 2–9 – проявления модусов отклонения от типовой формы: 2 – отклонение ствола от ортотропного направления роста; 3 – диагонально-дугообразный ствол с асимметричными ветвями и ветвью-реитератом (P);
- 4 – редукция скелетных ветвей и образование вторичной кроны (Вт);
- 5 – преобладание плагиотропных ветвей в кроне;
- 6, 7 – неустойчиво-моноподиальное нарастание ветвей;
- 8 – поникающие ветви; 9 – образование вторичной кроны (Вт) и проявление процессов отложенной реитерации (P).

Красные прямоугольники показывают перевершинивания ствола, черные линии – ствол и ветви от ствола.

Малиновый цвет показывает вторичное побегообразование

Fig. 3. Forms of the architectural type III of *Quercus robur* in communities of the southern forest-steppe of Voronezh region:

- 1 – “typical” form; 2–9 – manifestations of modes of deviation from the “typical” form: 2 – trunk deviation from the orthotropic growth; 3 – an arch-shaped trunk with the asymmetrical branches and a reiterative branch (P); 4 – reduction of the skeletal branches and secondary crown formation (Вт); 5 – domination of the plagiotropic branches; 6 and 7 – mixed monopodial increment of the trunk and branches correspondingly; 8 – drooping branches; 9 – secondary shoot crown formation (Вт) and delayed reiteration (P).

The red boxes show relays of the trunk. The black lines show trunk and branches from the trunk.

Magenta shows secondary shoot formation

Подводя итог по результатам изучения типовых форм и их ценотической привязки, следует отметить, что среди особей *Quercus robur* как в открытых, так и в сомкнутых сообществах южной лесостепи Воронежской области преобладает АТ I, причем семенного происхождения (рис. 5).

Исключение составляют сосняк зеленомошный, в котором архитектура большинства особей соответствует АТ III и АТ IV, и сосняк неморально-разнотравный с плотным подлеском из *Corylus avellana*, в котором примерно поровну представлены особи всех архитектурных типов.

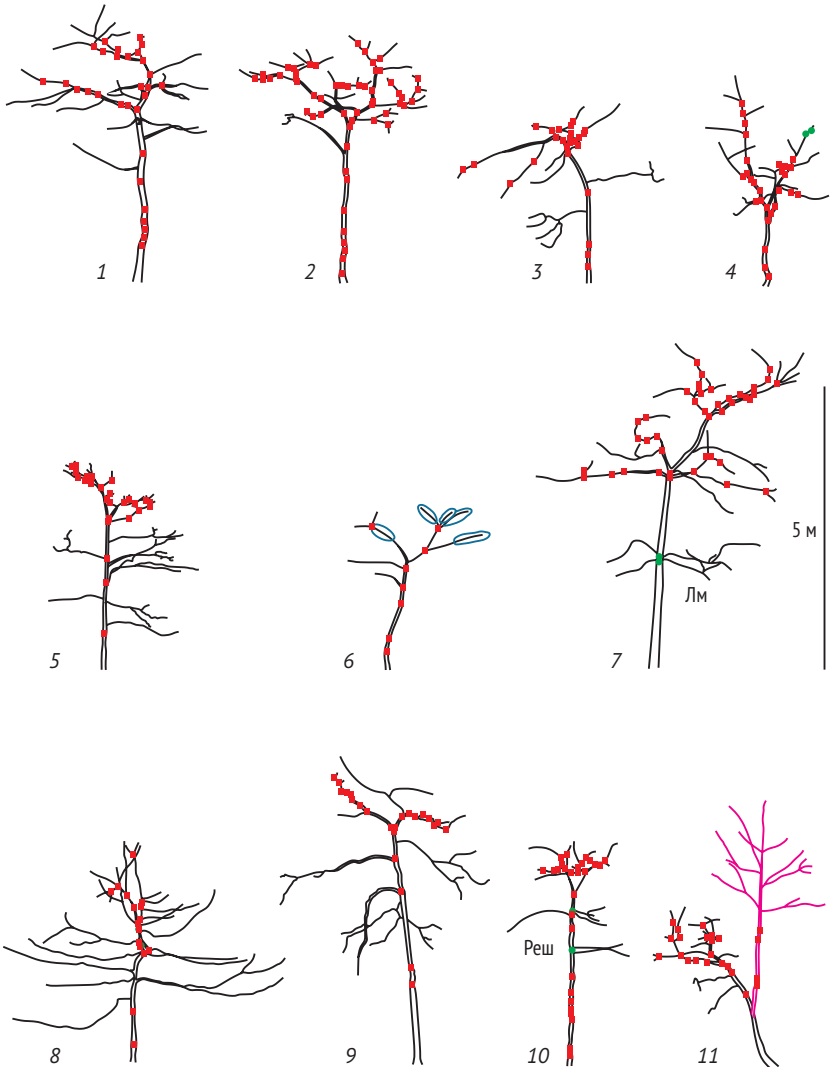


Рис. 4. Формы архитектурного типа IV у *Quercus robur* в сообществах южной лесостепи Воронежской области:

1, 2 – «типичные» формы; 3–11 – проявления модусов отклонения от типовых форм: 3 – диагонально-дугообразный ствол с асимметричными ветвями; 4 – редукция скелетных ветвей; 5 – преобладание плагиотропных ветвей в кроне; 6 – неустойчиво-монопоидальное нарастание ствола и замещающих его осей, а также многопобеговые двулетние побеговые системы;

Однако к типовой форме АТ I во всех сообществах относится небольшая доля особей. Направления отклонений от типовых форм всех архитектурных типов мы рассмотрим далее. Отметим, что принципиальные отличия по архитектуре побеговых систем разного ранга между особями семенного и порослевого происхождения, а также ранней и поздней феноформ не выявлены.

Модусы отклонений от типовой формы архитектурного типа

Все формы и способы отклонений от типовых форм ранее выделенных архитектурных типов в фитоценозах зон хвойно-широколиственных и широколиственных лесов мы отнесли к модусам редукации, усиления и новообразования. У одной особи может быть выражен как один модус, так и серия модусов из одной или всех трех групп.

Модусы редукации соответствуют процессам ослабления роста и развития особи.

7 – многопобеговая ложная мутовка (ЛМ); 8 – усиленный рост кроны в ширину; 9 – поникание ветвей; 10 – «решетчатая» структура на стволе (Реш); 11 – проявление процессов отложенной реитерации (Р).

Зеленые круги показывают ложные мутовки на стволе, красные прямоугольники – перевершинивания ствола, черные линии – ствол и ветви от ствола, синие контуры – многопобеговую основную двулетнюю побеговую систему.

Малиновый цвет показывает вторичное побегообразование

Fig. 4. Forms of the architectural type IV of *Quercus robur* in communities of the southern forest-steppe of Voronezh region:

1, 2 – “typical” forms; 3–11 – manifestations of modes of deviation from the “typical” form: 3 – an arch-shaped trunk with the asymmetrical branches; 4 – reduction of the skeletal branches; 5 – domination of the plagiotropic branches; 6 – mixed monopodial increment of the trunk and axes replacing it and polyshoot biennial shoot systems; 7 – polyshoot pseudowhorl (ЛМ); 8 – intensive crown growth at width; 9 – drooping branches; 10 – a “grid” structure within the trunk; 11 – delayed reiteration (P).

The green circles show the pseudowhorls within the trunk.

The red boxes show relays of the trunk. The black lines show trunk and branches from the trunk. The blue shapes show the polyshoot basic biennial shoot system.

Magenta shows secondary shoot formation

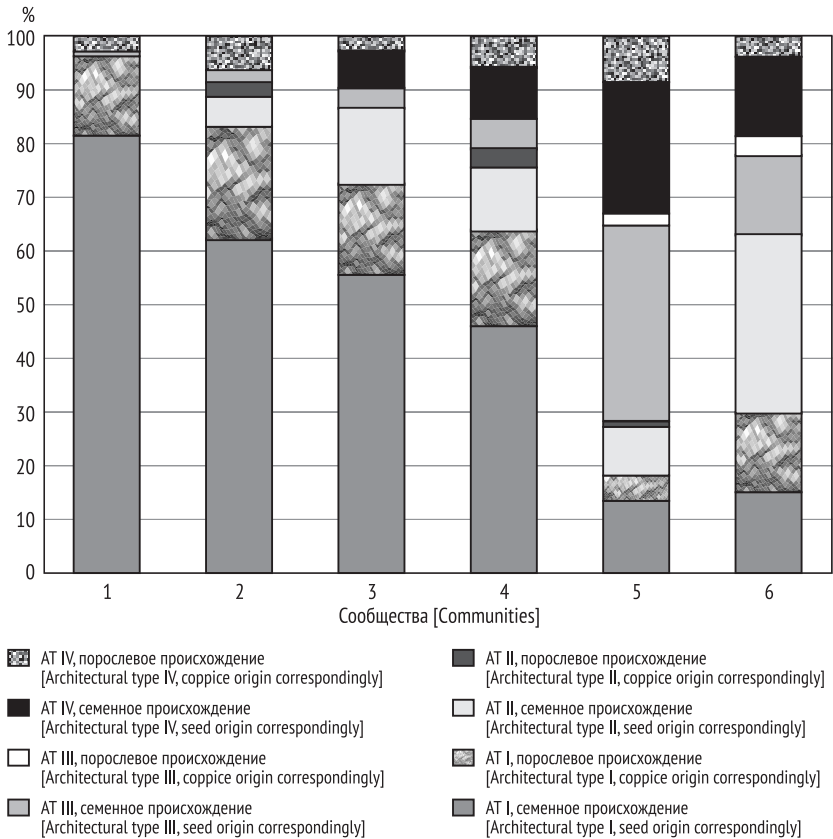


Рис. 5. Принадлежность особей *Quercus robur* к архитектурным типам в сообществах южной лесостепи Воронежской области:

- 1 – луговая степь; 2 – поляны и вырубки; 3 – сосновые культуры;
- 4 – сосняки с кустарниковым подлеском (локалитеты 3 и 4б);
- 5 – сосняк зеленомошный; 6 – сосняк с плотным подлеском из *Corylus avellana*

Fig. 5. Architectural types of *Quercus robur* in communities of the southern forest-steppe of Voronezh region:

- 1 – meadow steppe; 2 – glades and cuttings; 3 – pine plantings;
- 4 – pineries with a shrub understorey (sites 3 and 4b);
- 5 – green moss pinery; 6 – pinery with a dense understorey from *Corylus avellana*

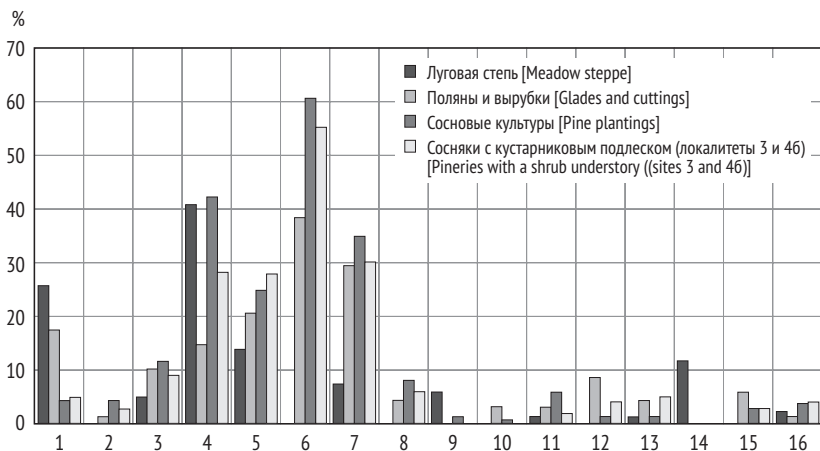


Рис. 6. Распределение особей архитектурного типа I *Quercus robur* по модусам отклонений от «типовой» формы в сообществах южной лесостепи Воронежской области:

- 1 – «типовая» форма; 2 – отклонение ствола от ортотропного направления роста; 3 – усиление роли симподиев в организации ствола и скелетных ветвей; 4 – редукция скелетных ветвей; 5 – редукция ложных мутовок на стволе; 6 – редукция интенсивно ветвящихся двулетних побеговых систем на ветвях; 7 – удлинение первой зоны кроны; 8 – «вставки» плагиотропных ветвей; 9 – преобладание моноподиев в составе ствола; 10 – последовательность ДПС с многопобеговыми ярусами на стволе; 11 – усиленный рост кроны в ширину; 12 – «трехзонная» крона; 13 – образование поникающих ветвей; 14 – образование ортотропных ветвей; 15 – «решетчатая» структура на стволе; 16 – реитерация

Fig. 6. Modes of deviation from the typical form of the architectural type I of *Quercus robur* in communities of the southern forest-steppe of Voronezh oblast:

- 1 – “typical” form; 2 – trunk deviation from the orthotropic growth; 3 – increasing portion of sympodia within the trunk and skeletal branches; 4 – reduction of the skeletal branches; 5 – reduction of biennial shoot systems with pseudowhorls within the trunk; 6 – reduction of well-branched biennial shoot systems within the branches; 7 – elongation of the “first” crown zone; 8 – “insertions” of the plagiotropic branches; 9 – domination of monopodia within the trunk; 10 – consequence of biennial shoot systems with the polyshoot layers on the trunk; 11 – intensive crown growth at width; 12 – “three-zone” crown; 13 – formation of drooping branches; 14 – formation of orthotropic branches; 15 – a “grid” structure within the trunk; 16 – reiteration

1. Отклонение ствола от ортотропного направления роста. Как в первой половине, так и в верхней трети (четверти) ствол отклоняется от вертикального направления на $20\text{--}40^\circ$ без смены ориентации крупных ветвей. Данный модус мало распространен у АТ I (рис. 6), в отличие от АТ II–IV (10–30% особей данных архитектурных типов) (см. рис. 1, 2; 2, 2; 3, 2).

2. Формирование диагонально-дугообразного ствола с асимметричными ветвями. При усилении предыдущего модуса ствол, начиная с середины, выгибается дугообразно наружу и приобретает диагональную или плагитропную ориентацию. При максимальной выраженности данного модуса ствол растет плагитропно с выгибом наружу на большей части своей длины, располагаясь не выше 2 м над поверхностью почвы. Ветви на «внешней» стороне ствола при этом принимают ортотропную ориентацию, а на «внутренней» растут под углом $70\text{--}90^\circ$ к стволу. Явление наиболее распространено у особей АТ II (см. рис. 2, 3) в сосняках с кустарниковым подлеском (20–35%). В прочих же сообществах подобная форма отмечена не более чем у 10% особей АТ II–IV (см. рис. 3, 3; 4, 3).

3. Усиление роли симподиев в организации ствола и скелетных ветвей отмечено у особей АТ I (см. рис. 1, 3) и АТ II (см. рис. 2, 4). На уровне ствола модус реализуется либо через увеличение частоты перевершиниваний, благодаря чему ствол приобретает S-образный контур разной степени выраженности, либо через образование одного-двух L- или V-образных анизотомных дихазиев без потери функционально главной оси. У единичных особей в сосняке зеленомошном переход части ствола к симподиальному нарастанию сопровождается уменьшением длины годовых побегов в три-четыре раза. На уровне скелетных ветвей частичное переключение на симподиальное нарастание приводит к формированию извилистых монохазиев из годовых побегов короче 10 см, образующими неветвящиеся и несущие двулетние побеговые системы. Монохазии чаще приурочены к базальной или срединной части главной оси ветви. Наиболее выражено участие симподиев в составе ветви у особей АТ I в сосняке зеленомошном (56% особей типа).

4. Редукция скелетных ветвей является одним из наиболее распространенных модусов (см. рис. 6). На стволе может сохраняться несколько одно-двупобеговых двулетних побеговых систем с акротонным ветвлением или одна двулетняя побеговая система с многопобеговой ложной мутовкой. Если скелетные ветви развиты только в нижней части ствола, то выше обычно образуются слабые ветви, образованные одной-тремя основными двулетними побеговыми системами.

Подобная частичная редукция отмечена не более чем у 5% особей АТ I в большинстве сообществ. Ростовые двулетние побеговые системы могут и полностью выпадать. Это наблюдается у 7% особей, растущих на открытых пространствах, и у 16–26% особей, произрастающих под пологом древостоев (см. рис. 1, 4). При этом на стволе образуются только единичные основные двулетние побеговые системы. В то же время на стволе у 7–16% особей *Quercus robur* под пологом сосняков и у 33% особей в участках луговой степи ростовые двулетние побеговые системы со скелетными ветвями полностью «замещаются» основными двулетними побеговыми системами с относительно слабыми ветвями. При этом только у 8% особей *Q. robur*, произрастающих в луговой степи, крона разреживается. До 50% особей АТ II в сосновых культурах имеют ослабление ветвления ствола (см. рис. 2, 5), при этом не более чем у 20% особей скелетные ветви «заменяются» более слабыми ветвями из основных двулетних побеговых систем. В естественных лесах, напротив, утрата стволом скелетных ветвей (10–30% особей типа) сопровождается «заменой» их тонкими короткоживущими ветвями. В сосняке зеленомошном около 20% особей АТ III и до 50% особей АТ IV не развивают скелетные ветви, а их ствол образован почти исключительно неветвящимися двулетними побеговыми системами (см. рис. 3, 4; 4, 4).

5. Редукция ярусов и ложных мутовок на стволе очень характерна для особей АТ I (см. рис. 6). На стволе перестают образовываться ложные мутовки с тремя и более боковыми побегами. Вместо них образуются одно-двупобеговые двулетние побеговые системы с акротонным ветвлением, в том числе с двумя побегами из ложной мутовки. Более слабые ветви из расположенных ниже почек материнского побега также «выпадают» (см. рис. 1, 5).

6. Редукция интенсивно ветвящихся двулетних побеговых систем на ветвях является самым распространенным модусом у особей АТ I (см. рис. 6). На ветвях образуются основные и несущие двулетние побеговые системы с тремя-пятью боковыми побегами вместо многопобеговых основных и ростовых двулетних побеговых систем (см. рис. 1, 5). Заметим, что особи, у которых на главных осях ветвей сохраняется характерное для типовой формы ветвление, но при этом редуцируются многопобеговые ложные мутовки на стволе, составляют в теневых сообществах не более 10%.

7. Удлинение «первой» зоны кроны – еще один очень распространенный модус отклонения у особей АТ I (см. рис. 6). Протяженность зоны варьирует от 40% до 80% высоты особи (см. рис. 1, 5). При этом ветви в нижней зоне нарастают неустойчиво-монопоидально и отходят

от ствола под углом не более 70° . Также ветви растут сначала под прямым углом от ствола на протяжении до $2/3$ – $3/4$ от своей длины, а затем выпрямляются. Как правило, именно такие плагиотропные ветви достигают в кроне наибольшей длины. Для них характерны основные и несущие двулетние побеговые системы, содержащие не более пяти боковых побегов.

Одновременное ослабление ветвления на стволе и ветвях и более высокое положение «второй» зоны кроны фактически приводят к образованию переходных между АТ I и II форм. Подобные формы отмечены у 12–16% особей АТ I под пологом сосновых культур и сосняков с кустарниковым подлеском (см. рис. 1, 5). В сосняке зеленомошном их доля достигает 60%.

8. «Вставки» плагиотропных ветвей на стволе. Во «второй» зоне кроны особей АТ I в одном-двух ярусах ветвей от ствола отходит по одной плагиотропной гемисимподиально нарастающей ветви, как правило, с малопобеговыми основными двулетними побеговыми системами (см. рис. 1, 6). В дистальной части ветвь может переходить к росту по диагонали.

9. Преобладание плагиотропных ветвей в кроне у АТ II отмечено у 25–30% особей в сосновых культурах, у 10% особей в сосняке зеленомошном и у 30–45% особей в сосняках с кустарниковым подлеском (см. рис. 2, 6). У АТ III и IV переход особи к плагиотропному росту у большинства скелетных ветвей отмечен не более чем у 20% особей (см. рис. 3, 5; 4, 5).

Модусы усиления соответствуют интенсификации ростовых процессов и более регулярному и плотному заполнению внутрикروнового пространства.

1. Преобладание моноподиев в составе скелетных осей. У особей АТ I ствол или главная ось скелетной ветви нарастает моноподиально пять лет и более, при этом только 20–30% ветвей имеют перевершинивания (см. рис. 1, 7).

2. Образование многопобеговой ложной мутовки на стволе. У единичных особей АТ II и IV в различных типах сосновых лесов на стволе образуется трех-четырепобеговая ложная мутовка, что в целом не характерно для данных АТ (см. рис. 2, 7; 4, 7).

3. Образование последовательности двулетних побеговых систем с многопобеговыми ярусами. У АТ I на стволе образуется последовательность из пяти-семи двулетних побеговых систем с ложными мутовками и/или ростовыми боковыми побегами в верхней трети материнского побега. При этом у части двулетних побеговых систем материнский

побег в 2–3 раза короче боковых, что позволяет отнести его к модификации структурно-функционального типа «Вертолет» [Антонова, Барт, 2017]. В составе двулетних побеговых систем формируется 4–5 ростовых боковых побегов. Расположение ветвей в кроне принимает характер «непрерывного» яруса (см. рис. 1, 8).

4. Неустойчиво-моноподиальное нарастание скелетных осей. Характерно для 60–70% особей АТ IV в сосняках с кустарниковым подлеском (см. рис. 4), в прочих же сообществах этот модус у АТ III и IV встречается у менее 10% особей. Ствол и/или дочерние оси, которые его замещают, нарастают неустойчиво-моноподиально и состоят из годичных побегов длиной 20–40 см (см. рис. 3, 6; 4, 6). Неустойчиво-моноподиально могут нарастать и все ветви от ствола, но при этом в составе ствола сохраняются монохазии (см. рис. 3, 7). Системы из монохазиев и дихазиев с короткими годичными побегами на стволе или скелетных ветвях практически не образуются.

5. Интенсивное ветвление скелетных осей. Отмечено у единичных особей АТ II и у особей АТ IV в сосняках разных типов, как правило, в разреженном пологе. Одна, редко две верхние косо направленные ветви содержат одну-две основную многопобеговую двулетнюю побеговую систему (см. рис. 2, 4, 6).

Модусы новообразования заключаются в формировании побеговых структур разного ранга, не описанных при исходном выделении архитектурных форм в природных зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов.

1. Изменение соотношения между горизонтальным и вертикальным ростом кроны. Отношение ширины кроны к высоте всей особи превышает единицу (до 1,3). Такие значения реализуются либо за счет одной сильно выдающейся ветви или пары ветвей из ложной мутовки (часто с элементами частичной реитерации – см. далее), обычно в нижней трети ствола, либо благодаря формированию последовательности из трех-пяти плагиотропных ветвей (пары ветвей у АТ III и АТ IV). Образование таких ветвей не отражается на скорости роста ствола и не приводит к образованию коротких годичных побегов в его составе (см. рис. 1, 6; 1, 9). У особей АТ III и АТ IV наблюдается редко (см. рис. 4, 8).

2. Образование «трехзонной» кроны у АТ I. Самая нижняя зона состоит из поникающих неустойчиво-моноподиально нарастающих ветвей с коротким базальным плагиотропным отрезком. Она занимает до 50% от высоты ствола. Вторая по счету зона очень короткая и представлена одним ярусом из двух-трех плагиотропных ветвей, как правило,

наиболее длинных в кроне. И только третья по счету зона состоит из косонаправленных неустойчиво-моноподиально нарастающих ветвей (см. рис. 1, 10).

3. Образование поникающих ветвей. Модус реализуется тремя способами. Первый способ заключается в образовании небольшого выгиба во внутрикрановом пространстве на растущей по диагонали ветви. При втором способе ветвь базально растет под острым углом вверх, примерно в середине образует перегиб и далее растет по диагонали вниз. Контур ветви напоминает свод. И наконец, ветвь может после непродолжительной плагиотропной фазы роста ориентироваться по диагонали вниз. У особей АТ I в нижней зоне кроны обычно реализуется третий способ, а у отдельных ветвей ближе к вершине – первый (см. рис. 1, 11). У особей АТ II–IV чаще реализуются второй и третий способы.

4. Преобладание поникающих ветвей в кроне отмечено у особей АТ II (до половины особей типа в сосняке зеленомошном и 20–25% в прочих типах сосняков) и АТ IV (30% в сосняке зеленомошном). При этом 20–30% ветвей может расти плагиотропно (см. рис. 2, 8; 3, 8; 4, 9).

5. Образование ортотропных ветвей описано только у особей АТ I в участках луговой степи. Большинство ветвей «второй» зоны кроны отходит на всем протяжении ствола под углом менее 40° (до 15–20°). Ветвь растет сразу под острым углом без базального плагиотропного участка. Ветви имеют либо прямой контур и постоянно растут под одним углом, либо переходят к полностью вертикальному росту в первой половине оси (см. рис. 1, 12).

6. Формирование «решетчатой» структуры ярусов на стволе. Модус реализуется двумя способами. В первом случае главным элементом структуры выступает двулетняя побеговая система с двумя-тремя сближенными в верхней четверти материнского побега плагиотропными боковыми побегами (модификации типа «Вертолет»). «Решетчатая» структура состоит из двух-четырех таких двулетних побеговых систем, расположенных последовательно друг за другом. У особей АТ I она локализуется в «первой» зоне кроны (см. рис. 1, 13), у особей АТ II (до 20% в сосновых культурах) и АТ IV (около 5% в сосняке зеленомошном) – в середине ствола (см. рис. 2, 9; 4, 10). Реже реализуется второй способ. Так, у двух особей АТ II в сосново-березовых культурах верхняя треть ствола включает последовательность из трех-четырех двулетних побеговых систем как со сближенными плагиотропными боковыми побегами, так и с шестью боковыми побегами примерно равного развития, самый нижний из которых отходит из боковой почки в середине материнского побега, а самый верхний – из венечной почки (см. рис. 2, 7).

7. Реитерация. В пределах типовой формы АТ I отмечены особи с единичными ветвями-реитератами. Образование таких ветвей является проявлением немедленной полной реитерации. Немедленная частичная реитерация реализуется у особей АТ I и АТ II, произрастающих под пологом леса (см. рис. 1, 14). Она заключается в том, что у длинной косо направленной ветви ортотропный изгиб оси происходит только в дистальной трети или четверти. Другим вариантом частичной реитерации, причем не только немедленной, но и отложенной, выступает образование относительно коротких ортотропных ветвей на плагиотропном изгибе ствола (см. рис. 2, 3; 3, 3). При отложенной реитерации происходит пробуждение спящих почек в разных частях ствола и реже ветвей. Образующаяся ось нарастает неустойчиво-моноподиально и формирует как основные двулетние побеговые системы с длинными побегами, так и отдельные многопобеговые двулетние побеговые системы. В основании оси может образоваться зигзагообразная структура. Такой вид реитерации характерен для 5–10% особей АТ I и II в различных типах сосняков (см. рис. 3, 9; 4, 11).

Обсуждение

Как было показано в предыдущей статье [Стаменов, 2020], архитектурный тип у *Quercus robur* соответствует определенному проявлению одной архитектурной модели или сочетанию элементов нескольких архитектурных моделей в конкретном диапазоне условий освещения. Несмотря на сложный комплекс экологических факторов, воздействующих на морфогенез побеговых систем у молодых особей *Quercus robur* в сообществах южной лесостепи, архитектурная форма, которая наиболее полно на всех уровнях организации соответствует выделенному ранее «Луговому» архитектурному типу [Там же], обнаруживается преимущественно при полном освещении. Эта форма, обозначенная нами как «типовая», характеризуется интенсивным и разнообразным ветвлением ствола и ветвей и устойчивым выносом ассимиляционного аппарата вверх при помощи косо направленных ветвей. Таким образом, достаточный уровень освещенности принципиально важен для морфогенеза многопобеговых основных и ростовых двулетних побеговых систем. В регионе исследований представлено два типа открытых местообитаний:

- 1) лесные поляны и вырубки, которые относительно защищены от ветров;
- 2) склоны разной крутизны и ориентации по опушкам нагорных дубрав, зачастую с выходами на дневную поверхность карбонатных пород.

В отличие от балок северной лесостепи на Куликовом поле [Станенов, 2021], мы не отметили существенных модификаций у типовой формы АТ I в лугово-степных сообществах севера Воронежской области. Возможно, это обусловлено хорошим прогревом склонов с карбонатными породами и в целом большей суммой эффективных температур, а также меньшей частотой весенних заморозков. Те единичные особи типовой формы АТ I, которые обнаружены внутри сосновых древостоев, произрастают также не под сомкнутым пологом, а в прогалах размером не менее 5×5 м. У них затеваются различные зоны ветвей, а ствол остается освещенным.

Под пологом древостоя среди особей АТ I преобладают формы с выраженным проявлением модусов редукции. Большинство особей реагируют на затенение качественным и количественным ослаблением ветвления ствола и скелетных ветвей, а также удлинением периода образования «примитивных» ветвей ранних этапов онтогенеза.

Наиболее чувствительна к затенению архитектура скелетных ветвей. Под пологом древостоя на ветвях «второй» зоны кроны перестают образовываться ростовые и многопобеговые основные двулетние побеговые системы, а доля неветвящихся двулетних побеговых систем возрастает. В свою очередь, хотя бы одна ложная мутовка с тремя боковыми побегами сохраняется на стволе и у части тех особей, у которых упрощается набор двулетних побеговых систем ветви. Однако в целом двулетние побеговые системы с ложными мутовками на стволе также редуцируются у тех особей *Quercus robur*, которые произрастают под пологом древостоя. Подобное упрощение структуры и переход к нерегулярному ветвлению осей II порядка в совокупности с редукцией ложных мутовок на стволе при затенении согласуется и с литературными данными по другим видам деревьев, в частности, по *Araucaria araucana* К. Koch [Казакова, Антонова, 2015]. В целом у различных видов деревьев и кустарников интенсивность ветвления и размеры наиболее мощных побегов двулетних побеговых систем связаны прежде всего с условиями освещения [Антонова, Николаева, 2002; Charles-Dominique, Edelin, Bouchar, 2010; Антонова, Шаровкина, 2011; Горошкевич, 2018]. Крайним проявлением процессов упрощения ветвления выступает редкое образование скелетных ветвей и «выпадение» ветвящихся двулетних побеговых систем. Возможно, нерегулярное ветвление скелетных осей в целом характерно для рода *Quercus*, причем даже у его теплолюбивых представителей в условиях субтропического климата [Антонова, Азова, Елсукова, 2001]. А при недостатке света эта особенность усиливается.

Вторым важным проявлением модусов редукции типовой формы АТ I является удлинение фазы роста, в которую образуется т.н. «первая» зона кроны с плагиотропными ветвями. Образование таких ветвей при полном освещении продолжается 1–2 года, начиная со второго-третьего года онтогенеза особи [Стаменов, 2020]. При несильном затенении (освещенность составляет 40–50% от значений на открытом пространстве) рост особи вверх не замедляется, но период формирования «примитивных» ветвей первых стадий онтогенеза [Антонова, Фатьянова, 2013] увеличивается в 2–4 раза. При выходе верхушки особи в обеспеченные светом горизонты особь реализует характерную для АТ I стратегию выноса мощных ветвей вверх.

Преобладание под пологом особей АТ I, несмотря на образование переходных форм к другим архитектурным типам и общее ослабление ростовых процессов при затенении, указывает на то, что именно архитектурная модель Rauh наиболее полно соответствует наследственно закрепленной программе побегообразования у *Quercus robur*. При этом стабильная сохранность косо направленных скелетных ветвей у всех «редуцированных» форм АТ I под пологом леса выступает одной из наиболее устойчивых характеристик архитектурных единиц *Q. robur* и подчеркивает светолюбивую природу вида. Рост ветвей под острым углом соответствует активной стратегии сопротивления затенению [Шитт, 1952; Verdu, Climent, 2007; Антонова, Шаровкина, 2012].

Прочие модусы, отражающие ту или иную степень упрощения побеговых систем АТ I, охватывают локальные сектора кроны и фактически оказываются откликом особи на гетерогенность световых условий под пологом древостоя. При этом они мало распространены. К малораспространенным модусам можно отнести и выпадение плагиотропного отрезка скелетных ветвей, и очень маленький угол отхождения скелетной ветви от ствола, что также наблюдается при полном освещении. Также редко реализуются модусы усиления. Так, в полностью освещенных и зачастую защищенных от ветров местообитаниях ствол может иногда длительно нарастать моноподиально и/или состоять из серии последовательных двулетних побеговых систем, образующих многопобеговые ярусы. Таким образом, в условиях южной лесостепи может происходить усиление ростовых процессов, что не наблюдается в более влагообеспеченных местообитаниях Московской и Калужской областей.

Обращает на себя внимание низкая встречаемость особей АТ II, особенно его типовой формы. При этом особи АТ III и АТ IV распространены гораздо шире, а в сосняке с зеленомошным покровом данные архитектурные типы преобладают. Следовательно, такой морфогенез

побеговых систем у особей *Quercus robur*, при котором конструкция основана на симподиально нарастающих осях и симподиальных побеговых комплексах с полиархическим планом организации, в условиях южной лесостепи Воронежской области наиболее вероятен в затененных сообществах самых бедных трофотопов. В сосняках на более богатых почвах у особей АТ II и особенно АТ III и АТ IV ростовые процессы могут локально интенсифицироваться. Это приводит к образованию единичных многопобеговых ложных мутовок на стволе и ветвей с многопобеговыми основными двулетними побеговыми системами. У особей АТ III и АТ IV полиархический план организации исходного архитектурного типа может сохраняться только на уровне крупных осей. В то же время после двух-трех разделений ствола дочерние оси нарастают неустойчиво-моноподиально, а годовичные побеги достигают таких длин, которые характерны для особей АТ I и АТ II.

Вероятно, образование переходных между архитектурными типами форм в сосновых культурах и мезотрофных сосняках южной лесостепи обусловлено более высокими значениями радиационного баланса по сравнению с сообществами бассейна р. Ока. Вместе с тем, более благоприятные термические условия и меньшая влагообеспеченность сообществ севера Воронежской области способствуют образованию у *Q. robur* не только переходных форм и форм с усиленными ростовыми процессами, но и приводят к формированию не описанных ранее в более северных регионах побеговых структур. В каждом типе сообществ новообразования отмечены у небольшой доли особей. Однако они способны значительно преобразовывать крону, охватывая большинство ее иерархических уровней. К явлениям, описанным именно в лесостепной зоне, относятся изменение пропорций между вертикальным и горизонтальным ростом особи, переход ветвей к монотонному плагиотропному или понижающему росту, реализация различных типов реитерации.

Плагиотропный рост как скелетных ветвей, так и ветвей, выполняющих преимущественно функцию ассимиляции, рассматривается обычно как приспособление к затенению, как часть пассивной стратегии по выживанию при недостатке освещения [Ричардс, 1961; Мазуренко, Хохряков, 1991; Millet, Bouchard, Edelin, 1998; Антонова, Николаева, 2002; Казакова, Антонова, 2015]. В условиях южной лесостепи эти интерпретации в целом справедливы, поскольку все структуры, образование которых основано на плагиотропном росте осей, обнаруживаются преимущественно у особей *Q. robur* под пологом леса.

Вероятно, сходными адаптациями можно объяснить и т.н. понижение ветвей и перегибы ствола при отклонении от ортотропного роста. Главная ось ветви при этом демонстрирует положительный геотропизм. Кроме того, сводчатая форма ветвей зачастую составляет онтогенетически более раннюю «первую» зону кроны у свободнорастущих особей АТ I, в отличие, в частности, от особей *Pinus sibirica*, у которых ветви растут вниз к земле во второй половине генеративного периода онтогенеза [Николаева, Савчук, 2013]. При этом фаза образования ветвей с понижающим контуром может охватывать столь же длительный период роста особи, как и фаза формирования плагиотропной «первой» зоны кроны под пологом. Очевидно, сводчатый контур ветви с дистальным положительным геотропизмом является специфичным для лесостепной зоны. Сходные явления описаны и на севере зоны: у взрослых деревьев *Quercus robur* на Куликовом поле [Стаменов, 2021]. Как можно заметить, часть модусов редукции также вызвана ослаблением ортотропного роста у особей *Q. robur*.

Формирование ярусов ветвей на стволе в виде «решетки» связано не только с плагиотропным ростом ветвей, но и с сокращением длины несущего их годичного побега, на основе которого развивается модификация структурно-функционального типа двулетних побеговых систем «Вертолет» [Антонова, Барт, 2017]. Поскольку «решетка» представлена последовательностью плагиотропных ярусов с малым числом боковых побегов, то ее формирование указывает на определенную фазу нарастания и ветвления ствола. Эта фаза, по сути, является промежуточной между образованием ветвей «первой» зоны кроны у АТ I или плагиотропной формой АТ II и стадией образования последовательных многопобеговых ярусов у АТ I. В отличие от *Acer negundo* L. [Антонова, Барт, 2017], захват бокового пространства «решетчатой» структурой у *Quercus robur* длится определенный промежуток времени и не приводит к угасанию роста главной оси. В связи с этим «решетку» представляется правильным рассматривать также как способ дополнительного получения солнечной радиации под пологом леса.

Ранее мы показали, что при полном освещении и достаточном увлажнении в сообществах бассейна Верхней Оки немедленная реитерация ствола, приводящая к раздвоению ствола и формированию крупных ветвей, у особей *Q. robur* является нормальным явлением [Стаменов, 2020]. Она также отмечена у свободнорастущих особей в луговой степи и на лесных вырубках и полянах в Воронежской области. Вероятно, такой тип реитерации связан с интенсивным развитием осей из почек

верхней части материнского побега в условиях достаточного количества света. В то же время немедленная реитерация в условиях южной лесостепи регулярно осуществляется и при недостатке света, что отмечено и в северной лесостепи у средневозрастных генеративных особей [Стаменов, 2021]. Образование «сверхдлинных» ветвей практически всегда оказывается единичным актом, реализуясь у особей в мозаичных условиях освещенности: ветвь-реитерат ориентирована в сторону прогала в пологе. Образование ортотропных осей с элементами реитерации из почек возобновления на перегибе ствола связано уже не с откликом на увеличение доступности светового ресурса, а с нарушением боковой симметрии скелетной оси.

Отложенная реитерация у древесных растений традиционно рассматривается в качестве одного из основных способов реакции на изменение условий среды, особенно в неблагоприятном для дерева направлении, и как явление, сопутствующее старению особи [Raimbault, Tanguy, 1993; Barthelemy, Caraglio, 2007; Николаева, Савчук, 2013]. Отложенная (в том числе травматическая) реитерация в южной лесостепи Воронежской области отмечена только под пологом леса и не наблюдается в открытых местообитаниях луговых степей.

Пробуждение спящих почек на рубеже генеративного периода онтогенеза свидетельствует о раннем старении особей под пологом сосняков, особенно в наиболее бедных по богатству почвы зеленомошниках. Особи *Quercus robur* в таких парцеллах угнетены из-за затенения, недостатка минеральных элементов в песчаных отложениях и зачастую из-за повреждения копытными.

В свою очередь, условия рельефа и расположение массивов нагорных дубрав в луговой степи Нижнедевицкого района Воронежской области обеспечивают защиту молодых особей *Q. robur* от сильных ветров, в отличие от балок крайне малолесного района Куликова поля [Стаменов, 2021]. Этим обусловлены различия в проявлении процессов отложенной реитерации в двух разных районах лесостепной зоны. Однако именно вторичная ось при отложенной реитерации способна в значительной степени реализовать наследственно обусловленный потенциал первичной скелетной ветви, формируя длинные годичные побеги и многопобеговые двулетние побеговые системы. Подобная степень воспроизведения архитектуры особи отмечена нами и на севере [Там же], и на юге лесостепной зоны.

Таким образом, использование представления об архитектурных типах оказывается уместным и для таких физико-географических условий, в которых на архитектуру особи воздействует не только фактор освещенности. Содержание понятия «архитектурный тип» отражает

многообразие и иерархию уровней реакций особей *Quercus robur* на изменение условий среды. Оперирование понятием «архитектурный тип» позволяет детализировать сочетания элементов архитектурной модели и реализацию архитектурной единицы у *Q. robur*.

Заключение

В подзоне южной лесостепи на севере Воронежской области виргинильные и молодые генеративные особи *Q. robur* соответствуют архитектурным типам, которые были выделены в природных зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов. Если соответствие наблюдается по конфигурации скелетных осей кроны, особенностям их нарастания и ветвления, а также закономерностям распределения ветвей вдоль ствола, то особи относятся к типовой форме соответствующего архитектурного типа.

В открытых местообитаниях, в сосновых культурах и в разреженных сосняках кустарниковых преобладают особи АТ I. При этом типовая форма данного архитектурного типа образуется преимущественно при полном освещении. В сосняках зеленомошных преобладают особи АТ III и АТ IV.

Большинство особей каждого архитектурного типа имеют отличия от типовой формы соответствующего архитектурного типа, которые описаны с использованием категорий модусов: редукции, усиления и новообразования. У особей АТ I наиболее распространенными модусами являются редукция ярусов и ложных мутовок на стволе и интенсивно ветвящихся двулетних побеговых систем на ветвях, а также увеличение протяженности «первой» зоны кроны. Эти модусы реализуются в основном под пологом древостоя.

Общими модусами для всех архитектурных типов являются редукция скелетных ветвей, переход скелетных осей к плагиотропному и понижающему росту, изменение соотношения между длинами материнских и боковых побегов двулетних побеговых систем в сторону увеличения последних, а также реитерация.

В открытых и защищенных от ветров местообитаниях у особей АТ I может интенсифицироваться ветвление и снижаться частота перевершиниваний. В сосняках различных типов у особей АТ II–IV может возрасти доля моноподиев в составе скелетных осей, а также могут формироваться ярусы ветвей на стволе и многопобеговые двулетние побеговые системы в составе ветвей.

Таким образом, в южной лесостепи архитектурные типы *Q. robur* представлены более широким спектром форм, чем в зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов в бассейне р. Оки.

Библиографический список / References

Антонова И.С., Азова О.В. Архитектурные модели кроны древесных растений // Ботанический журнал. 1999. Т. 84. № 3. С. 10–28. [Antonova I.S., Azova O.V. Architectural models of tree crowns. *Botanicheskii Zhurnal*. 1999. Vol. 84. No. 3. Pp. 10–32. (In Rus.)]

Антонова И.С., Азова О.В., Елсукова Ю.В. Особенности строения и иерархии побеговых систем некоторых древесных растений умеренной зоны // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. 2001. № 2 (11). С. 67–78. [Antonova I.S., Azova O.V., Elskova U.V. Architecture and hierarchy of shoot systems of some trees species in temperate zone. *Vestnik of Saint-Petersburg University. Series 3. Biology*. No. 2 (11). Pp. 67–78. (In Rus.)]

Антонова И.С., Барт В.А. Пространственно-временные отношения при развитии побеговых систем деревьев умеренной зоны // Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению: Материалы Международной научной конференции, посвященной 100-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета. Тверь, 2017. С. 21–24. [Antonova I.S., Bart V.A. Spatial-temporal relationship in development of the shoots systems of trees of temperate zone. *Bioraznoobrazie: podkhody k izucheniyu i sokhranenyu. Materialy Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii, posvyashchyonnoi 100-letiyu kafedry botaniki Tverskogo gosudarstvennogo universiteta*. Tver, 2017. Pp. 21–24. (In Rus.)]

Антонова И.С., Николаева Н.В. Особенности структуры кроны *Frangula alnus* (Rhamnaceae) // Ботанический журнал. 2002. Т. 87. № 10. С. 90–101. [Antonova I.S., Nikolaeva N.V. Peculiarities of crown structure of *Frangula alnus* (Rhamnaceae). *Botanicheskii Zhurnal*. 2002. Vol. 87. No. 10. Pp. 90–101. (In Rus.)]

Антонова И.С., Фатьянова Е.В. К вопросу о строении ветвей деревьев умеренной зоны в контексте онтогенетических состояний // Вестник Тверского государственного университета. Серия «Биология и экология». 2013. № 32 (31). С. 7–24. [Antonova I.S., Fatianova E.V. On the issue of branch structure of temperate zone trees within the context of ontogeny. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya "Biologiya i Ekologiya"*. 2013. No. 32 (31). Pp. 7–24. (In Rus.)]

Антонова И.С., Фатьянова Е.В. О системе уровней строения кроны деревьев умеренной зоны // Ботанический журнал. 2016. Т. 101. № 6. С. 628–649. DOI: 10.1134/S000681361606003X [Antonova I.S., Fatianova E.V. On the system of levels of the crown structure in temperate zone trees. *Botanicheskii Zhurnal*. 2016. Vol. 101. No. 6. Pp. 628–649. DOI: 10.1134/S000681361606003X (In Rus.)]

Антонова И.С., Шаровкина М.М. Некоторые особенности строения побеговых систем и кроны молодых генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* Scop. в умеренно-континентальном климате в разных условиях биотопа // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. 2011. № 4. С. 52–62. [Antonova I.S., Sharovkina M.M. Some structural features of shoot systems and crowns of young reproductive trees of *Tilia platyphyllos* Scop. on the continental climate under different biotope conditions. *Vestnik of Saint-Petersburg University. Series 3. Biology*. 2011. No. 4. Pp. 52–62. (In Rus.)]

Антонова И.С., Шаровкина М.М. Некоторые особенности строения побеговых систем и развития кроны генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* (Tiliaceae) трех возрастных состояний в условиях умеренно-континентального климата // Ботанический журнал. 2012. Т. 97. № 9. С. 1192–1205. [Antonova I.S., Sharovkina M.M. Some structural features of shoot systems and crown development of the generative *Tilia platyphyllos* (Tiliaceae) trees of three age states in temperate continental climate. *Botanicheskii Zhurnal*. 2012. Vol. 97. No. 9. Pp. 1192–1205. (In Rus.)]

Белостоков Г.П. Морфологическая структура кустовидного подроста *Quercus pedunculata* Ehrh. (Fagaceae) // Ботанический журнал. 1974. Т. 59. № 4. С. 578–588. [Belostokov G.P. Morphological structure of the bush-like seedlings of *Quercus pedunculata* Ehrh. (Fagaceae). *Botanicheskii Zhurnal*. 1974. Vol. 59. No. 4. Pp. 578–588. (In Rus.)]

Биоморфология растений (иллюстрированный словарь) / Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпукхина Е.А., Баландин С.А. М., 2005. [Zhmylev P.Iu., Alekseev Iu.E., Karpukhina E.A., Balandin S.A. Biomorfologiya rasteniy (illyustrirovannyy slovar) [Biomorphology of plants (illustrated glossary)]. Moscow, 2005.]

Бугаев В.А., Мусиевский А.Л., Царалунга В.В. Дубравы Европейской части России // Лесной журнал. 2004. № 2. С. 7–13. [Bugaev V.A., Musievsky A.L., Tsaralunga V.V. Oak forests in the European part of Russia. *Lesnoy Zhurnal*. 2004. No. 2. Pp. 7–13. (In Rus.)]

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М., 2004. [Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost [Eastern European forests: Holocene history and modernity]. Moscow, 2004.]

Горошкевич С.Н. Структура кроны у молодых генеративных деревьев кедр сибирского (*Pinus sibirica* du Tour). Пространственная организация разнообразия побегов // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2018. № 42. С. 140–159. DOI: 10.17223/19988591/42/7 [Goroshkevich S.N. Crown structure in Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) young generative trees. Spatial organization of shoot diversity. *Herald of Tomsk State University. Biology*. 2018. No. 42. Pp. 140–159. DOI: 10.17223/19988591/42/7 (In Rus.)]

Григорьевская А.Я., Лепешкина Л.А., Зелепукин Д.С. Флора Воронежского городского округа город Воронеж: биогеографический, ландшафтно-экологический, исторические аспекты // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2012. Т. 21. № 1. С. 5–158. [Grigorevskaja A.Ja., Lepeshkina L.A., Zelepukin D.S. Flora of the Voronezh urban district of Voronezh city: Biogeographical, landshaftno-ecological, historical aspects. *Samarskaya Luka: problemy regionalnoi i globalnoi ekologii*. 2012. Vol. 21. No. 1. Pp. 5–158. (In Rus.)]

Иванова А.В., Мазуренко М.Т. Варианты реализации онтогенетической траектории *Quercus robur* (Fagaceae) Самарской области // Ботанический журнал. 2013. Т. 98. № 8. С. 1014–1030. [Ivanova A.V., Mazurenko M.T. Variants of realization of ontogenetic trajectories of *Quercus robur* (Fagaceae) in Samara region. *Botanicheskii Zhurnal*. 2013. Vol. 98. No. 8. Pp. 1014–1030. (In Rus.)]

Кзакова Н.Л., Антонова И.С. Форма кроны *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch в разных возрастных состояниях и экологических условиях естественных местообитаний // Вестник Тверского государственного университета. Серия «Биология и экология». 2015. № 3. С. 135–153. [Kazakova N.L., Antonova I.S. The crown shape of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch under the different age stages and ecological conditions in natural habitats. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya "Biologiya i Ekologiya"*. 2015. No. 3. Pp. 135–153. (In Rus.)]

Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Классы метамеров деревьев // Журнал общей биологии. 1991. Т. 52. № 3. С. 409–421. [Mazurenko M.T., Khokhriakov A.P. Classes of tree metamereres. *Biology Bulletin Reviews*. 1991. Vol. 52. No. 3. Pp. 409–421. (In Rus.)]

Матвеев В.И., Матвеева Т.Б., Соловьева В.В. *Quercus robur* L. как вид, рекомендуемый для внесения в Красную книгу Самарской области // Раритеты флоры Волжского бассейна: Доклады участников российской научной конференции. Самара. 2009. С. 125–138. [Matveev V.I., Matveeva T.B., Solovieva T.B. *Quercus robur* L. as a species recommended for the Red Book of Samara oblast]. *Rarity flory Volzhskogo basseina*. Samara. 2009. Pp. 125–138. (In Rus.)]

Николаева С.А., Савчук Д.А. Морфологические формы кедра сибирского (*Pinus sibirica* du Tour) в высокогорных лесах Северо-Чуйского хребта: 1. Морфологический аспект // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2013. № 2 (22). С. 101–114. [Nikolaeva S.A., Savchuk D.A. Morphological forms of siberian stone pine trees (*Pinus sibirica* Du Tour) in high altitudinal forests of Severo-Chuisky range: 1. Morphological aspect. *Herald of Tomsk State University. Biology*. 2013. No. 2 (22). Pp. 101–114. (In Rus.)]

Ричардс П. Тропический дождевой лес. М., 1961. [Richards P. *Tropicheskiy dozhdevoy les* [The tropical rain forest. An ecological study]. Moscow, 1961.]

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. [Serebryakov I.G. *Ekologicheskaya morfologiya rasteniy* [Ecological morphology of plants]. Moscow, 1962.]

Стаменов М.Н. Поливариантность габитуса виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur* L. (Fagaceae) в фитоценозах бассейна Верхней и Средней Оки // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2020. Т. XIV. № 1. С. 66–90. DOI: 10.24411/2072-8816-2020-10066 [Stamenov M.N. Polyvariance of the habitus of virginal and young reproductive individuals of *Quercus robur* L. (Fagaceae) in phytocenoses of the Upper and Middle Oka river. *Phytodiversity of Eastern Europe*. 2020. Vol. XIV. No. 1. Pp. 66–90. DOI: 10.24411/2072-8816-2020-10066 (In Rus.)]

Стаменов М.Н. Архитектура кроны дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в генеративном периоде онтогенеза в фитоценозах северной лесостепи Тульской области // Разнообразии растительного мира. 2021. № 2 (9). С. 5–39. DOI: 10.22281/2686-9713-2021-2-5 [Stamenov M.N. Crown architecture of *Quercus robur* L. in the reproductive period of ontogenesis in phytocenoses of the northern forest-steppe in the Tula Region. *Diversity of Plant World*. 2021. No. 2 (9). Pp. 5–39. DOI: 10.22281/2686-9713-2021-2-5 (In Rus.)]

Царев А.П., Погиба С.П., Тренин В.В. Селекция и репродукция лесных древесных пород. М., 2003. [Tsarev A.P., Pogiba S.P., Trenin V.V. Seleksiya i reproduksiya lesnykh drevesnykh porod [Breeding and reproduction of forest tree species]. Moscow, 2003.]

Шитт П.Г. Биологические основы агротехники плодоводства. М., 1952. [Shitt P.G. Biologicheskie osnovy agrotekhniki plodovodstva [Biological basis of agricultural machinery for fruit growing]. Moscow, 1952.]

Barthélemy D., Caraglio Y. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany*. 2007. Vol. 99. Pp. 375–407. DOI: 10.1093/aob/mcl260

Charles-Dominique T., Edelin C., Bouchard A. Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub in Southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy. *Annals of Botany*. 2010. Vol. 105. Pp. 205–220. DOI: doi.org/10.1093/aob/mcp273

Evstigneev O.I., Korotkov V.N. Ontogenetic stages of trees: An overview. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016. № 1 (2). Pp. 1–31. DOI: 10.21685/2500-0578-2016-2-1

Millet J., Bouchard A., Edelin C. Plagiotropic architectural development of four tree species of the temperate forest. *Canadian Journal of Botany*. 1998. Vol. 76. Pp. 2100–2118.

Raimbault P., Tanguy M. La gestion des arbres d'ornement. 1re partie : Une méthode d'analyse et de diagnostic de la partie aérienne. *Revue forestière française*. 1993. Vol. 25. No. 2. Pp. 97–117.

Verdu M., Climent J. Evolutionary correlations of polycyclic shoot growth in *Acer* (Sapindaceae). *American Journal of Botany*. 2007. Vol. 94. No. 8. Pp. 1316–1320.

Статья поступила в редакцию 10.01.2023, принята к публикации 19.02.2023

The article was received on 10.01.2023, accepted for publication 19.02.2023

Сведения об авторе / About the author

Стаменов Мирослав Найчев – кандидат биологических наук; заместитель директора по науке, государственный природный заповедник «Воронинский», п. Инжавино, Тамбовская область; доцент кафедры биологии, химии, экологии и методик обучения естественно-географического факультета, Нижегородский государственный педагогический университет им. Козьмы Минина, г. Нижний Новгород

Miroslav N. Stamenov – PhD in Biology; Deputy Director for Science, Voroninsky Nature Reserve, Inzhavino, Tambov region, Russian Federation; Associate Professor at the Department of Biology, Chemistry, Ecology and Teaching Methods of the Faculty of Natural Geography, Minin Nizhny Novgorod State Pedagogical University

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2500-7925>

E-mail: mshlv-eiksb@inbox.ru

DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-220-241

УДК 504.064

А.В. Синдирева¹, О.И. Елизаров¹, С.Г. Котченко²

¹ Тюменский государственный университет,
625003 г. Тюмень, Российская Федерация;

² Государственный центр агрохимической службы «Тюменский»,
625041 г. Тюмень, Российская Федерация

Геохимические особенности аккумуляции меди в почве и в яровой мягкой пшенице (*Triticum aestivum*) в условиях юга Тюменской области

В статье представлены данные о содержании меди в пахотном горизонте основных типов почв Тюменской области и в растениях, выращенных на данных почвах. Определены зависимости ее распределения с содержанием подвижных форм ряда макро- и микроэлементов в почвах, а также изучены взаимосвязи меди с химическими элементами при поступлении в растения. Для анализа геохимических особенностей распределения микроэлемента в почвенном покрове и растительности использовали полевые, лабораторные и статистические методы исследования. При обобщении и анализе материала использовались собственные исследования и материалы отчетов Государственного центра агрохимической службы «Тюменский» по обследованию пахотных почв Тюменской области. Во всех изученных типах почв юга Тюменской области превышения

предельно допустимых концентраций меди не отмечается. Установлена обратная связь между подвижными формами меди и гумусом, марганцем, свинцом. Для элементов цинк, кобальт, железо, сера, кадмий, никель, ртуть, мышьяк связь с подвижными формами меди не установлена. Изучено содержание меди в растениях яровой мягкой пшеницы *Triticum aestivum*, выращенной на изучаемых типах почв. Для юга Тюменской области (в пределах рассматриваемых реперных участков) наибольшее содержание микроэлемента отмечается в Тюменском районе (6,4 мг/кг), наименьшее – в Заводоуковском (3,83 мг/кг). Изучена взаимосвязь меди с макро- и микроэлементами при поступлении в растения. Установлена высокая положительная корреляция между содержанием меди и цинком, марганцем, кадмием, калием, кальцием. С элементами кобальт, свинец, мышьяк, азот, фосфор достоверная связь не установлена. Полученные данные могут быть использованы при экологическом мониторинге в качестве исходных, фоновых точек отчета при оценке степени загрязнения агроценозов, обеспеченности пахотных почв медью, а также при прогнозировании содержания и действия меди в системе почва–растение в условиях юга Тюменской области.

Ключевые слова: микроэлементы в почве, макроэлементы в почве, пахотные почвы Тюменской области, биогеохимические коэффициенты, медь, накопление меди в почве, накопление меди в растениях, Тюменская область, *Triticum aestivum*

Благодарности. Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Тюменской области в рамках научного проекта № 20-45-720011.

ДЛЯ ЦИТИРОВАНИЯ: Синдирева А.В., Елизаров О.И., Котченко С.Г. Геохимические особенности аккумуляции меди в почве и в яровой мягкой пшенице (*Triticum aestivum*) в условиях юга Тюменской области // Социально-экологические технологии. 2023. Т. 13. № 2. С. 220–241. DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-220-241

DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-220-241

A.V. Sindireva¹, O.I. Elizarov¹, S.G. Kotchenko²

¹ Tyumen State University,
Tyumen, 625003, Russian Federation

² “Tyumensky” State Center for Agrochemical Service,
Tyumen, 625041, Russian Federation

Geochemical features of copper accumulation in the soil and spring common wheat (*Triticum aestivum*) in the conditions of the South of Tyumen region

The article presents data on the content of copper in the plow horizon of the main types of soils in Tyumen region and in plants grown on these soils. The interrelations of its distribution with the content of mobile forms of a number of macro- and microelements in soils were determined, and the interrelations of copper with chemical elements when entering plants were studied. To analyze the geochemical features of the microelement distribution in the soil cover and vegetation, field, laboratory, and statistical research methods were used. When summarizing and analyzing the material, we used our own research and materials from the reports of the “Tyumensky” State Center for Agrochemical Service on the survey of arable soils in Tyumen region. In all the studied types of soils in the south of Tyumen region, the excess of the maximum permissible concentrations of copper is not observed. An inverse relationship has been established between mobile forms of copper and humus, manganese, and lead. For the elements zinc, cobalt, iron, sulfur, cadmium, nickel, mercury, arsenic, the connection with mobile forms of copper has not been established. The content of copper in plants of spring soft wheat *Triticum aestivum* grown on the studied soil types was studied. For the south of the Tyumen region (within the considered reference areas), the highest content of the trace element is noted in the Tyumensky district (6.4 mg/kg), the lowest in Zavodoukovsky (3.83 mg/kg). The interrelation

of copper with macro- and microelements upon entering plants was studied. A high positive correlation has been established between the content of copper and zinc, manganese, cadmium, potassium, and calcium. With cobalt, lead, arsenic, nitrogen, phosphorus, a reliable relationship has not been established. The data obtained can be used in environmental monitoring as initial, background reporting points in assessing the degree of pollution of agrocenoses, the availability of arable soils with copper, as well as in predicting the content and effect of copper in the soil-plant system in the South of Tyumen region.

Key words: trace elements in soils, arable soils in Tyumen region, biogeochemical coefficients, copper, accumulation of copper in the soil, accumulation of copper in plants, Tyumen region, *Triticum aestivum*

Acknowledgments. The study was carried out with the financial support of the Russian Foundation for Basic Research and Tyumen Region within the framework of the scientific project No. 20-45-720011

FOR CITATION: Sindireva A.V., Elizarov O.I., Kotchenko S.G. Geochemical features of copper accumulation in the soil and spring common wheat (*Triticum aestivum*) in the conditions of the South of Tyumen region. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2023. Vol. 13. No. 2. Pp. 220–241. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2023-13-2-220-241

Введение

Почвы и произрастающие на них растения испытывают на себе определенное негативное воздействие со стороны хозяйственной деятельности, проявляющееся в процессе избыточного накопления химических элементов. Однако опасен и недостаток микроэлементов в почве, что может быть связано с выносом потоками вещества в агроценозах, а также спецификой местных геохимических условий. Содержание микроэлементов в почвах зависит от условий почвообразования, минералогического и гранулометрического состава почвообразующих пород, наличия в почвах органического вещества, реакции среды и других факторов. Мелкие и слабогумусированные почвенные разности обычно обеднены микроэлементами по сравнению с разностями, богатыми илом и органическим веществом [Ильин, 1991; Сысо, 2007].

Недостаток ряда микроэлементов в агроэкосистемах характерен для многих территорий, в том числе для районов юга Тюменской области. Это объясняется целым набором факторов, в том числе эдафических. Данная особенность геохимических условий отмечена в работах

многих авторов. В исследованиях микроэлементного состава почв районов Тюменской области отмечается недостаточная обеспеченность многими важными для произрастания сельскохозяйственных растений элементами [Гаева, Захарова, Скипин, 2013; Особенности накопления тяжелых металлов..., 2018]. Однако Т.В. Котова отмечает тенденцию к накоплению тех или иных тяжелых металлов в сельскохозяйственных культурах, выращенных на различных типах почв юга Тюменской области [Котова, 2008]. Таким образом, подчеркивается важность определения содержания микроэлементов в различных типах почв, характеризующихся разнообразными физико-химическими показателями. Об актуальности изучения поведения тяжелых металлов в почвах указывают и зарубежные авторы, например, отмечены особенности распределения и аккумуляции тяжелых металлов в почвах для выяснения поведения микроэлементов в окружающей среде [Lisetskii et al., 2020].

К микроэлементам, играющим неоднозначную роль в почвах и растениях, относят медь. С одной стороны, избыточное ее накопление в пищевых цепях, в связи с техногенным поступлением, вызывает негативные последствия для живых организмов. С другой – отмечается недостаток меди в почвах и произрастающих на них растениях. Катионы меди обладают разнообразными свойствами, и в почвах и осадках характеризуются склонностью к химическому взаимодействию с минеральными и органическими компонентами. Ионы меди способны осаждаться такими анионами, как сульфид, карбонат и гидроксид. Таким образом, медь является относительно малоподвижным элементом в почвах, и ее суммарные содержания обнаруживают довольно слабые вариации в профилях почв [Шеуджен, 2003]. Малая подвижность меди обуславливает проявления ее недостатка для сельскохозяйственных растений. Следует отметить, что медь имеет большое значение для растений. Она входит в состав многих ферментов, при недостатке которых нарушаются такие физиологические процессы, как фотосинтез, дыхание, перераспределение углеводов и белков [Там же].

Медь оказывает влияние на проницаемость сосудов ксилемы для воды, контролирует образование ДНК и РНК, и ее дефицит значительно снижает развитие растений. Также медь влияет на механизмы, контролирующие устойчивость к заболеваниям. Для различных видов растений уровни концентраций, при которых наблюдается дефицит меди, сильно варьируют [Там же]. В связи с этим представляет особый теоретический и практический интерес изучение содержания меди в конкретных агроэкологических условиях и выявление факторов, влияющих на ее подвижность и распределение в почвах.

Цель данного исследования – установить взаимосвязь содержания меди с определенными химическими показателями почв и растений, способными повлиять на ее аккумуляцию в системе «почва – растение», в условиях юга Тюменской области.

Объекты исследования – почвы и растения территории юга Тюменской области (пахотных горизонт различных типов почв, а также растения яровой мягкой пшеницы, выращенной на данных почвах).

Материалы и методы

Северное Зауралье, на территории которого расположена основная часть Тюменской области, представляет собой составную часть обширной Западно-Сибирской равнины. Исследования проводились на территории юга Тюменской области с 2020 по 2022 гг.

При обобщении и анализе материала использовались собственные исследования и материалы отчетов Государственного центра агрохимической службы «Тюменский» по обследованию пахотных почв Тюменской области. Карта-схема участков отбора проб почвенных образцов в районах юга Тюменской области представлена на рис. 1.

Объектом исследования являлись почвы и растения юга Тюменской области. Основные исследуемые типы и подтипы почв: глинистые аллювиальные луговые (Исетский район), среднесуглинистые черноземы выщелоченные (Заводоуковский район), среднесуглинистые серые лесные – темно-серые лесные (Омутинский, Упоровский, Тюменский районы), среднесуглинистые лугово-глееватые (Тобольский район), среднесуглинистые серые лесные (Нижнетавдинский район), среднесуглинистые серые лесные – светло-серые лесные (Ярковский район), среднесуглинистые аллювиальные дерновые (Тюменский и Тобольский районы). Выбор места для отбора почвенных образцов производился с учетом рельефа местности, экспозиции, растительного покрова. Всего обследовано 10 реперных участков, $n = 75$.

Образцы почв отбирали методом конверта в различных районах юга Тюменской области, после чего составлялась усредненная проба. Отбор почвенных и растительных образцов и пробоподготовка их для химического анализа осуществлялся в соответствии с требованиями агрохимических методов. Для анализа геохимических особенностей распределения меди и выявления факторов, влияющих на аккумуляцию элемента, использовали материалы отчетов Государственного центра агрохимической службы «Тюменский» и собственные данные. При этом оценивали данные о содержании гумуса, кислотности, содержание макро- и микроэлементов в пахотном горизонте (0–20 см) в почвах и растениях

реперных участков. Содержание меди определяли методом атомно-абсорбционной спектрометрии.

В рамках исследования проведена оценка взаимосвязи содержания в почве подвижных форм меди и ряда химических элементов: цинка, кобальта, марганца, железа, серы, кадмия, свинца, никеля, ртути, мышьяка. Также оценивалась взаимосвязь меди и химических элементов при поступлении в растения, выращенные на исследуемых типах почв.

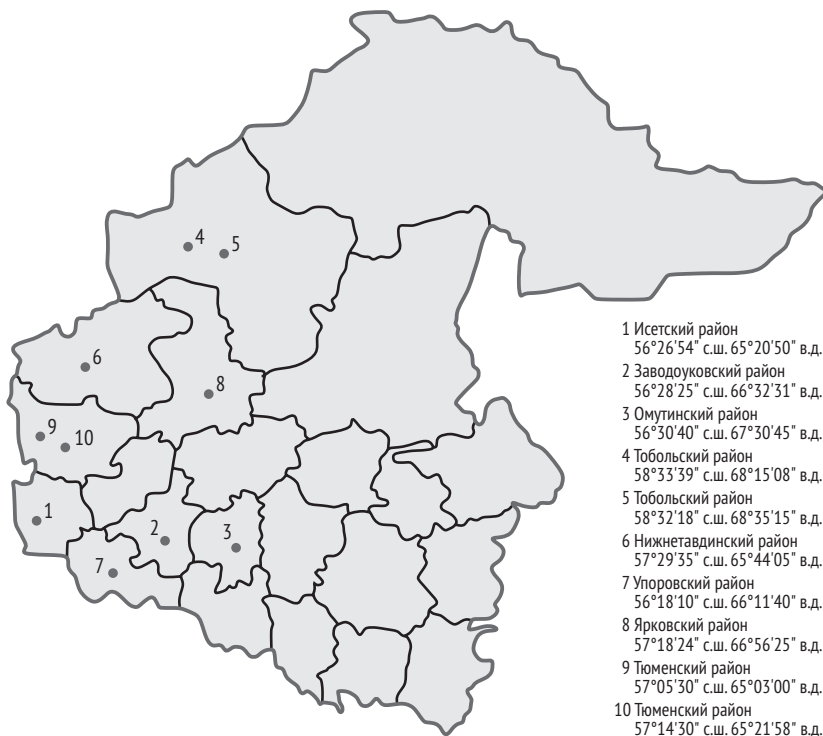


Рис. 1. Карта-схема точек отбора проб почвенных образцов в районах юга Тюменской области

Fig. 1. Map-scheme of sampling points for soil samples in the areas of the south of Tyumen region

Рассчитаны биогеохимические коэффициенты накопления меди в растениях (коэффициенты биологического поглощения, биогеохимической подвижности).

В работе использовали методы дисперсионного, регрессионного и корреляционного анализов [Доспехов, 1985]. Математическая обработка результатов осуществлялась стандартными статистическими методами с использованием компьютерного пакета программ Excel.

Результаты и обсуждение

Рассмотрены основные типы почв юга Тюменской области, расположенных в южно-таежной лесной и лесостепной зонах. В пределах рассматриваемой территории выделяется несколько основных типов почв: аллювиальные, чернозем, серая лесная, луговая. Превышений ПДК на исследуемых почвах в пределах реперных участках для подвижных форм тяжелых металлов не отмечается (табл. 1).

Таблица 1

Содержание подвижных форм химических элементов в почвах юга Тюменской области (по данным Государственного центра агрохимической службы «Тюменский»)
[The content of mobile forms of chemical elements in the soils of the South of Tyumen region (according to the “Tyumensky” State Center for Agrochemical Service)]

Элемент [Element]	Среднее значение, мг/кг [Average value, mg/kg]	ПДК для подвижных форм, мг/кг* [MPC for mobile forms, mg/kg*]	Лимит, мг/кг [Limit, mg/kg]
Zn	1	23,0	0,61–1,39
Co	0,155	5,0	0,12–0,19
Mn	26,82	–	9,52–44,12
Fe	113,5	–	2,0–225,0
S	27,7	–	3,4–24,3
Cd	0,062	–	0,018–0,044
Pb	1,58	–	0,68–2,47
Ni	1,67	4,0	0,52–1,15
Hg	0,062	–	0,018–0,044
As	5,85	–	4–7,7

* Предельно допустимые концентрации химических веществ в почвах и допустимые уровни их содержания по показателям вредности (Госкомприрода СССР, № 02-2333 от 10.12.1990). [Maximum permissible concentrations of chemicals in soils and permissible levels of their content according to hazard indicators (Goskompriroda USSR, No. 02-2333 dated 12/10/1990).]

На содержание меди, в т.ч. и в условиях юга Тюменской области, влияют те же факторы, что и на другие химические элементы. Почвы в основном наследуют уровень содержания меди от почвообразующих пород. В то же время на аккумуляцию микроэлементов и на их подвижность влияет сочетание агрохимических показателей для определенного типа почв [Особенности накопления тяжелых металлов..., 2018]. В работе рассмотрены подвижные формы элементов в почве, поскольку данные формы являются доступными для усваивания растениями и активно мигрируют в пищевой цепи.

В табл. 2 представлены данные о среднем содержании меди в пахотном горизонте изученных типов и подтипов почв юга Тюменской области.

Таблица 2

**Среднее содержание подвижной формы меди
в пахотном горизонте почв юга Тюменской области
[The average content of the mobile form of copper
in the plow horizon of soils in the South of Tyumen region]**

Район [Area]	Тип, подтип почвы [Soil type, subtype]	Содержание меди, мг/кг [Copper content, mg/kg] $\bar{X} \pm S_d$
Исетский [Isetkiy]	Аллювиальная луговая [Alluvial meadow]	0,16 ± 0,03
Заводоуковский [Zavodoukovskiy]	Чернозем выщелоченный [Leached chernozem]	0,15 ± 0,02
Тобольский [Tobolskiy]	Луговая глееватая [Meadow gleyic]	0,19 ± 0,05
Омутинский, Упоровский, Тюменский [Omutinsky, Uporovsky, Tyumensky]	Серая лесная – темно-серая [Forest gray – Forest gray]	0,22 ± 0,05
Нижнетавдинский [Nizhnetavdinskiy]	Серая лесная – серая лесная [Forest gray – Forest gray]	0,20 ± 0,05
Ярковский [Yarkovskiy]	Серая лесная – светло-серая [Forest gray – light gray]	0,21 ± 0,05
Тюменский [Tyumensky]	Аллювиальная дерновая [Alluvial turf]	0,20 ± 0,02
Тобольский [Tobolskiy]		0,25 ± 0,05
ПДК* [MPC*]		3,0

* Предельно допустимые концентрации химических веществ в почвах и допустимые уровни их содержания по показателям вредности (Госкомприрода СССР, № 02-2333 от 10.12.1990). [Maximum permissible concentrations of chemicals in soils and permissible levels of their content according to hazard indicators (Goskompriroda USSR, No. 02-2333 dated 12/10/1990).]

Содержание подвижных форм меди в различных типах почв варьирует незначительно – от 0,16 до 0,25 мг/кг и не превышает установленных ПДК (см. табл. 2). Наибольшее содержание подвижной меди отмечается в аллювиальной дерновой почве и составляет 0,25 мг/кг. В целом по обеспеченности почв подвижной медью исследуемые почвы можно классифицировать как среднеобеспеченные [Ильин, 1991].

Для выявления факторов, влияющих на концентрацию меди в верхнем слое 0–20 см почв, проведен корреляционный анализ содержания подвижных форм меди и других элементов (табл. 3).

Таблица 3

Взаимосвязь содержания подвижной меди в почвах юга Тюменской области с химическими показателями
[Relationship between the content of mobile copper in the soils of the South of Tyumen region and chemical characteristics]

Уравнение регрессии [Regression equation]	Характер взаимодействия [The nature of the interaction]
$Cu = 0,04Zn + 0,238, r = 0,35$	Антагонизм [Antagonism]
$Cu = -43,9Co^2 + 13,4Co - 0,79, \eta = 0,47$	Синергизм–антагонизм [Synergism–antagonism]
$Cu = -0,0015Mn + 0,23, r = 0,52$	Антагонизм [Antagonism]
$Cu = 0,0002Fe + 0,19, r = 0,35$	Синергизм [Synergism]
$Cu = -0,0002S^2 + 0,0054S + 0,17, \eta = 0,06$	Нет взаимосвязи [No relationship]
$Cu = -182,75Cd^2 + 9,6138Cd + 0,0871, \eta = 0,32$	Синергизм–антагонизм [Synergism–antagonism]
$Cu = -0,0718Pb^2 + 0,2342Pb + 0,0451, \eta = 0,51$	Синергизм–антагонизм [Synergism–antagonism]
$Cu = -0,2629Ni^2 + 0,4275Ni + 0,0375, \eta = 0,12$	Нет взаимосвязи [No relationship]
$Cu = -175,95Hg^2 + 9,9043Hg + 0,0784, \eta = 0,25$	Нет взаимосвязи [No relationship]
$Cu = 0,0055As + 0,1711, r = 0,24$	Нет взаимосвязи [No relationship]
$Cu = 0,0088pH + 0,1562, r = 0,14$	Нет взаимосвязи [No relationship]
$Cu = -0,0071 * C_{орг} + 0,2393, r = 0,5$	Антагонизм [Antagonism]

Изучение взаимосвязи микро- и макроэлементов в почве имеет практическое значение, поскольку дополнительное антропогенное поступление химических элементов в почву агроценозов, в частности, в результате применения минеральных удобрений, может изменить сложившийся баланс микроэлементов в почве и способствовать как увеличению, так и снижению их доступности для растений [Шеуджен, 2003].

В ходе исследования выявлена средняя корреляционная связь между подвижными формами в парах Cu–Mn, Cu–C_{орг} (содержание гумуса), имеющая отрицательные значения. Зависимость между подвижностью меди и марганца отмечается и в литературных данных [Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989]. Авторы отмечают, что адсорбированная медь связана с оксидами Mn (минералы гематит, гетит, бернессит). Адсорбция характерна для поверхностного слоя среды, которым в нашем исследовании является почвенный горизонт 0–20 см.

На основании установленной связи меди и гумуса можно предположить, что на подвижность ионов меди в определенной степени влияет наличие органического вещества в почве. Антагонистический характер данной связи отмечается многими авторами [Bloom, McBride, 1979; Bloomfield, 1981]. Органическое вещество (например, торф или гуминовые кислоты) способны фиксировать ионы Cu путем образования прямых координационных связей с кислородом функциональных групп.

Проявление синергизма–антагонизма выражается в преобладании синергетических связей до определенного содержания элементов. Достигая данной концентрации, характер связей все больше проявляется в виде антагонизма. Данное явление отмечается между Cu и Co, S, Cd, Pb.

Несмотря на то, что ряд авторов отмечает увеличение мобильности тяжелых металлов при повышении кислотности, нашими исследованиями в среднем по изученным типам почв такой зависимости не установлено ($r = 0,14$). Однако данная зависимость может проявиться при изучении пары Cu–pH в пределах определенного типа почвы.

Более подробно рассмотрены корреляционные связи между элементами в серых лесных почвах, являющихся характерными в природных зонах подтайги и лесостепи (табл. 4).

Согласно полученным уравнениям регрессии, для серых лесных почв характерны более высокие корреляционные связи со многими показателями. В частности, отмечаются связи со свинцом, марганцем, цинком, железом, кадмием, никелем, ртутью. Коэффициент корреляции содержания меди и органического вещества в серых лесных почвах ниже по сравнению с остальными типами почв юга Тюменской области

($\eta = 0,48$). Также регрессионный анализ серых лесных почв подтверждает литературные данные о влиянии кислотности на подвижность ионов меди. Корреляционная связь здесь наиболее высокая ($r = 0,99$). Таким образом, высокая степень связи в серых лесных почвах юга Тюменской области отмечена между подвижными формами меди и цинком, свинцом, марганцем, железом, кадмием, никелем, ртутью.

Таблица 4

**Взаимосвязь содержания подвижных форм меди
в серых лесных почвах юга Тюменской области
с химическими показателями**
[Relationship between the content of mobile forms of copper
in gray forest soils in the South of the Tyumen region
and chemical parameters]

Уравнение регрессии [Regression equation]	Характер взаимодействия [The nature of the interaction]
$Cu = -0,23Zn^2 + 0,42Zn + 0,039$, $\eta = 0,62$	Синергизм–антагонизм [Synergism–antagonism]
$Cu = 16,7Co^2 - 4,83Co + 0,56$, $\eta = 0,10$	Нет взаимосвязи [No relationship]
$Cu = 0,0017Mn + 0,18$, $r = 0,72$	Синергизм [Synergism]
$Cu = -0,0004Fe + 0,23$, $r = 0,8$	Антагонизм [Antagonism]
$Cu = -0,008S^2 + 0,09S - 0,0332$, $\eta = 0,58$	Синергизм–антагонизм [Synergism–antagonism]
$Cu = 1,61Cd + 0,17$, $r = 0,79$	Синергизм [Synergism]
$Cu = -0,029Pb^2 + 0,09Pb + 0,16$, $\eta = 0,56$	Синергизм–антагонизм [Synergism–antagonism]
$Cu = -1,63Ni^2 + 2,17Ni - 0,49$, $\eta = 0,62$	Синергизм–антагонизм [Synergism–antagonism]
$Cu = -624,17Hg^2 + 31,19Hg - 0,16$, $\eta = 0,97$	Синергизм–антагонизм [Synergism–antagonism]
$Cu = 0,0005As + 0,21$, $r = 0,06$	Нет взаимосвязи [No relationship]
$Cu = 0,02pH + 0,08$, $r = 0,99$	Синергизм [Synergism]
$Cu = -0,007C_{орг}^2 + 0,07xC_{орг} + 0,03C_{орг}$, $\eta = 0,48$	Синергизм–антагонизм [Synergism–antagonism]

Содержание в почве подвижных форм тяжелых металлов является важным показателем, характеризующим санитарно-гигиеническую обстановку территории и показывающим доступность элементов для растений. Поэтому определено содержание химических элементов в пшенице, выращенной на изучаемых типах почв, для оценки степени накопления данных элементов, а также корреляционные связи между ними. Для юга Тюменской области (в пределах рассматриваемых реперных участков) наибольшее содержание меди в пшенице отмечается в Тюменском районе (6,4 мг/кг), наименьшее – в Заводоуковском (3,83 мг/кг) (табл. 5).

Таблица 5

**Содержание меди в яровой мягкой пшенице,
произрастающей в районах юга Тюменской области
(мг/кг продукции на воздушно-сухое состояние)
[The content of copper in spring soft wheat growing
in the regions of the South of Tyumen region
(mg/kg of production on an air-dry state)]**

Район [Area]	Содержание меди, мг/кг [Copper content, mg/kg]
Исетский [Isetskiy]	3,99
Заводоуковский [Zavodoukovskiy]	3,83
Омутинский [Omutinsky]	4,10
Тобольский [Tobolskiy]	5,60
Нижнетавдинский [Nizhnetavdinsky]	4,66
Упоровский [Uporovsky]	4,40
Ярковский [Yarkovsky]	4,64
Тюменский [Tyumensky]	6,40

Для меди рассчитаны биогеохимические коэффициенты (коэффициент биологического поглощения, коэффициент биогеохимической подвижности), показывающие степень накопления данного микроэлемента в сухом веществе растений относительно его содержания в различных типах почв района исследования (табл. 6).

Коэффициент биологического поглощения: $A_x = L_x/n_x$, где L_x – содержание элемента в золе растения; n_x – среднее содержание (кларк) меди в земной коре – 47 мг/кг [Виноградов, 1962].

Таблица 6

**Значения биогеохимических коэффициентов меди для растений, выращенных на различных типах почв
[Values of copper biogeochemical coefficients for plants grown on different soil types]**

Район [Area]	Тип, подтип почв [Soil type, subtype]	Коэффициент биологического поглощения [Biological absorption coefficient]	Коэффициент биогеохимической подвижности [Biogeochemical mobility coefficient]
Исетский [Isetskiy]	Аллювиальная луговая [Alluvial meadow]	0,085	24,90
Заводоуковский [Zavodoukovskiy]	Чернозем выщелоченный [Leached chernozem]	0,081	25,50
Тобольский [Tobolskiy]	Луговая глееватая [Meadow gleyic]	0,120	29,50
Нижнетавдинский [Nizhnetavdinsky]	Серая лесная – серая лесная [Forest gray – Forest gray]	0,100	23,30
Омутинский [Omutinsky]	Серая лесная – темно-серая [Forest gray – dark gray]	0,090	18,60
Упоровский [Упоровский]	Серая лесная – темно-серая [Forest gray – dark gray]	0,090	20,00
Тюменский [Tyumensky]	Серая лесная – темно-серая [Forest gray – dark gray]	0,100	21,20
Ярковский [Yarkovsky]	Серая лесная – светло-серая [Forest gray – light gray]	0,100	22,10
Тюменский [Tyumensky]	Аллювиальная дерновая [Alluvial turf]	0,140	32,00
Тобольский [Tobolskiy]	Аллювиальная дерновая [Alluvial turf]	0,100	19,96

Коэффициент биогеохимической подвижности: $B_x = a_x/m_x$, где a_x – содержание элемента в сухом веществе растений; m_x – содержание подвижных форм элемента в почве.

Расчет биогеохимических коэффициентов показал тенденцию к различному накоплению меди в пшенице, произрастающей на разных почвах юга Тюменской области. В Тюменском районе на аллювиальных дерновых почвах и Тобольском районе на лугово-глееватых почвах наблюдается тенденция увеличения биогеохимической подвижности меди (B_x – 32 и 29,5 соответственно). Значения коэффициентов снижаются в черноземных, аллювиальных луговых и серых лесных почвах. Коэффициент биологического поглощения в рассмотренных типах почв имеет низкие значения (содержание элемента в растениях значительно ниже кларка в земной коре) и варьирует незначительно.

Рассмотрена связь между химическими элементами, поступающими в пшеницу на изучаемых типах почв, а также выявлен тип взаимоотношений микро- и макроэлементов (табл. 7).

Таблица 7

**Взаимосвязь валового содержания меди
с химическими элементами при поступлении их в пшеницу**
**[The relationship of the total content of copper
with chemical elements when they enter wheat]**

Уравнение регрессии [Regression equation]	Характер взаимодействия [The nature of the interaction]
$Cu = 0,05Zn + 3,33, r = 0,63$	Синергизм [Synergism]
$Cu = -187,97Co^2 + 40,99Co + 2,84, \eta = 0,12$	Нет взаимосвязи [No relationship]
$Cu = 0,0071Mn + 4,18, r = 0,60$	Синергизм [Synergism]
$Cu = 3,04Cd + 4,31, r = 0,61$	Синергизм [Synergism]
$Cu = 17,53Pb^2 - 12,93Pb + 7,09, \eta = 0,001$	Нет взаимосвязи [No relationship]
$Cu = 12,08As + 4,013, \eta = 0,52$	Синергизм [Synergism]
$Cu = -1,68N^2 + 5,33N + 0,73, \eta = 0,16$	Нет взаимосвязи [No relationship]
$Cu = -13,051P^2 + 10,31P + 3,03, \eta = 0,04$	Нет взаимосвязи [No relationship]
$Cu = 1,64K + 3,42, r = 0,66$	Синергизм [Synergism]
$Cu = 0,96Ca + 4,09, r = 0,71$	Синергизм [Synergism]

Прямые корреляционные связи прослеживаются между концентрацией меди с микроэлементами: цинк ($r = 0,63$), марганец ($r = 0,60$), кадмий ($r = 0,61$), а также макроэлементами: калий ($r = 0,66$), кальций ($r = 0,71$). С такими элементами, как кобальт, свинец, мышьяк, азот, фосфор достоверность связи не установлена.

Взаимодействие Cu и Zn отмечено в работах [Ринькис, 1972; Graham, 1981] и проявляется антагонизмом данных микроэлементов. Каждый из них вследствие взаимной конкуренции способен ингибировать поглощение другого корневой системой растения. Однако в рамках нашего исследования между данными элементами проявляется синергизм.

Взаимодействие Cu–Cd также подтверждается литературными данными [Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989] и проявляется как в форме антагонизма, так и синергизма. В нашем исследовании прослеживается синергизм, который может быть вторичным эффектом повреждения мембран, вызванного несбалансированным соотношением данных элементов.

О корреляции Cu–Mn в процессе потребления их растениями есть сведения как о антагонизме, так и синергизме данных микроэлементов. В ходе нашего исследования в пшенице установлен синергизм как тип взаимоотношений.

Один из важных взаимодействий макро- и микроэлементов проявляется между Cu и N, т.к. именно Cu образует прочные комплексы с протеинами. Как отмечается, у растений с высокими уровнями содержания азота вследствие быстрого роста проявляются симптомы дефицита Cu [Там же]. Однако в результате нашего исследования не выявлено достоверной связи между данными элементами в пшенице, выращенной на почвах юга Тюменской области.

Антагонизм Cu и P, выявленный нами, отмечают и другие авторы [Лакин, 1990; Shen, Xiang, Zhang, 2020]. Фосфаты обладают большой способностью к адсорбции Cu. Избыток меди, напротив, ингибирует активность фосфатазы, вследствие чего уменьшается доступность P для растений.

Для пары Cu–Ca отмечается синергетические взаимодействия, однако могут меняться на противоположные в зависимости от pH среды. Наиболее часто их антагонизм применяется для восстановления насыщенных медью почв с помощью известкования.

Для растений, выращенных на серых лесных почвах юга Тюменской области, также были рассмотрены корреляционные связи между валовыми формами меди и микроэлементами. Уравнения регрессии и тип взаимоотношений между микроэлементами в пределах серых лесных почв представлены в табл. 8.

**Взаимоотношения между макро- и микроэлементами
при поступлении их в растения, произрастающие
на серых лесных почвах**
[The relationship between macro- and microelements
when they enter plants growing on gray forest soils]

Уравнение регрессии [Regression equation]	Характер взаимодействия [The nature of the interaction]
$Cu = -0,02Zn + 5,12, r = 0,44$	Антагонизм [Antagonism]
$Cu = 3,97Co + 4,25, r = 0,26$	Нет взаимосвязи [No relationship]
$Cu = -0,0014Mn^2 + 0,13Mn + 2,44, \eta = 0,9$	Синергизм–антагонизм [Synergism–antagonism]
$Cu = -369,01Cd^2 + 113,61Cd + 0,07, \eta = 0,86$	Синергизм–антагонизм [Synergism–antagonism]
$Cu = 0,17Pb + 4,43, r = 0,03$	Нет взаимосвязи [No relationship]
$Cu = 668,03As^2 - 74,36As + 5,99, \eta^2 = 0,58$	Синергизм–антагонизм [Synergism–antagonism]
$Cu = -0,46N + 5,24, \eta = 0,76$	Антагонизм [Antagonism]
$Cu = 33,88P^2 - 26,78P + 9,015, \eta = 0,86$	Синергизм–антагонизм [Synergism–antagonism]
$Cu = 0,79K + 3,99, r = 0,59$	Синергизм [Synergism]
$Cu = 0,19Ca + 4,42, r = 0,40$	Синергизм [Synergism]

В пределах серых лесных почв подтверждается высокая корреляционная связь меди с такими элементами, как марганец, кадмий, азот, фосфор. Для пшеницы, выращенной на серых лесных почвах, отмечается лишь несколько элементов, с которыми медь имеет высокую положительную корреляцию.

Выводы

В результате исследования представлены данные о содержании меди в пахотном горизонте основных типов почв Тюменской области, а также в сельскохозяйственной продукции, выращенной на данных почвах. Определены взаимосвязи ее распределения с основными микроэлементами.

Содержание подвижных форм меди в зависимости от типа и подтипа почв изменяется в диапазоне от 0,15 до 0,25 мг/кг.

Содержание меди в пшенице, произрастающей на юге Тюменской области, варьирует от 3,83 до 6,4 мг/кг.

Биогеохимические коэффициенты показывают наибольшую тенденцию к накоплению меди в растениях, произрастающих на аллювиальных дерновых почвах в Тюменском районе и на лугово-глееватых почвах в Тобольском районе. В меньшей степени медь накапливается в растениях, произрастающих на серых лесных почвах в Омутинском районе и аллювиальных дерновых почвах в Тобольском районе.

Отмеченные взаимосвязи между химическими элементами не всегда подтверждаются литературными данными, что может быть связано со спецификой местных геохимических условий почвенно-растительной среды, особенностями накопления и миграции элементов. Для точного установления причин данных зависимостей следует учитывать также гранулометрический состав почв, расположение в рельефе точек отбора, а также период отбора образцов. Полученные данные рекомендуется включать в регулярный мониторинг геохимического состояния природной среды в пределах рассматриваемых участков для установления динамики содержания макро- и микроэлементов, параметров среды, а также характера взаимосвязей между ними.

Библиографический список / References

Виноградов А.П. Среднее содержание химических элементов в главных типах изверженных пород земной коры // Геохимия. 1962. № 7. С. 555–571. [Vinogradov A.P. Average content of chemical elements in the main types of igneous rocks of the earth's crust. *Geokhimiya*. 1962. No. 7. Pp. 555–571. (In Rus.)]

Гаева Е.В., Захарова Е.В., Скипин Л.Н. Биогеохимия элементов в системе почва–растение–животное в условиях юга Тюменской области // Вестник КрасГАУ. 2013. № 11. С. 149–153. [Gayevaya E.V., Zakharova E.V., Skipin L.N. Biogeochemistry of elements in the soil–plant–animal system in the conditions of the South of the Tyumen region. *Bulletin of KrasSAU*. 2013. No. 11. Pp. 149–153. (In Rus.)]

Гвоздецкий Н.А. Физико-географическое районирование Тюменской области. М., 1973. [Gvozdetzkiy N.A. *Fiziko-geograficheskoye rayonirovaniye Tyumenskoj oblasti* [Physico-geographical zoning of the Tyumen region]. Moscow, 1973.]

Груздков Д.Ю., Трифонова Т.А., Ширкин Л.А. Оценка миграции тяжелых металлов в почвах // Вестник Московского университета. Серия 17. Почвоведение. 2009. № 4. С. 40–45. [Gruzdkov D.YU., Trifonova T.A., Shirkin L. Assessment of migration of heavy metals in soils. *Lomonosov Soil Science Journal*. 2009. No. 4. Pp. 40–45. (In Rus.)]

Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. 5-е изд. М., 1985. [Dospekhov B.A. Metodika polevogo opyta [Field experiment methodology]. Moscow, 1985.]

Зырин Н.Г., Чеботарева Н.А. К вопросу о формах соединений меди, цинка, свинца в почвах и доступности для растений // Содержание и формы соединений микроэлементов в почвах. М., 1979. С. 324–350. [Zyryn N.G., Chebotareva N.A. On the issue of forms of copper, zinc, lead compounds in soils and availability for plants. *Soderzhaniye i formy soyedineniy mikroelementov v pochvakh*. Moscow, 1979. Pp. 324–350. (In Rus.)]

Ильин В.Б. Тяжелые металлы в системе почва–растение // Почвоведение. Деградация, восстановление и охрана почв. 2007. № 9. С. 1112–1119. [Ilin V.B. Heavy metals in the soil–plant system. *Pochvovedeniye. Degradatsiya, vosstanovleniye i ohrana pochv*. 2007. No. 9. Pp. 1112–1119. (In Rus.)]

Ильин В.Б. Тяжелые металлы в системе почва–растение. М., 1991. [Ilin V.B. Tyazhelye metally v sisteme pochva–rasteniye [Heavy metals in the soil–plant system]. Novosibirsk, 1991.]

Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях / Пер. с англ. М., 1989. [Kabata-Pendias A., Pendias H. Mikroelementy v pochvakh i rasteniyakh [Trace elements in soils and plants]. Moscow, 1989.]

Каримов Х.Н., Узаков З.З., Хушмуродов Ж.П. Исследование антропогенного загрязнения орошаемых лугово-сероземных почв тяжелыми металлами // Наука и мир. 2019. № 11-1 (75). С. 20–23. [Karimov Kh.N, Uzakov Z.Z., Khushmurodov Zh.P. Study of anthropogenic pollution of irrigated meadow-gray soils with heavy metals. *Nauka i mir*. 2019. No. 11-1 (75). Pp. 20–23. (In Rus.)]

Ковда В.А. Биогеохимия почвенного покрова. М., 1985. [Kovda V.A. Biogeokhimiya pochvennogo pokrova [Biogeochemistry of soil cover]. Moscow, 1985.]

Котова Т.В. Содержание тяжелых металлов в зерновых культурах в зависимости от типа почв // Вестник КрасГАУ. 2008. № 6. С. 46–48. [Kotova T.V. Content of heavy metals in grain crops depending on soil type. *Bulletin of KrasSAU*. 2008. No. 6. Pp. 46–48. (In Rus.)]

Лакин Г.Ф. Биометрия. 4-е изд., перераб и доп. М., 1990. [Lakin G.F. Biometriya [Biometrics]. Moscow, 1990.]

Методические рекомендации по определению нормативов соотношений макро- и микроэлементов в растениях по системе ИСОД. М., 1989. [Metodicheskiye rekomendatsii po opredeleniyu normativov sootnosheniy makro- i mikroelementov v rasteniyakh po sisteme ISOD [Methodological recommendations for determining the standards for the ratio of macro- and microelements in plants according to the ISOD system]. Moscow, 1989.]

Особенности накопления тяжелых металлов в почвах северной лесостепи районов Тюменской области / Гаева Е.В., Захарова Е.В., Котченко С.Г. и др. // Вестник КрасГАУ. 2018. № 5. С. 252–257. [Gayevaya E.V., Zakharova E.V., Kotchenko S.G. et al. Features of the accumulation of heavy metals in the soils of the northern forest-steppe areas of the Tyumen region. *Bulletin of KrasSAU*. 2018. No. 5. Pp. 252–257. (In Rus.)]

Особенности поведения тяжелых металлов в почвах / Роева Н.Н., Воронич С.С., Зайцева И.А. и др. // Экологические системы и приборы. 2021. № 7. С. 17–24. [Royeva N.N., Voronich S.S., Zaytseva I.A. et al. Features of the behavior of heavy metals in soils. *Ekologicheskiye sistemy i pribory*. 2021. No. 7. Pp. 17–24. (In Rus.)]

Перельман А.И. Геохимия ландшафта. М., 1983. [Perelman A.I. *Geokhimiya landshafta* [Landscape geochemistry]. Moscow, 1983.]

Пинский Д.Л., Минкина Т.М. К вопросу о механизмах трансформации и аккумуляции тяжелых металлов в почвах // Фундаментальные концепции физики почв: развитие, современные приложения и перспективы. М., 2019. С. 538–541. [Pinskiy D.L., Minkina T.M. On the issue of mechanisms of transformation and accumulation of heavy metals in soils. *Fundamentalnyye kontseptsii fiziki pochv: razvitiye, sovremennyye prilozheniya i perspektivy*. Moscow, 2019. Pp. 538–541. (In Rus.)]

Распределение тяжелых металлов в агрегатах почв различных типов / Быстрова О.Н., Гулевская В.В., Мартынкина Е.А. и др. // Доклады Академии наук. 2008. Т. 40. № 3. С. 346–350. [Bystrova O.N., Gulevskaya V.V., Martynkina Ye.A. et al. Distribution of heavy metals in soil aggregates of various types. *Doklady Akademii nauk*. 2008. Vol. 40. No. 3. Pp. 346–350. (In Rus.)]

Ринькис Г.Я. Оптимизация минерального питания растений. Рига, 1972. [Rinkis G.Ya. *Optimizatsiya mineralnogo pitaniya rasteniy* [Optimization of mineral nutrition of plants]. Riga, 1972.]

Сысо А.И. Закономерности распределения химических элементов в почвообразующих породах и почвах Западной Сибири. Новосибирск, 2007. [Syso A.I. *Zakonomernosti raspredeleniya khimicheskikh elementov v pochvoobrazuyushchikh porodakh i pochvakh Zapadnoi Sibiri* [Patterns of the distribution of chemical elements in soil-forming rocks and soils of Western Siberia]. Novosibirsk, 2007.]

Черных Н.А., Милащенко Н.З., Ладонин В.Ф. Экологическая безопасность и устойчивое развитие. Кн. 5. Экотоксикологические аспекты загрязнения почв тяжелыми металлами. Пушино, 2001. [Chernykh N.A., Milashchenko N.Z., Ladonin V.F. *Ekologicheskaya bezopasnost i ustoychivoye razvitiye* [Environmental safety and sustainable development]. Vol. 5. Ecotoxicological aspects of soil pollution with heavy metals. Pushchino, 2001.]

Шеуджен А.Х. Биогеохимия. Майкоп, 2003. [Sheudzhen A.Kh. *Biogeokhimiya* [Biogeochemistry]. Maykop, 2003.]

Bloom P.R., McBride M.B. Metal ion binding and exchange with hydrogen ions in acid-washed peat. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 1979. No. 43. P. 687.

Bloomfield C. The translocation of metals in soils. *The Chemistry of Soil Processes*. D.J. Greenland, M.H.B. Hayes (eds.). New York, 1981. Pp. 463–504.

González Henao S., Ghneim-Herrera T. Heavy metals in soils and the remediation potential of bacteria associated with the plant microbiome. *Frontiers in Environmental Science*. 2021. P. 604216.

Graham R.D. Absorption of copper by plant roots. *Copper in Soils and Plants*. J.F. Loneragan, A.D. Graham (eds.). New York, 1981. Pp. 141–163.

Lisetskii F.N., Marinina O.A., Poletaev A.O., Zelenskaya E.Ya. Comparative evaluation of pollution by heavy metals of ploughed and fallow land at various duration of agropedogenesis. *Journal of Agriculture and Environment*. 2020. No. 3 (15). Pp. 7–12.

Liu Z., Lu B., Xiao H. et al. Effect of mixed solutions of heavy metal eluents on soil fertility and microorganisms. *Environmental Pollution*. 2019. No. 254. P. 112968.

Shen Q., Xiang J., Zhang M. Distribution and chemical speciation of heavy metals in various size fractions of aggregates from zonal soils. *International Journal of Environmental Analytical Chemistry*. 2020. Vol. 102 (16). Pp. 1–16. DOI: 10.1080/03067319.2020.1781840

Tyler G. Heavy metal pollution phosphatase activity and mineralization of organic phosphorus in forest soil. *Soil Biol. Biochem*. 1976. No. 8. P. 327.

Wang P., Liu J., Bi X. et al. Apportionment of sources of heavy metals to agricultural soils using isotope fingerprints and multivariate statistical analyses. *Environ Pollut*. 2019. Vol. 249. Pp. 208–216. DOI: 10.1016/j.envpol.2019.03.034

Статья поступила в редакцию 10.01.2023, принята к публикации 19.02.2023
The article was received on 10.01.2023, accepted for publication 19.02.2023

Сведения об авторах / About the authors

Синдирева Анна Владимировна – доктор биологических наук; заведующая кафедрой геоэкологии и природопользования Института наук о Земле, Тюменский государственный университет

Anna V. Sindireva – Dr. Hab. in Biology; Head at the Department of Ecology and Nature Management of the Institute of Geosciences, Tyumen State University, Tyumen, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8596-7584>

E-mail: sindireva72@mail.ru

Елизаров Олег Игоревич – аспирант кафедры геоэкологии и природопользования Института наук о Земле, Тюменский государственный университет

Oleg I. Elizarov – postgraduate student at the Department of Ecology and Nature Management of the Institute of Geosciences, Tyumen State University, Tyumen, Russian Federation

E-mail: elizarovoleg@yandex.ru

Котченко Сергей Григорьевич – директор, Государственный центр агрохимической службы «Тюменский», г. Тюмень

Sergey G. Kotchenko – Director, “Tyumensky” State Center for Agrochemical Service, Tyumen, Russian Federation

E-mail: agrohim_72_1@mail.ru

Заявленный вклад авторов

А.В. Синдирева – анализ и обобщение материалов исследования, сравнения полученных результатов с литературными данными, подготовка текста статьи

О.И. Елизаров – проведение статистического анализа данных, подготовка текста статьи

С.Г. Котченко – подготовка материалов исследования, предоставление материала по фактическому содержанию химических элементов в почве и растениях

Contribution of the authors

A.V. Sindireva – analysis and generalization of research materials, comparison of the results obtained with literary data, preparation of the text of the article

O.I. Elizarov – conducting statistical data analysis, preparing the text of the article

S.G. Kotchenko – preparation of research materials, provision of material on the actual content of chemical elements in soil and plants

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи
All authors have read and approved the final manuscript

Издание
подготовили
к печати:
редактор
А. А. Козаренко,
корректор
А. А. Алексеева,
обложка, макет,
компьютерная
верстка
Н. А. Попова

СОЦИАЛЬНО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ТЕХНОЛОГИИ

2023. Т. 13. № 2

Сайт журнала: soc-ecol.ru
E-mail: izdat_mgopu@mail.ru

Авторы статей несут полную ответственность за точность приводимой информации, цитат, ссылок и списка литературы.

Перепечатка материалов, опубликованных в журнале, невозможна без письменного разрешения редакции.

Подписано в печать 29.06.2023 г.
Формат 60×90 1/16. Гарнитура «Liberation Serif».
Объем 8,4 п. л. Тираж 1000 экз.