

№ 2 (9)
2021

РАЗНООБРАЗИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

Сетевое издание



12+

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет
имени академика И. Г. Петровского»

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО
БРЯНСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

РАЗНООБРАЗИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

№ 2 (9)

Брянск
2021

Ministry of Science and Higher Education of Russian Federation
BRYANSK STATE UNIVERSITY NAMED AFTER ACADEMICIAN I. G. PETROVSKY

RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY
BRYANSK BRANCH

Diversity of plant world

Главный редактор *А. Д. Булохов*
Editor-in-chief *A. D. Bulokhov*

Точка доступа: <http://dpw-brgu.ru>
Размещено на официальном сайте журнала: 20.08.2021

Издаётся 4 раза в год в Брянске с 2019 г.
Published 4 times a year in Bryansk since 2019

12+

Учредитель:

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования
«Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского»

Сетевое издание зарегистрировано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций
Свидетельство о регистрации средства массовой информации ЭЛ № ФС 77-76536 от 9 августа 2019 г.

Адрес учредителя:

ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского»
241036, Россия, Брянск, ул. Бежицкая, д. 14

Адрес редакции:

РИСО ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского»
241036, Россия, Брянск, ул. Бежицкая, д. 20

Телефон редакции: +7 (4832) 66-68-34. E-mail редакции: rbo.bryansk@yandex.ru
Сайт журнала в сети Internet: <http://dpw-brgu.ru>

Редакционная коллегия

Аненхонов Олег Арнольдович, доктор биологических наук, заведующий лабораторией флористики и геоботаники Института общей и экспериментальной биологии Сибирского отделения РАН, г. Улан-Удэ, Россия

Баишева Эльвира Закирьяновна, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории геоботаники и растительных ресурсов Уфимского Института биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН, г. Уфа, Россия

Булохов Алексей Данилович, доктор биологических наук, заведующий кафедрой биологии Брянского государственного университета имени академика И. Г. Петровского, Председатель Брянского отделения Русского ботанического общества, г. Брянск, Россия

Евстигнеев Олег Иванович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Государственного природного биосферного заповедника «Брянский лес», Брянская область, Россия

Заякин Владимир Васильевич, доктор биологических наук, профессор кафедры химии Брянского государственного университета имени академика И. Г. Петровского, г. Брянск, Россия

Ламан Николай Афанасьевич, академик НАН Беларуси, д. с.-х. н., заведующий лабораторией роста и развития растений Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси, г. Минск, Республика Беларусь

Лапшина Елена Дмитриевна, доктор биологических наук, профессор кафедры биологии Югорского государственного университета, директор Научно-образовательного центра «Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата», г. Ханты-Мансийск, Россия

Лысенко Татьяна Михайловна, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории Общей геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, Россия

Мучник Евгения Эдуардовна, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории экологии широколиственных лесов Института лесоведения РАН, Московская область, Россия

Нотов Александр Александрович, доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники Тверского государственного университета, г. Тверь, Россия

Панасенко Николай Николаевич (заместитель главного редактора), к. б. н., доцент кафедры биологии Брянского государственного университета имени академика И. Г. Петровского, г. Брянск, Россия

Решетников Владимир Николаевич, академик НАН Беларуси, доктор биологических наук, профессор, директор Центрального ботанического сада НАН Беларуси, г. Минск, Республика Беларусь

Русиня Солвита, доктор биологии, заведующая кафедрой физической географии Латвийского университета, г. Рига, Латвия

Семищенков Юрий Алексеевич (заместитель главного редактора), доктор биологических наук, профессор кафедры биологии Брянского государственного университета, учёный секретарь Брянского отделения Русского ботанического общества, г. Брянск, Россия

Серёгин Алексей Петрович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Гербария Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия

Цонев Росен Тодоров, доктор биологии, доцент кафедры экологии и охраны природной среды Софийского университета «Святой Климент Охридски», г. София, Болгария

Чепинога Виктор Владимирович, доктор биологических наук, директор Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, г. Новосибирск, Россия

Шкодова Ивета, доктор биологии, старший сотрудник Института ботаники Словацкой Академии Наук, г. Братислава, Словакия

Эрдош Ласло, доктор биологии, научный сотрудник Центра экологических исследований Института экологии и ботаники Венгерской Академии Наук, г. Будапешт, Венгрия

Editorial board

Anenkhonov Oleg Arnol'dovich, Sc. D. in Biological Sciences, Head of the Laboratory of Flora studying and Geobotany of the Institute of General and Experimental Biology of the Siberian Branch of the RAS, Ulan-Ude, Russia

Baisheva El'vira Zakiryanovna, Sc. D. in Biological Sciences, Leading Researcher of the Laboratory of Geobotany and Plant Resources of the Ufa Institute of Biology of the Ufa Federal Research Center of the RAS, Ufa, Russia

Bulokhov Alexey Danilovich, Sc. D. in Biological Sciences, Professor, Head of the Dpt. of Biology of Bryansk State University named after Academician I. G. Petrovsky, Head of the Bryansk branch of Russian Botanical Society, Bryansk, Russia

Evstigneev Oleg Ivanovich, Sc. D. in Biological Sciences, Leading Researcher of the State Biosphere Natural Reserve «Bryansky les», Bryansk region, Russia

Zayakin Vladimir Vasil'evich, Sc. D. in Biological Sciences, Professor of the Dpt. of Chemistry of Bryansk State University named after Academician I. G. Petrovsky, Bryansk, Russia

Laman Nikolay Afanas'evich, Academician of the NAS of Belarus, Sc. D. in Agricultural Sciences, Head of the Laboratory of Plant Growth and Development of the Institute of Experimental Botany named after V. F. Kuprevich of the NAS of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

Lapshina Elena Dmitrievna, Sc. D. in Biological Sciences, Professor of the Dpt. of Biology of Yugorsk State University, Director of the Scientific-educational Center «Dynamics of Environment and Global Climate Change», Khanty-Mansiysk, Russia

Lysenko Tatiana Mikhailovna, Sc. D. in Biological Sciences, Leading Researcher of the Laboratory of General Geobotany of the Komarov Botanical Institute of the RAS, Saint-Peterburg, Russia

Muchnik Eugenia Eduardovna, Sc. D. in Biological Sciences, Leading Researcher of the Laboratory of Broadleaves Forests Ecology of the Institute of Forest Science, Moscow Region, Russia

Notov Alexander Alexandrovich, Sc. D. in Biological Sciences, Professor of the Dpt. of Botany of Tver' State University, Tver', Russia

Panasenko Nikolay Nikolaevich (Deputy Editor-in-chief), Ph. D. in Biological Sciences, Assistant Professor of the Dpt. of Biology of Bryansk State University named after Academician I. G. Petrovsky, Bryansk, Russia

Reshetnikov Vladimir Nikolaevich, Academician of the NAS of Belarus, Sc. D. in Biological Sciences, Professor, Director of the Central Botanical Garden of the NAS of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

Rūsiņa Solvita, Ph. D. in Biology, Head of the Dpt. of Geography of University of Latvia, Riga, Latvia

Semenishchenkov Yuri Alexeevich (Deputy Editor-in-chief), Sc. D. in Biological Sciences, Professor of the Dpt. of Biology of Bryansk State University, Secretary of Bryansk branch of the Russian Botanical Society, Bryansk, Russia

Seregin Alexey Petrovich, Sc. D. in Biological Sciences, Leading Researcher of the Herbarium of Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

Tsonev Rosen Todorov, Ph. D. in Biology, Assistant Professor of the Dpt. of Ecology and Environmental Protection of Sofia University «St. Kliment Ohridski», Sofia, Bulgaria

Chepinoga Victor Vladimirovich, Sc. D. in Biological Sciences, Director of the Central Siberian Botanical Garden of the SB of the RAS, Novosibirsk, Russia

Škodová Iveta, Ph. D. in Biology, OG Senior Researcher of the Plant Science and Biodiversity Center of the Slovak AS, Bratislava, Slovakia

Erdős László, Ph.D. in Biology, researcher, MTA Centre for Ecological Research, Institute of Ecology and Botany of the Hungarian AS, Budapest, Hungary

АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.412; 581.44; 581.52

АРХИТЕКТУРА КРОНЫ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО (*QUERCUS ROBUR* L.) В ГЕНЕРАТИВНОМ ПЕРИОДЕ ОНТОГЕНЕЗА В ФИТОЦЕНОЗАХ СЕВЕРНОЙ ЛЕСОСТЕПИ ТУЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

© М. Н. Стаменов
M. N. Stamenov

Crown architecture of *Quercus robur* L. in the reproductive period of ontogenesis
in phytocoenoses of the northern forest-steppe in the Tula Region

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН
– обособленное подразделение ФИЦ ПНЦБН РАН

142290, Россия, Московская обл., г. Пушкино, ул. Институтская, д. 2, корп. 2. Тел.: +7 985 437-83-77, e-mail: mshv-eiksb@inbox.ru

Аннотация. Проанализировано разнообразие габитусов генеративных особей дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в фитоценозах северной лесостепи на территории музея-заповедника «Куликово Поле» в Тульской области. Исследованы особи, произрастающие в байрачных и нагорных сомкнутых и разреженных лесах, а также солитеры и группы особей в колках. Выявлены особи одноствольной, немногоствольной, поросле- и куртинообразующей жизненных форм. Установлено, что типы габитусов, или архитектурные типы (АТ), у генеративных особей представляют собой результат преобразования тех АТ, которые были выделены в виргинильном онтогенетическом состоянии и в начале молодого генеративного состояния в природных зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов. У генеративных особей отмечены количественные и качественные изменения побеговых систем. Всего выделено десять путей трансформации кроны. Это акропетальное отмирание ветвей вдоль ствола, базипетальное отмирание побеговых систем, снижение частоты ветвления ствола, образование вторичной кроны, отклонение ствола от ортотропного роста, усиление полиархического плана организации ствола, тенденция к понижанию ветвей, нарушение зонирования кроны, усиление полиархического плана организации ветвей и проявление процессов немедленной реитерации. Лучшее всего исходная, «виргинильная» архитектура кроны сохраняется у отдельно стоящих особей на пологих склонах. Наиболее распространенным путем трансформации кроны является отмирание ветвей снизу вверх по стволу. С увеличением сомкнутости древостоя поднимается нижняя граница живой кроны. Помимо уровня освещенности, на организацию кроны в генеративном периоде онтогенеза влияет также положение особи в рельефе, с которым связаны аэрологический и гидрологический режимы сообщества.

Ключевые слова: дуб черешчатый, *Quercus robur* L., жизненная форма, габитус, архитектура кроны, лесостепь, Куликово Поле.

Abstract. The diversity of the habitus in reproductive individuals of *Quercus robur* L. in phytocoenoses of the northern forest-steppe within the Kulikovo Pole museum-reserve in the Tula Region was analysed. The individuals growing in the ravine and upland closed and open forests as well as open-growth individuals and groups of individuals in the forest outliers were researched. One-trunk, a few-trunk, coppice and clump life forms were detected. It was shown that the types of the habitus or architectural types (AT) in reproductive individuals resulted from those AT that were firstly described in the virginal ontogenetic state and in the beginning of the young reproductive state in the mixed forest and broadleaved forest biomes. The quantitative and qualitative changes of the shoot systems were found out. The ways of the crown transformation are ten in number. They include acropetal mortality of the branches from the trunk, basipetal mortality of the shoot systems, decrease of the trunk branching frequency, secondary crown formation, trunk deviation from the orthotropic growth direction, increase of the polyarchic plan of organization in trunk, trend of branch drooping, disarrangement in crown zoning, increase of the polyarchic plan of organization in branches, immediate reiteration. The most survived initial crown architecture is expressed in the open-growth individuals that grow on the slow slopes. The most common way of transformation is acropetal mortality of the branches from the trunk. Its intensity depends on the closeness of the stand. Besides light level, crown architecture in the reproductive period of ontogenesis is influenced by the individual's position in relief, which affects the aerologic and hydrologic regimes of the phytocoenosis.

Keywords: petiolate oak, *Quercus robur* L., life form, habitus, crown architecture, forest-steppe, Kulikovo Pole.

DOI: 10.22281/2686-9713-2021-2-5-39

Введение

Биоморфология, или учение о жизненных формах организмов, во второй половине XX века стала крупным междисциплинарным учением и вышла за рамки непосредственно внешней морфологии видов в различных экологических условиях (Savinykh, Cheryomushkina, 2015). Тем не менее основополагающие направления исследований биоморф – структурное и экологическое – сохраняют ключевое значение в этой области научного знания и сейчас. Это связано как с огромным видовым разнообразием флоры и фауны биосферы планеты, так и с развитием представлений об организации структур, определяющих облик организмов и их способность поддерживать гомеостаз под давлением экологических факторов. Изменчивость габитуса, путей его формирования и трансформации в онтогенезе особенно ярко выражена у представителей растительного царства. Растения как модульные организмы (Marfenin, 1999; Savinykh, Maltseva, 2008) образованы последовательностями элементарных структурных элементов – модулей, различные сочетания которых обеспечивают повторяемость и вместе с тем пластичность, а также иерархичность и системность растительного организма на уровне организации выше тканевого. Фактически габитус растения является реализацией наследственно закреплённой архитектурной модели (Antonova, Azova, 1999; Barthélemy, Caraglio, 2007), модели побегообразования (Serebryakova, 1977) в конкретных условиях среды на определённом «срезе» онтогенеза.

В отечественной биоморфологии наиболее частыми объектами исследований выступают травянистые растения, полукустарнички и полукустарники (Maltseva, Savinykh, 2008; Kolegova, Cheremushkina, 2009; Zhuravleva, Bobrov, 2012). В мировом научном сообществе базовые представления об архитектурных моделях начали формироваться с анализа тропических деревьев (Hallé et al., 1978). Древесные растения умеренного климата на территории России принадлежат всего к двум архитектурным моделям (Goroshkevich, 2018). При этом у одних видов, например, представителей рода *Tilia* (Antonova, Sharovkina, 2011), разнообразие побеговых систем высших уровней организации – ветвей, совокупностей ветвей и ствола, кроны в целом и системы крон многоствольного дерева – также относительно невелико. Изменение внешних условий влияет прежде всего на количественные, морфометрические признаки строения особей подобных видов, такие как длины осей (от годовичного побега до ствола в целом). Основные соотношения между побеговыми системами, образующими крону, при этом сохраняются. В то же время существуют виды, у которых издавна отмечена высокая вариабельность форм разного ранга. К ним относится дуб черешчатый – *Quercus robur* L. (Morozov, 1930; Tsarev et al., 2003). Рассмотрим подробнее историю его биоморфологического изучения.

Публикации по строению годовичного побега и его пазушных почек у *Q. robur*, по ритму роста годовичных побегов появились в 1950-е гг. (Astopova, 1954; Grudzinskaya, 1960). Первый комплексный обзор онтоморфогенеза *Q. robur* в двух типах условий – на открытом пространстве и в сомкнутых насаждениях – приведён основоположником отечественной школы исследований жизненных форм И. Г. Серебряковым (Serebryakov, 1962). Особое внимание учёный уделял длительности жизни скелетных осей и корреляциям между основными осями, составляющими каркас кроны, – стволом и скелетными ветвями. Дальнейшие исследования были посвящены анализу отклонений *Q. robur* от жизненной формы дерева, особенно на ранних стадиях развития, в условиях близкого к семиаридному климата Приволжской возвышенности (Belostokov, 1974; Ivanova, Mazurenko, 2013). Вторая половина 1990-х гг. ознаменовалась началом опубликования работ И. С. Антоновой с соавторами (Antonova, Terteryan, 1997; Antonova et al., 2001), посвящённых структурно-функциональной организации крон древесных растений умеренного и субтропического климата. В них появились принципиально новые подходы, в том числе выделение элементарных побеговых систем (ЭПС) разной продолжительности жизни как модулей, обуславливающих организацию кроны в целом; внимание к крупным побеговым комплексам, таким как ветви от ствола; структурно-функциональная типизация побеговых систем в зависимости от выполняемой роли в кроне и пространственно-временных отношений между образующими её побегами. Фактически коллектив под руко-

водством И. С. Антоновой заложил новый уровень исследования надземных побеговых систем древесных растений именно как модульных организмов с акцентом на детальный отклик дерева на внутренние и внешние изменения. Однако в целом в упоминаемых работах *Q. robur* не рассматривался. Анализ строения кроны *Q. robur* в южной тайге и островных лесах лесостепи приведён в статьях В. В. Дятлова (Dyatlov, 2006) и Н. Ф. Каплиной, Н. Н. Сёлочник (Kaplina, Selochnik, 2009), но не совсем со структурных и в целом биоморфологических позиций. Далее, автором данной работы предпринята попытка систематизации основных структурных единиц кроны *Q. robur* (Stamenov, 2016). Затем был опубликован опыт систематизации изменчивости габитусов молодых особей, переходящих из прегенеративного в генеративный период онтогенеза, с выделением крупных типов в условиях юга лесного пояса европейской части страны на примере Южного Подмосквья и юго-востока Калужской области (Stamenov, 2020). Представляется вполне очевидным, что вид со столь большим ареалом (Novosel'tsev, Bugayev, 1985; Dobrynin, Komissarova, 2012) и значимым средопреобразующим действием (Vostochnoevropaiskie..., 2004) следует изучать в различных природных зонах и физико-географических регионах. В настоящей работе автор ставит цель проанализировать и систематизировать архитектуру побеговых систем генеративных особей *Q. robur* на основных иерархических уровнях в условиях северной лесостепи на примере Тульской области. Для этого необходимо решить три задачи:

- 1) оценить соответствие между типами габитуса особей *Q. robur*, произрастающих в фитоценозах природных зон хвойно-широколиственных и широколиственных лесов и зоны лесостепи;
- 2) проследить онтогенетические перестройки исходных типов;
- 3) проанализировать специфику влияния экологических условий северной лесостепи на онтоморфогенез *Q. robur*.

Объекты и методы исследований

Территория с исследованными ценопопуляциями (ЦП) *Q. robur* расположена на юго-востоке Тульской области, в пределах Куркинского, Кимовского и Богородицкого административных районов, и охватывает охраняемые ландшафты музея-заповедника «Куликово Поле». Согласно физико-географическому районированию, район исследований находится на Среднерусской возвышенности в междуречье Дона и Непрядвы. Территория исследований расположена в пределах Придонского известняково-карстового района типичной лесостепи (Alekseev, 2006). Рельеф образован переработанной доледниковой эрозионно-денудационной поверхностью, которая частично перекрыта отложениями днепровского оледенения и сплошным чехлом покровных суглинков. Климат района исследований умеренно-континентальный (табл. 1).

Таблица 1

Климатические характеристики района исследований (Алексеев, 2006)

Table 1

Climatic features of the research area (Alekseev, 2006)

Среднегодовая температура	3,6°C
Температура июля	19,5°C
Температура января	-12,3°C
Безморозный период	134 дня (с 10.05 по 22.09)
Температура выше 5°C	177 дней
Максимальная температура за время наблюдений	38°C
Минимальная температура за время наблюдений	-42°C
Образование устойчивого снежного покрова	14–20.11
Разрушение снежного покрова	Конец марта – начало апреля
Годовая норма осадков	497–534 мм
Норма осадков тёплого периода	331–372 мм
Преобладающие ветры летом	Западные и северо-западные
Преобладающие ветры зимой	Западные и юго-западные

В почвенном покрове наиболее распространены выщелоченные чернозёмы, на более дренированных склонах балок встречаются оподзоленные и типичные чернозёмы. Тёмно-серые лесные почвы развиты на склонах и днищах балок, местами и на склонах водоразделов. В соответствии с системой лесорастительного районирования С. Ф. Курнаева (Kurnayev, 1973), Куликово Поле находится в пределах Тульско-Пензенского округа лесостепи. В качестве зональных типов сообществ выступают широколиственные леса и разнотравные степи.

Исследования архитектуры кроны особей *Q. robur* проведены в нескольких локалитетах (рис. 1). Во всех сообществах произведены измерения освещённости в солнечный полдень с помощью люксметра Mastech MS6612 (Китай). Освещённость открытого пространства принята за 100%. Онтогенетическое состояние и жизненность определялись по методике, принятой в популяционно-онтогенетических исследованиях (Evstigneev, Korotkov, 2016).



Рис. 1. Расположение локалитетов с ценопопуляциями *Quercus robur* L. на территории музея-заповедника: «Куликово Поле» (по: Semenishchenkov, Volkova, 2021): 1 – Средний Дубик, 2 – Нижний Дубик, 3 – Татинки, 4 – Афоничев лес. Описание локалитетов см. в тексте.

Fig. 1. Location of the sites with the *Quercus robur* L. coenopopulations within the Kulikovo Pole museum-reserve (Semenishchenkov, Volkova, 2021): 1 – Sredniy Dubik, 2 – Nizhniy Dubik, 3 – Tatinki, 4 – Afonichev forest. See below the descriptions of the sites.

1. Урочище Средний Дубик – балочная и нагорная дубравы по правому коренному склону долины р. Средний Дубик (170–200 м н. у. м.). Незалесённые склоны балки заняты луговой степью.

а) солитеры и колки *Q. robur* на пологом склоне балки. Освещённость под пологом колков – менее 10% от полной; g1 (молодое генеративное состояние) – 1 особь, g2 (средневозрастное генеративное состояние) – 11 особей (здесь и далее приведено число особей соответствующих онтогенетических состояний);

б) остепнённая байрачная дубрава почти без подлеска на крутом склоне балки. Освещённость под пологом древостоя – 10–20% от полной; g2 – 30;

в) остепнённая нагорная дубрава с неморальными видами в привершинной части плоского холма. В периферийном поясе дубравы на границе с луговой степью обильно разрастается *Prunus*

spinosa L., глубже с различной плотностью представлены *Crataegus* sp., *Sorbus aucuparia* L., *Lonicera tatarica* L. и *Euonymus verrucosus* Scop. Освещённость под пологом древостоя – 5–50% от полной (наибольшие значения отмечены в окнах). Есть небольшие окна; g1 – 7, g2 – 96.

2. Урочище Нижний Дубик – узкая облесённая балка, впадающая в долину р. Нижний Дубик (170–190 м н. у. м.). Покрывается неморально-разнотравной байрачной дубравой с примесью берёзы и осины. В негустом подлеске представлены *E. verrucosus*, *S. aucuparia*, *Rhamnus cathartica* L., *Rosa* sp. Освещённость под пологом древостоя – 5–20% от полной; g1 – 3, g2 – 192.

3. Урочище Татинки.

а) нагорная неморально-разнотравная дубрава по левому коренному склону долины р. Дон; пройдена низовым пожаром (около 190 м н. у. м.). В древостое имеется примесь *Betula pendula* Roth., местами значительная, а также *Populus tremula* L. и *Acer platanoides* L. Негустой подлесок состоит из *S. aucuparia*, *Viburnum opulus* L. и *Rosa* sp. Освещённость под пологом горевшего древостоя – 60–90%; g2 – 94;

б) лугово-степной склон с солитерами и колками *Q. robur* (160–185 м н. у. м.). Освещённость под пологом колков – 5–30%; g1 – 14, g2 – 42.

4. Урочище Афоничев лес (175–185 м н. у. м.). Приопушечные заросли кустарников, солитеры и единичные колки *Q. robur*, плотность которых убывает при удалении от стены леса. Кроны получают полное верхушечное освещение, затеняется только нижняя зона кроны в кустарниках; g1 – 24, g2 – 2.

Временные пробные площади закладывались следующим образом. В локалитетах, где преобладают одиночные деревья *Q. robur* или небольшие разреженные колки (3б, 4, частично 1а), проводился сплошной учёт особей. Размеры площади в таком случае не превышали 100 × 150 м. В локалитетах с крупными колками, а также с сомкнутым древостоем (1б, 1в, 2, 3а, частично 1а) закладывались 2–8 площадок размером 20 × 20 м, расположенных в разных частях склона, в парцеллах с разной сомкнутостью полога и яруса подлеска.

У 5–10 особей в каждом локалитете измеряли высоту, диаметр на высоте груди и четыре радиуса проекции кроны (табл. 2). Возраст свободнорастущих особей и деревьев в колках составляет 30–45 лет, в сомкнутых лесах – 50–65 лет.

Таблица 2

Значения морфометрических параметров у генеративных особей *Quercus robur* L. в фитоценозах музея-заповедника «Куликово Поле»

Table 2

Meanings of the morphometric parameters in the reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve

Локалитет	Значения морфометрических параметров		
	Высота, м	Диаметр, см	Радиус проекции кроны, м
1а	g1: 17 g2: 16 (краевые), 20–22 (солитеры и внутри колка)	g1: 25 g2: 25–35 (краевые), 30–60 (солитеры и внутри колка)	g1: 4–6 g2: 5–6,5 (краевые), 3–10,5 (солитеры и внутри колка)
1б	g2: 5–10 (краевые), 17–18 (внутри леса)	g2: 10–15 (краевые), 10–35 (внутри леса)	g2: 1,5–2 (краевые), 5–6 (внутри леса)
1в	g1: 6–8 (в окнах) g2: 16–24	g1: 10–15 (в окнах) g2: 25–40	g1: 0,5–3 (в окнах) g2: 3–7
2	g1: 6–13 g2: 24–27 (краевые), 22–24 (внутри леса), 18–20 (со вторичной кроной или с загнутым стволом)	g1: 10–15 g2: 35–45 (краевые), 25–35 (внутри леса)	g1: 1,5–3 g2: 5–10,5 (краевые), 3–5 (внутри леса)
3а	g2: 16–24 (горелые*), 22–26 (интактные*)	g2: 15–30 (горелые*), 30–45 (интактные*)	g2: 1–4 (горелые*), 3–8 (интактные*)
3б	g1: 10–13 g2: 17–19	g1: 10–20 g2: 30–50	g1: 2–3,5 g2: 4,5–7
4	g1: 9–10 g2: 14–15	g1: 15–20 g2: 20–30	g1: 2–4,5 g2: 3,5–4,5

Примечание. Данные по особям разных категорий жизненности объединены. * «Горелые» и «интактные» – повреждённые пожаром без первичной кроны и не пройденные пожаром с сохранившейся первичной кроной соответственно.

Архитектурный анализ особей включал две стадии. Во-первых, для генеративной особи устанавливался исходный тип габитуса, или архитектурный тип (АТ), согласно методике, предложенной автором (Stamenov, 2020). Во-вторых, у особей с установленным исходным АТ описывались все произошедшие с ней трансформации побеговых систем и выделялся основной вектор трансформации.

Перечислим кратко основные положения методики выделения АТ (Stamenov, 2020). Все наблюдаемые габитусы вида являются способом реализации его архитектурной единицы (АЕ) – видоспецифической организации побеговых систем растения (Barthélemy, Caraglio, 2007). Типизировать габитусы можно через категорию жизненной формы, содержание которой может по-разному трактоваться в зависимости от ведущего принципа (популяционно-онтогенетического или биоморфологического), но обычно основано на длительности жизни скелетных осей, их числе и направлении роста. Ещё один способ обобщения разнообразия габитусов – через выделение форм кроны. Второй подход может носить несколько механический характер, поскольку одна и та же форма кроны может быть обусловлена разными типами нарастания и ветвления крупных осей и наоборот. Автором предлагается использовать понятие архитектурного типа (АТ) (Stamenov, 2020). АТ объединяет набор вариантов габитуса со сходными архитектурными характеристиками основных иерархических уровней кроны, особенно на уровне ствола и ветвей от ствола. АТ в иерархии расположен «ниже» жизненной формы, поскольку для всех АТ характерен ортотропный (или хотя бы диагональный) рост ствола по меньшей мере до половины высоты особи и выход особи на границу ярусов подлеска и древостоя. Следовательно, АТ характеризует не столько саму способность особи выйти за ярус подлеска, сколько способ освоения горизонтального и внутрикрупного пространства. Показано, что у виргинильных и молодых генеративных особей *Q. robur* в фитоценозах зон хвойно-широколиственных и широколиственных лесов тот или иной АТ соответствует определённому диапазону условий освещения. Таким образом, АТ образуют экотопический ряд в ряду открытых пространства > светлые, «парковые» вторичные леса > сомкнутые вторичные леса, особенно сосновые. В соответствии с этим экотопическим рядом были даны названия каждому АТ: «Луговой», «Опушечный», «Лесной 1», «Лесной 2». Два последних типа обнаружены в одних и тех же типах сообществ, но при этом различаются по биоморфологическим характеристикам. Эти же названия АТ использованы и для обозначения типов у тех особей, которые произрастают в других природных зонах и, соответственно, могут отличаться по экотопической приуроченности. Сделано это для удобства использования, а во избежание путаницы названия взяты в кавычки.

Для понимания различий между типами необходимо перечислить основные иерархические уровни побеговых систем кроны. К ним относятся ствол, ветвь от ствола, многолетняя побеговая система, двухлетняя побеговая система, годичный побег. Ветвь от ствола, по И. С. Антоновой и Е. В. Фатьяновой (Antonova, Fatianova, 2016), образована системой осей, которой, в свою очередь, даёт начало непосредственно отходящая из почки возобновления годичного побега ствол ось. Наиболее сильные ветви от ствола отнесены к скелетным (Shitt, 1952). Термин «многолетняя побеговая система», или МПС, введён автором (Stamenov, 2020) для обозначения системы осей, развивающейся из почки возобновления главной оси ветви от ствола. Визуально её можно представить как «мини-ветвь», «ветвь второго порядка» (не путать с порядком ветвления осей в составе кроны). Важно отметить, что системы осей, замещающие главную ось из венечных почек годичного побега, не относятся к МПС. Двухлетняя побеговая система, или ДПС (Antonova, Fatianova, 2016), является минимальной структурно-функциональной единицей кроны, в значительной степени обуславливающей топологию скелетных структур на высших уровнях организации кроны. ДПС состоит из годичного побега и боковых побегов из перезимовавших пазушных почек материнского годичного побега. Использована структурно-функциональная классификация ДПС (Antonova, Fatianova, 2016) с авторским дополнением (Stamenov, 2020) для *Q. robur*. Годичный побег понимается

по И. А. Грудзинской (Grudzinskaya, 1960). Он включает один или несколько элементарных побегов в зависимости от числа циклов роста за вегетационный сезон.

Основными биоморфологическими параметрами иерархических уровней выступают ориентация в пространстве и нарастание осей (для ствола и осевых структур, образующих ветви от ствола и МПС), ветвление (для ДПС), длина побега и число его метамеров (для годичного побега). Также учитываются факты реитерации на уровне от МПС до ствола. Несмотря на то, что специальный анализ прегенеративных особей *Q. robur* в фитоценозах «Куликова Поля» не входил в задачи нашей работы, была проведена выборочная оценка виргинильных особей в посадках и в самосеве на открытых пространствах, в зарослях кустарников, в березняках и в дубравах. В каждом сообществе на качественном уровне были проанализированы 5–10 особей. Установлено, что виргинильные особи *Q. robur* в сообществах «Куликова Поля» принадлежат к тем же АТ, что и особи в природных зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов, и отличаются от них по частным признакам побеговых систем, выраженным у единичных особей (табл. 3).

Таблица 3

Характеристики архитектурных типов у виргинильных и недавно перешедших в молодое генеративное состояние особей *Quercus robur* L. в фитоценозах юга Московской области и заповедника «Калужские Засеки» (Калужская область) (Стаменов, 2020) с дополнениями для музея-заповедника «Куликово Поле»

Table 3

Features of the architectural types in virginal individuals and individuals recently turned into the young reproductive state of *Quercus robur* L. in the phytocoenoses of the southern Moscow Region and Kaluzhskiy Zaseki reserve (Kaluga Region) (Stamenov, 2020) with additions for the Kulikovo Pole museum-reserve

Параметры	Архитектурные типы			
	«Луговой»	«Опушечный»	«Лесной 1»	«Лесной 2»
Крона в целом				
Форма кроны	Яйцевидная Шаровидная Кипарисовидная	Цилиндрическая	Цилиндрическая Овальная	Y-, L-образная Зонтиковидная Флаговидная
Ствол				
Ориентация	Ортотропный			Ортотропный > Косонаправленный /плагиотропный
	S-образный	Косонаправленный		
Нарастание	Гемисимподиальное ¹		Симподиальное со «вставками» моноподиев	
Ветвление и набор ДПС	Акротонное, рДПС ² Ложные мутовки одПС	Акротонное, рДПС	Акротонное нерегулярное, рДПС	
Годичные побеги	Монофазные ³ (20–40 см) Дифазные (40–70 см)	Монофазные (30–40 см)	Монофазные (10–35 см)	Монофазные (10–35 см)
Скелетная ветвь от ствола				
Ориентация	1 зона: Плагиотропные Продолжительная 1 зона 2 зона: Дугообразные 2 зона: Дугообразные и косонаправленные с единичными плагиотропными	Плагиотропные и косонаправленные S-образные и выпукло-поникающие	Все варианты	
Нарастание	Симподиальное > Гемисимподиальное	Гемисимподиальное	Симподиальное с симподиальными комплексами и «вставками» моноподиев	
Ветвление ДПС	Мезоакротонное, акротонное, одПС, рДПС		Мезоакротонное, акротонное, все типы ДПС с преобладанием нДПС, зДПС и одПС 0–5 б. п. 7 б. п.	
	2–4, 7–10 б. п.	2–5 б. п. 7 б. п.		
Годичные побеги	10–30, 40–50 см	10–30 см	5–20 см	

Параметры	Архитектурные типы			
	«Луговой»	«Опушечный»	«Лесной 1»	«Лесной 2»
Многолетняя побеговая система				
Ориентация	Дугообразная, косонаправленная, плагиотропная		Все варианты	
Нарастание	Гемисимподиальное, симподиальное		Симподиальное, редко гемисимподиальное	
Ветвление ДПС	оДПС, нДПС, зДПС		нДПС, зДПС	
	1–8 б. п.	1–3 б. п.	0–2 б. п.	
Годичные побеги	5–15 см	5–10 см	2–10 см	

Примечания. Курсивом обозначены характеристики побеговых систем у единичных особей, соответствующих АТ в фитоценозах «Куликова Поля». ¹ – нарастание по Е. Л. Нухимовскому (Nukhimovsky, 1997): гемисимподиальное и симподиальное. ² – морфофункциональные типы ДПС (Antonova, Fatianova, 2016; Stamenov, 2020): Рдпс – ростовые, оДПС – основные, нДПС – несущие, зДПС – заполняющие. ³ – годичные побеги по Е. Л. Нухимовскому (Nukhimovsky, 1997): монофазные – только с весенним приростом, дифазные – с весенним и летним приростами. б. п. – боковые побеги.

Чтобы определить исходный АТ у средневозрастных генеративных особей, методику пришлось несколько трансформировать. Во-первых, учитывалось число дополнительных стволов и анализировалась их архитектура у многоствольных особей. При этом жизненные формы обозначались по принятой в популяционно-онтогенетических исследованиях методике (Vostochnoevropeiskie..., 2004). Во-вторых, ввиду больших размеров взрослых деревьев выборочно измерялись длины годичных побегов только на нижних ветвях. Для расположенных выше ветвей по фотографиям оценивались соотношения между длинами визуально различимых структур в составе ветви.

Результаты исследования

Жизненные формы (ЖФ) *Q. robur*. Помимо преобладающей одноствольной ЖФ (рис. 2), во всех сообществах описаны также представители ЖФ с несколькими стволами:

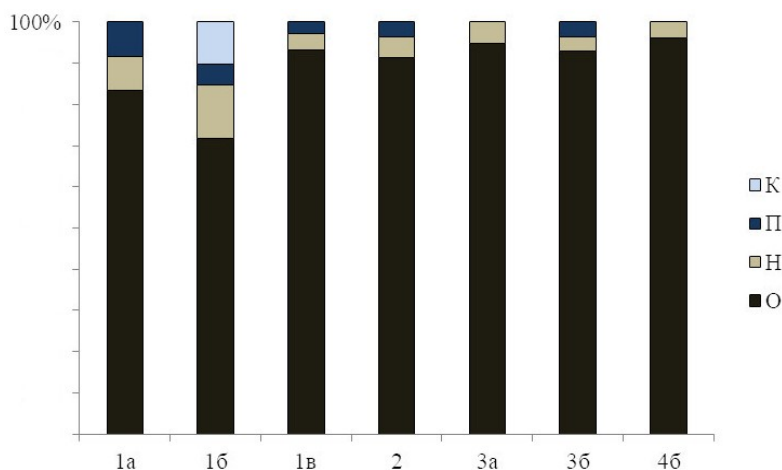


Рис. 2. Распределение молодых и средневозрастных генеративных особей *Quercus robur* L. по жизненным формам (ЖФ) в фитоценозах музея-заповедника «Куликово Поле».

По оси абсцисс приведены номера сообществ в соответствии со списком в разделе «Объекты и методы исследования». ЖФ: О – одноствольная, Н – немногоствольная, П – порослеобразующая, К – куртинообразующая.

Fig. 2. Distribution of the young and middle-aged reproductive individuals of *Quercus robur* L. according to their life forms in the phytocenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve. On the x-axis the numbers of communities according to the list in the chapter «Objects and methods of research» are shown. Life forms: О – one-trunk, Н – a few-trunk, П – coppice, К – clump.

1. Немногоствольные деревья. Два, редко три ствола обладают сходной архитектурой и не различаются существенно по значениям морфометрических показателей.

2. Порослеобразующие деревья. Система крон координируется 2–4 стволами. Они различаются по высоте и архитектуре побеговых систем в зависимости от условий освещения. На опушках

сомкнутых древостоев и в колках на склоне к Дону более слабая особь примерно в 1,5–1,7 раза ниже доминирующей. Кроме того, у неё обычно ярко выражена однонаправленность всех ветвей (только в открытое пространство). Ствол во второй половине зачастую искривляется дугообразно и формирует большое число симподиев, вплоть до утраты основной оси. В колках и в сомкнутом древостое нагорной дубравы урочища Средний Дубик различия между сильным и слабыми стволами значительно радикальнее (рис. 3.2–3.4). Так, дополнительные стволы в 4–12 раз ниже и в 4–6 раз тоньше. Образованная ими крона визуально соответствует развитию виргинильной особи. Эти стволы развивают «Лесные» АТ со множественными системами из поворачивающихся осей, разделяющихся дихазиями и ложными дихоподиями. Отмечены очень низкие стволы (ниже 1,5 м), несущие Т-образную систему симподиальных осей (рис. 3.2).

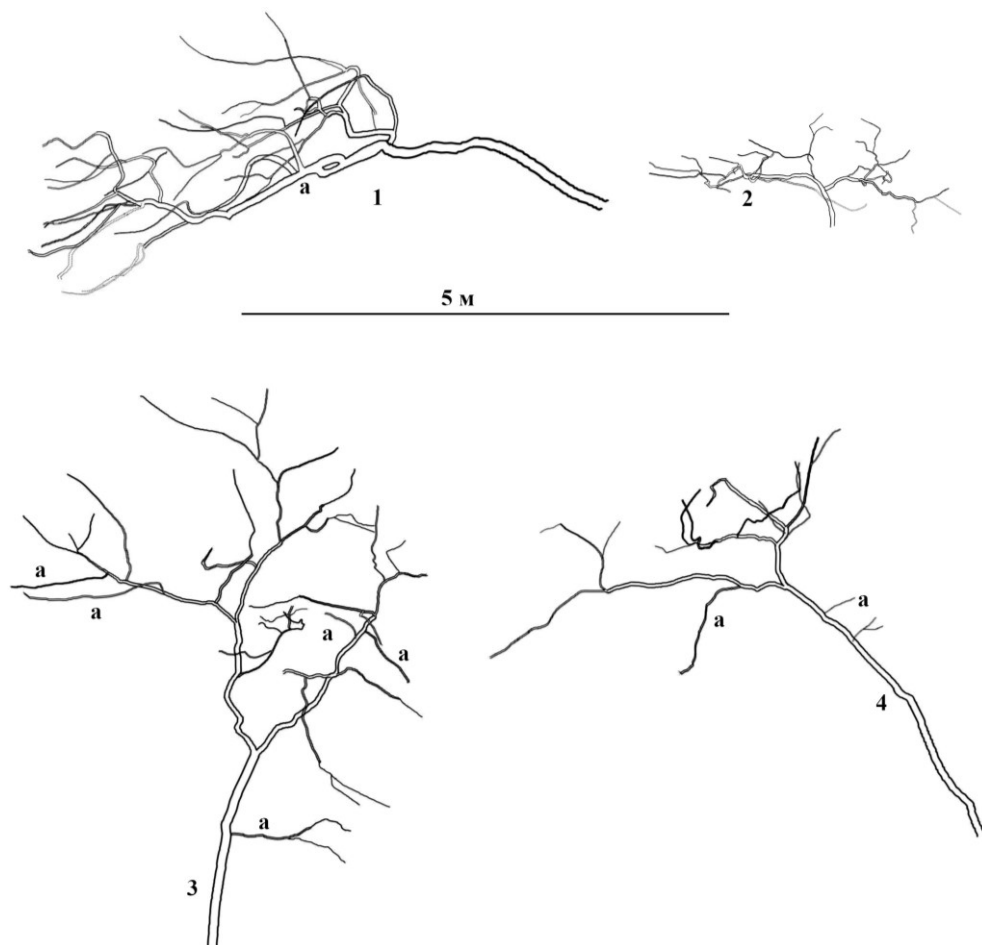


Рис. 3. Дополнительные стволы у жизненных форм «порослеобразующее дерево» (2–4) и «куртинообразующее дерево» (1) у средневозрастных генеративных особей *Quercus robur* L. в фитоценозах музея-заповедника «Куликово поле». Фитоценозы: 1 – байрачная и 2–4 – нагорная дубравы в урочище Средний Дубик. а – ветвь от ствола.

Fig. 3. Auxiliary trunks in the coppice (2–4) and clump (1) life forms in the middle-aged reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve.

Phytocoenoses: 1 – ravine oakery, 2 – 4 – upland oakery in the Sredniy Dubik tract. a – branch from the trunk.

3. Куртинообразующие деревья отмечены на нижнем склоне балки Средний Дубик. На расстоянии от 0,5 до 2 м от основного ствола в открытое пространство вниз по склону обращены 1–4 дополнительных ствола. Фактически их можно охарактеризовать как при-

поднятый стланник высотой не более 2 м и длиной 5–6 м (рис. 3.1). Ствол растёт в целом плагиотропно с S-образными искривлениями в вертикальной плоскости. Отмечены и полностью стелющиеся по земле стволы – по крайней мере, на протяжении не менее 2 м. Дистальная треть обычно приподнимается. Если ствол нарастает симподиально, то он формирует до 5 ложных дихоподиев в форме лесенки. При этом в первой половине ортотропная ось замещения ствола (далее – ОЗ) из ложного дихоподия обычно более слабая и не принимает на себя роль биологически главной оси, а ближе к дистальной зоне всей системы главной оси ветви, напротив, усиливает свое значение. Отдельные ветви на плагиотропной оси растут из почек на её верхней стороне и обычно Г-образно загибаются. И на ветвях, и на ОЗ (особенно ортотропных) повторяются «лестничные» структуры (рис. 3.1). Если же ствол нарастает гемисимподиально, то переход к диагональному направлению роста более плавный. При этом у лестничных структур по силе развития плагиотропный отрезок превосходит ортотропный. В дистальных частях главных осей всех скелетных структур образуются либо гемисимподиальные цепочки на основе средних и длинных годовичных побегов, либо волнистые симподиальные цепочки из годовичных побегов разной длины. На основе более длинных годовичных побегов формируются 1–4-побеговые основные ДПС. Редко на сильной гемисимподиальной оси развивается двухпобеговая ростовая ДПС с эпитонной симметрией. Преобладание основных ДПС со «вставками» ростовых ДПС характерно для стволов, у которых преобладает гемисимподиальное нарастание. Более короткие годовичные побеги дают начало неветвящимся или 1–2-побеговым заполняющим ДПС, что характерно для стволов с системами ложных дихоподиев. В последнем случае гемисимподиальные цепочки также образуются, но они играют подчинённую роль.

Далее мы рассматриваем АТ для кроны одного ствола, независимо от того, сколькими стволами образована особь. Все распределения исходных АТ и путей их трансформации в исследованных сообществах также приведены для кроны, сформированной на одном стволе.

Диагностика исходного АТ в генеративном периоде онтогенеза. «Луговой» АТ выделяли у особей, ствол которых нарастает гемисимподиально хотя бы в первой своей половине, а косонаправленные либо дугообразные ветви отходят под острым углом. Наличие остатков плагиотропных ветвей в нижней зоне кроны и не менее двух ярусов ветвей из ложных мутовок в первой половине ствола также указывает на то, что исходным АТ был «Луговой». Если при общем гемисимподиальном нарастании в составе ствола заметны единичные небольшие сдвиги или «волны», ствол отклоняется по диагонали, а угол отхождения ветвей от ствола не уменьшается закономерно от основания к вершине, то исходный АТ таких особей относили к «Опушечному». Сочетание плагиотропных и косонаправленных скелетных ветвей также свидетельствует о происхождении особи от «Опушечного» АТ. И у «Лугового», и у «Опушечного» АТ остатки ветвей демонстрируют гемисимподиальное нарастание, а в живой части кроны либо большая часть ветвей нарастает гемисимподиально (с отдельными симподиальными ветвями), либо небольшие симподии не трансформируют принципиально структуру ветви. Если из диагностических признаков можно было использовать только ствол (когда крона сильно очищена от ветвей), то вместо конкретного исходного АТ указывали «Луговой/Опушечный». При сильной волнистости ствола, наличии регулярных ложных дихоподиев, «поворотов», «лесенок», серий последовательных дихазиев и тому подобных структур в составе скелетных осей кроны за исходный АТ принимали один из «Лесных» типов. Индекс «Лесного» типа (1 либо 2) устанавливался в зависимости от протяжённости ортотропного отрезка ствола.

В нагорной дубраве, не затронутой пожаром, а также в разреженных насаждениях на склонах разной крутизны большинство особей перешло в генеративный период онтогенеза с габитусом «Лугового» АТ (рис. 4). В то же время на склонах и в постпирогенной дубраве преобладают или составляют значительную долю в древостое особи «Опушечного» АТ (рис. 4).

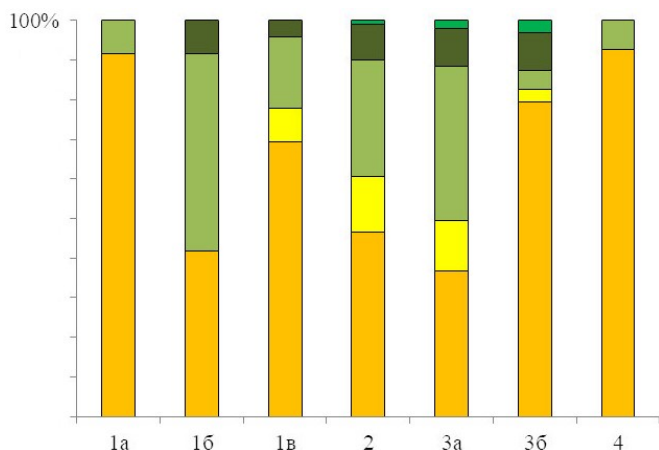


Рис. 4. Распределение исходных архитектурных типов у особей *Quercus robur* L. в фитоценозах музея-заповедника «Куликово Поле». По оси абсцисс приведены номера сообществ в соответствии со списком в разделе «Объекты и методы исследования». Архитектурные типы: ЛГ – «Луговой», ЛГ/О – «Луговой/Опущенный», О – «Опущенный», Л1 – «Лесной 1», Л2 – «Лесной 2».

Fig. 4. Distribution of the initial architectural types in the individuals of *Quercus robur* L. in the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve.

On the x-axis the numbers of communities according to the list in the chapter «Objects and methods of research» are shown. Architectural types: ЛГ – «Meadow», ЛГ/О – «Meadow/Margin», О – «Margin», Л1 – «Forest 1», Л2 – «Forest 2».

Трансформация архитектуры кроны в генеративном периоде онтогенеза. В ходе онтоге-

неза у дерева уравниваются процессы новообразования и отмирания. Баланс достигается в средневозрастном генеративном состоянии. Таким образом, одним из важнейших возрастных направлений трансформации кроны выступает её очистка от онтогенетически более ранних структур. Однако кроме количественного преобразования крона претерпевает и разнообразные качественные изменения. Всего у генеративных особей выделены 10 путей трансформации побеговых систем. Очевидно, что у одной особи могут быть представлены как одна, так и группа или даже все пути трансформации. Поэтому для создания типологии габитусов генеративного периода онтогенеза автор счёл подходящим ориентироваться на тот путь трансформации, который в наибольшей степени структурно и функционально преобразует крону особи (рис. 5).

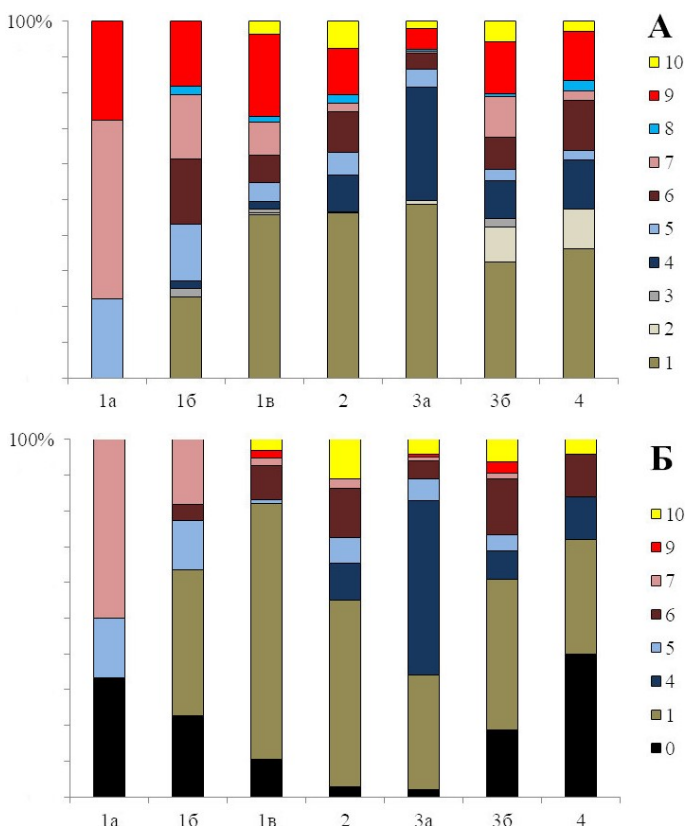


Рис. 5. Пути трансформации исходных архитектурных типов у генеративных особей *Quercus robur* L. в фитоценозах музея-заповедника «Куликово Поле». А – неосновные и Б – основные пути. По оси абсцисс – номера сообществ в соответствии со списком в разделе «Объекты и методы исследования». Пути трансформации: 0 – нетрансформированный;

1 – акропетальное отмирание ветвей вдоль ствола; 2 – базипетальное отмирание побеговых систем;

3 – снижение частоты ветвления ствола; 4 – образование вторичной кроны; 5 – отклонение ствола от ортотропного роста; 6 – усиление полиархического плана организации ствола; 7 – тенденция к понижанию ветвей; 8 – нарушение зонирования кроны; 9 – усиление полиархического плана организации ветвей; 10 – проявление процессов немедленной реитерации.

Fig. 5. The ways of transformation of the initial architectural types in the reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve. A – non-core and B – main ways. On the x-axis the numbers of communities according to the list in the chapter «Objects and methods of research» are shown. Ways of transformation: 0 – non-transformed; 1 – acropetal mortality of the branches from the trunk; 2 – basipetal mortality of the shoot systems; 3 – decrease of the trunk branching frequency; 4 – secondary crown formation; 5 – trunk deviation from the orthotropic growth direction; 6 – increase of the polyarchic plan of organization in trunk; 7 – trend of branch drooping; 8 – disarrangement in crown zoning; 9 – increase of the polyarchic plan of organization in branches; 10 – immediate reiteration.

Нетрансформированный исходный АТ. У «Лугового» АТ подобные особи являются солитерами либо растут в разреженных колках и по опушкам байрачных дубрав (20–45% особей исходно «Лугового» АТ в этих условиях). Высота живой кроны у свободно растущих деревьев составляет 80–100% от высоты всей особи. При более сомкнутом произрастании, а также внутри кустарниковых зарослей и по опушкам леса минимальная высота живой кроны может составлять 65–75% от высоты особи. Ветви нижней зоны сохраняются обычно у солитеров и у отдельных особей на склонах по опушке байрачной дубравы. В зарослях кустарников нижняя зона кроны может превышать 30% от всей высоты живой кроны (рис. 6).

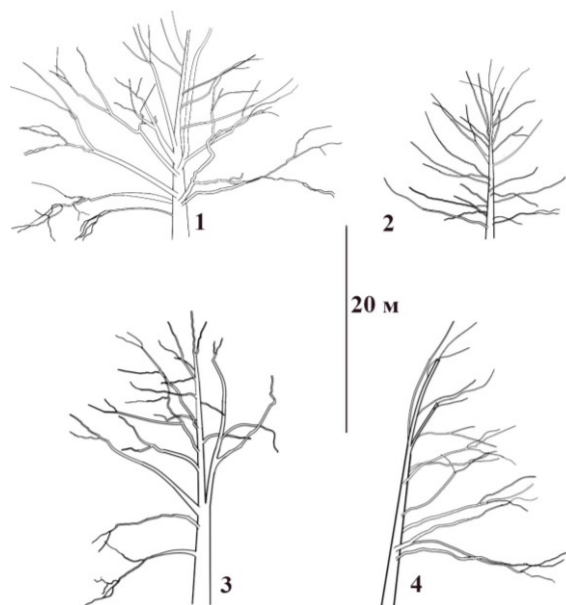


Рис. 6. Средневозрастные генеративные особи *Quercus robur* L. в фитоценозах музея-заповедника «Куликово Поле», исходный архитектурный тип (АТ) которых не подвергся существенной трансформации. Исходный АТ у всех особей – «Луговой». Фитоценозы: 1 – колки в урочище Средний Дубик, 2 – склон к Дону в урочище Татинки, 3 и 4 – разреженные парцеллы нагорной дубравы в урочище Средний Дубик.

Fig. 6. Non-transformed middle-aged reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve. All individuals have the «Meadow» initial architectural type. Phytocoenoses: 1 – forest outliers of the Sredniy Dubik tract, 2 – slope towards the Don river in the Tatinki tract; 3 and 4 – open parcels in the upland oakery in the Sredniy Dubik tract.

Крону образуют 10–30 ветвей, часть которых собрана в ярусы (1–10 ярусов). Особи, произрастающие на верхнем крае склона оврага, могут содержать менее 10 ветвей. Доля ветвей с МПС варьирует от 0 до 100%. При свободном росте и в кустарниках крона принимает широкий спектр форм от скругленно-пирамидальной до эллиптической и шаровидной. На опушках леса крона зачастую асимметрична и имеет яйцевидно-эллиптическую форму. Представлены особи и только с дугообразными или спрямлёнными косонаправленными ветвями, и с двумя вариантами конфигурации ветвей (рис. 7). К локальным трансформаци-

ям, затрагивающим единичные ветви, относятся прогибы внутрь и поникание главной оси ветви, образование отдельных волнистых или ломаных симподиальных цепочек побегов, «вставки» плагиотропных ветвей в той части кроны, где они у исходного АТ в виргинильном состоянии не образуются. Детально эти трансформации будут рассмотрены далее уже в качестве отдельных путей преобразования кроны.

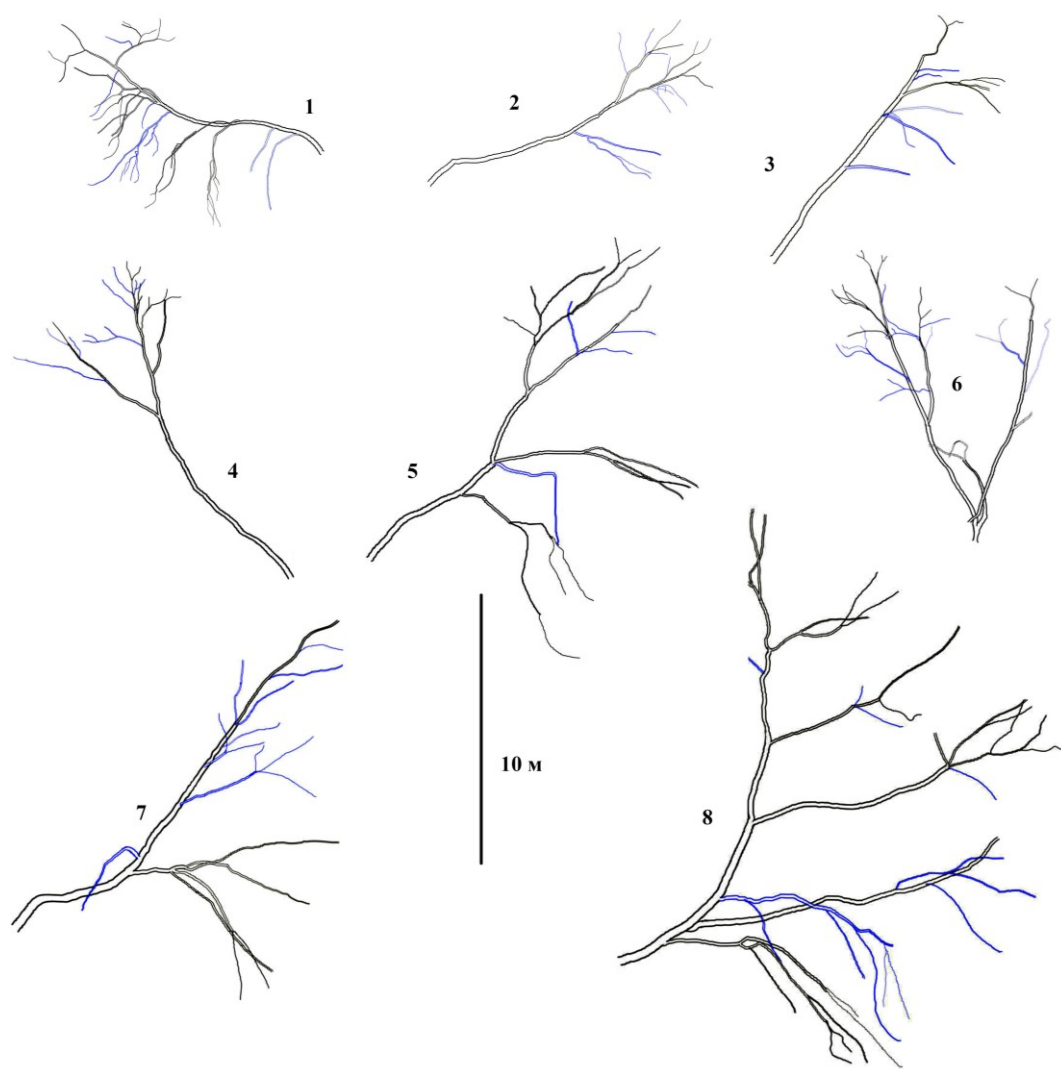


Рис. 7. Скелетные ветви от ствола у средневозрастных генеративных особей *Quercus robur* L. в фитоценозах музея-заповедника «Куликово Поле», исходный архитектурный тип (АТ) которых не подвергся существенной трансформации. Исходный АТ у всех особей – «Луговой». 1 и 2 – ветви нижней зоны кроны, 3–8 – ветви второй зоны кроны. Отображены ветви у свободнорастущих особей в колках урочища Средний Дубик (1–5, 7 и 8) и на склоне к Дону в урочище Татинки (6).

Синим цветом показаны главные оси и замещающие их оси у многолетних побеговых систем.

Fig. 7. Skeletal branches from the trunk in the non-transformed middle-aged reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve. All individuals have the «Meadow» initial architectural type. 1 and 2 – branches of the lower crown zone, 3–8 – branches of the second crown zone. Branches of the open-growth individuals that grow in the forest outliers of the Sredniy Dubik tract (1–5, 7 and 8) and in the slope towards the Don river (6) are shown. The main axes and their replacing axes of the perennial shoot systems are shown with the blue color.

Исходный «Опушечный» АТ сохраняется у особей по границам лесных массивов (до 25% особей от общей численности представителей исходно «Опушечного» АТ), а также внутри нагорной дубравы в небольших окнах (6%). Высота кроны составляет 60–85% от общей высоты особи. Крона образована 5–10 (до 15 в окнах) косонаправленными и плагиотропными ветвями, которые чередуются без акропетального градиента по уменьшению угла отхождения ветви. Ярусы ветвей на стволе образуются редко. Обычно у 10–30% ветвей развиваются МПС. Крона имеет форму цилиндра, скруглённого ромба либо параллелограмма. У единичных ветвей в составе главной оси образуются волнистые симподии, а ОЗ главной оси могут образовывать сложные структуры из ложных дихоподиев.

1. Акропетальное отмирание ветвей вдоль ствола. Отмечено во всех сообществах и у особей всех АТ, но наиболее характерно для сомкнутых древостоев. В зарослях кустарников и на склоне к Дону у особей «Лугового» АТ высота кроны составляет 65–85% от общей высоты дерева. Отмирают в этих условиях ветви нижней зоны кроны. Во всех сомкнутых сообществах внутри древостоя живая крона занимает 40–70% высоты ствола у господствующих особей (особенно «Лугового» АТ), а у особей пониженной жизненности уменьшается и до 20% (рис. 8).

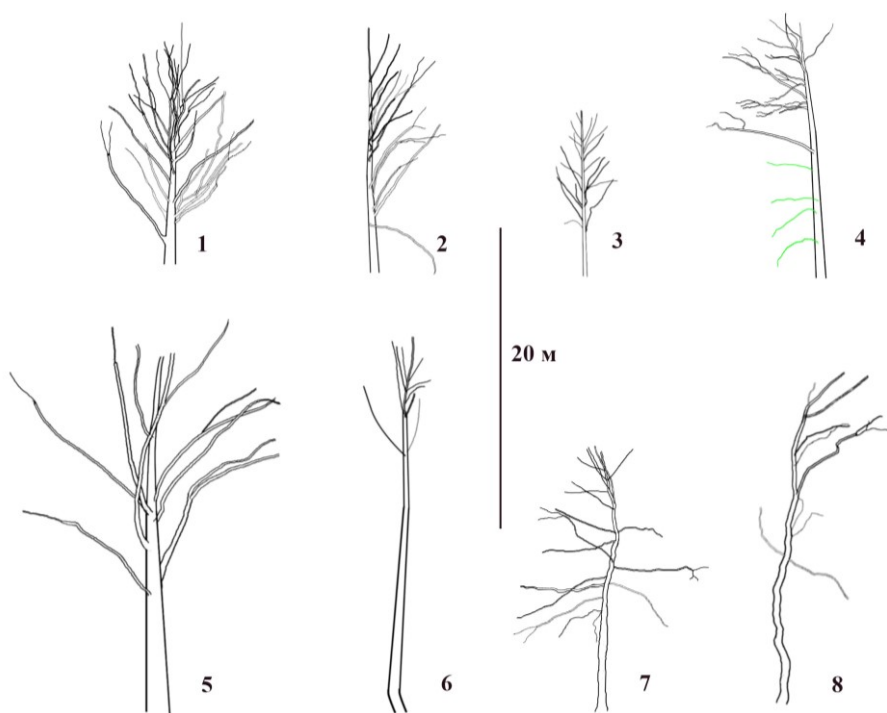


Рис. 8. Молодые и средневозрастные генеративные особи *Quercus robur* L. в фитоценозах музея-заповедника «Куликово Поле», основным путём трансформации кроны у которых выступает акропетальное отмирание ветвей вдоль ствола. Исходные архитектурные типы и сообщества: 1, 2 и 3 (молодая генеративная особь) – «Луговой», склон к Дону в урочище Татинки; 4 – «Опушечный», байрачная дубрава в урочище Средний дубик; 5 – «Луговой», нагорная дубрава в урочище Средний Дубик; 6 – «Луговой», байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик; 7 – «Лесной 1», окно в нагорной дубраве в урочище Средний Дубик; 8 – «Лесной 1», парцелла, не затронутая пожаром в нагорной дубраве в урочище Татинки. Зелёным цветом у особи 4 показаны вторичные ветви.

Fig. 8. Young and middle-aged reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve with the acropetal mortality of the branches from the trunk as a main way of transformation. Initial architectural types and communities: 1, 2 and 3 (a young reproductive individual) – «Meadow», slope to the Don river in the Tatinki tract; 4 – «Margin», ravine oakery in the Sredniy Dubik tract; 5 – «Meadow», upland oakery in the Sredniy Dubik tract; 6 – «Meadow», ravine oakery in the Nizhniy Dubik tract; 7 – «Forest 1», a gap in the upland oakery in the Sredniy Dubik tract; 8 – «Forest 1», an unburned parcel in the upland oakery in the Tatinki tract.

The green color in the individual No 4 shows the secondary brachnes.

В условиях сомкнутого роста сохраняется обычно 5–10 ветвей (рис. 9). Обрастающие ветви отмирают на протяжении $\frac{2}{3}$ – $\frac{3}{4}$ ствола. Этот путь трансформации является основным способом преобразования кроны у большинства особей в сомкнутых сообществах. Фактически он отражает процессы естественного взросления и старения особи без накладки качественных изменений и новообразований. Следует отметить, что и в тех случаях, когда крона преобразуется по другому пути, высота совокупности живых ветвей от ствола и ОЗ ствола внутри древостоя в целом не превышает 70% от высоты всей особи, а обычно составляет 30–50%.

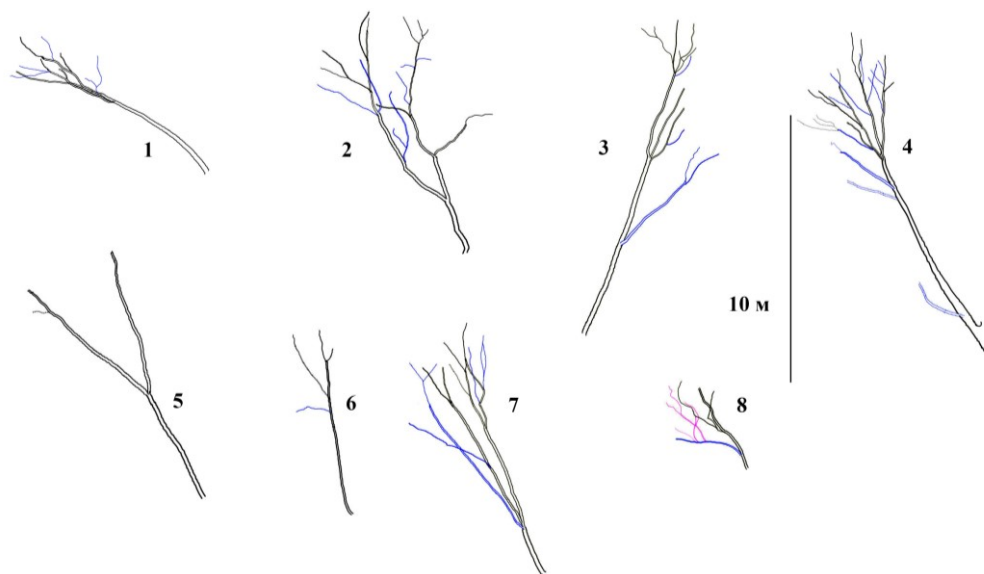


Рис. 9. Скелетные ветви от ствола у средневозрастных генеративных особей *Quercus robur* L. в сомкнутых древостоях фитоценозов музея-заповедника «Куликово Поле». Исходные архитектурные типы и сообщества:

1 – «Опушечный», граница окна в нагорной дубраве в урочище Средний Дубик; 2 – «Луговой», граница окна в нагорной дубраве в урочище Средний Дубик; 3–5 – «Луговой», нагорная дубрава в урочище Средний Дубик; 6 и 7 – «Луговой», байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик; 8 – «Опушечный», байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик. Синим цветом показаны главные оси многолетних побеговых систем (МПС) и замещающие их оси, малиновым цветом – дочерние системы на МПС.

Fig. 9. Skeletal branches from the trunk in middle-aged individuals of *Quercus robur* L. in the closed stands of the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve. Initial architectural types and communities: 1 – «Margin», on the border of a gap in the upland oakery in the Sredniy Dubik tract; 2 – «Meadow», on the border of a gap in the upland oakery in the Sredniy Dubik tract; 3–5 – «Meadow», upland oakery in the Sredniy Dubik tract; 6 and 7 – «Meadow», ravine oakery in the Nizhniy Dubik tract; 8 – «Margin», ravine oakery in the Nizhniy Dubik tract.

The main axes and their replacing axes of the perennial shoot systems (PSS) are shown with the blue color.

The child systems of the PSS are shown with magenta.

2. Базипетальное отмирание побеговых систем подразумевает отмирание верхушек ствола, замещающих его осей и ветвей. Это явление наиболее характерно для особей «Лугового» и «Опушечного» АТ на вершине склона к Дону. В этих условиях его логичнее всего связать с сухостью воздуха и сильными ветрами на незащищённых участках склонов. Отмиранию особенно подвержены гипотонные МПС и ОЗ ветвей. На главной оси усыхают от $\frac{1}{4}$ до $\frac{2}{3}$ цепочек годичных побегов в направлении ствола. Базипетальным отмиранием обычно больше всего захвачены ветви в нижней части ствола, однако оно отмечено и у ветвей верхней трети кроны. Чаше всего усыхают 20–40% ветвей кроны. Не влияет на выделение АТ генеративного периода, поскольку не приводит к такой выраженной «очистке» и смещению фотосинтетической части кроны, как акропетальное отмирание.

3. Снижение частоты ветвления ствола. Отмечено у всех АТ, а именно у особей на опушках леса и внутри разреженных колков на склоне. Ствол несёт около 5 ветвей, при этом на ДПС ствола между ветвями отсутствуют следы отмирания других ветвей. Путь не является основным и определяющим архитектуру особей.

4. Образование вторичной кроны на стволе и скелетных ветвях. В структурном смысле вторичная крона представляет собой совокупность ветвей, которые по силе развития соответствуют обрастающим или несколько превосходят их по диаметру. Когда вторичное побегообразование носит локальный характер, можно наблюдать отдельные ветви, диаметр главной оси которых у основания примерно в 7–10 раз меньше диаметра ствола. Главная ось чаще нарастает симподиально с «волнами» и отличается слабым ветвлением. Если же замещение вторичной кроной первичной выступает основным путём трансформации кроны, то можно констатировать существование типов вторичных побеговых систем. Они различаются по длительности существования ветвей и их мощности, а также по степени замещения первичных скелетных осей, включая склонность к реитерации:

1) «Эфемерное» побегообразование. Им охвачено около 80% особей в дубраве Нижнего Дубика и почти 60% особей в постпирогенной дубраве Татинок от общего числа особей, у которых вторичное побегообразование выступает главным путём трансформации кроны. Эфемерные ветви от ствола образованы осями с диаметром у основания в 7–10, даже в 20 раз меньше диаметра ствола (рис. 10.1, 10.2).

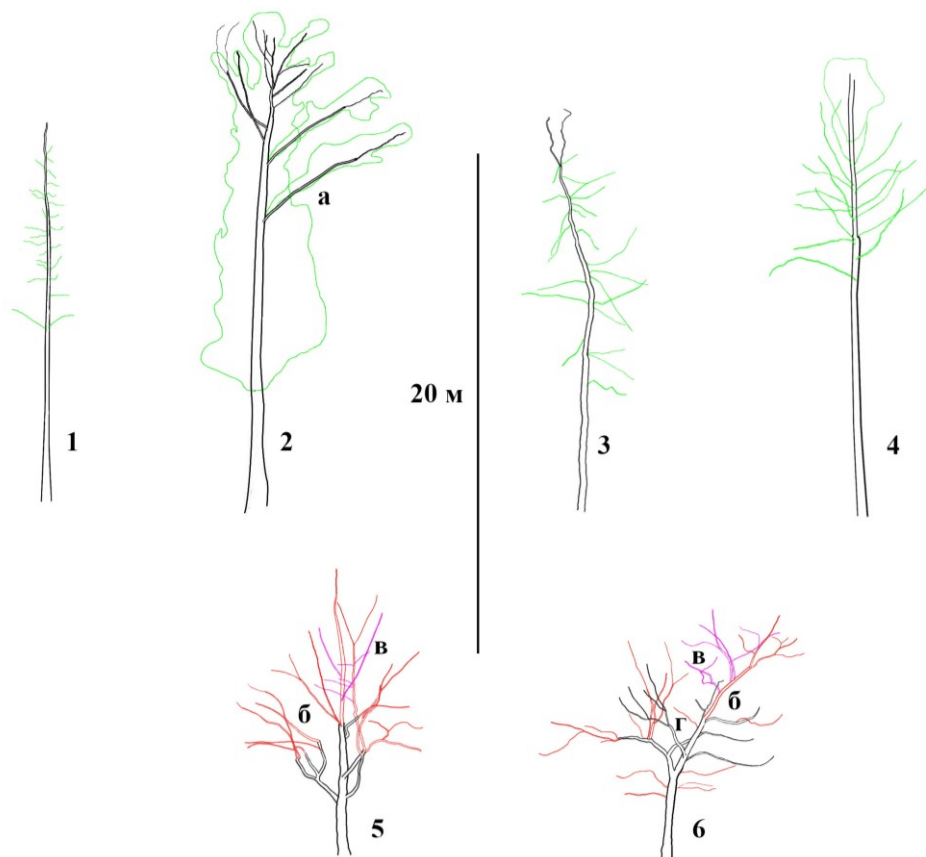


Рис. 10. Молодые и средневозрастные генеративные особи *Quercus robur* L. в фитоценозах музея-заповедника «Куликово Поле», основным путём трансформации кроны у которых выступает образование вторичной кроны. Исходные архитектурные типы, тип вторичного побегообразования и сообщества: 1 – «Опушечный», «эфемерное»,

байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик; 2 – «Луговой», «эфмерное», постпирогенная нагорная дубрава в урочище Татинки; 3 – «Лесной 1», «обрастающее», постпирогенная нагорная дубрава в урочище Татинки; 4 – «Луговой», «обрастающее», постпирогенная нагорная дубрава в урочище Татинки; 5 и 6 – «Луговой» и «Опущенный» соответственно, «реитеративное полное», пологие склоны балки у Афоничева леса. 1–4 – средневозрастные и 5–6 – молодые генеративные особи. Зелёным цветом показаны «эфмерные» и «обрастающие» вторичные ветви, а также контур кроны, в которой такие ветви отходят от ствола с высокой частотой. При этом «а» – первичная скелетная ветвь. Красным цветом показаны реитеративные побеговые системы («б» – с полной реитерацией, «г» – с частичной реитерацией), малиновым (также буква «в») – ветви на мощных вторичных реитеративных осях.

Fig. 10. Young and middle-aged reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve with the secondary crown formation as a main way of transformation. Initial architectural types, type of the secondary crown formation and communities: 1 – «Margin», «ephemeral», ravine oakery in the Nizhniy Dubik tract; 2 – «Meadow», «ephemeral», postpyrogenic upland oakery in the Tatinki tract; 3 – «Forest 1», «fouling», postpyrogenic upland oakery in the Tatinki tract; 4 – «Meadow», «fouling», postpyrogenic upland oakery in the Tatinki tract; 5 and 6 – «Meadow» and «Margin» correspondingly, «total reiterative», slow slopes of the ravine near the Afonichev forest. 1–4 – middle-aged and 5–6 – young reproductive individuals. The «ephemeral» and «fouling» secondary branches as well as a crown shape with the high density of such branches are shown with the green color. «а» – the primary skeletal branch. The reiterative shoot systems are shown with the red color where «б» are the systems with total reiteration and «г» – with partial reiteration. The branches on the vigorous secondary reiterative axes are shown with magenta and with the letter «в».

В свою очередь, диаметр основания главной оси у первичных ветвей меньше диаметра ствола в 2–3 раза. Эфмерные ветви образуют крону шириной 5–20% от высоты особи, а высота изменяется в более широких пределах – 30–90% от высоты особи. Эфмерные ветви расположены как пучками, так и сплошным «облаком» вдоль ствола. Обычно они развиваются из последовательно расположенных почек на материнском годичном побеге (по 6–8 на годичный побег). Ориентация оси в более затенённых условиях – плагитропная и понижающая, в разреженных древостоях – чаще косая (изотропная и анизотропная). На стволе может образовываться свыше 30 эфмерных ветвей. В составе главной оси ветви наблюдается сочетание гемисимподиальных цепочек с крупными дихазиями и симподиев с разной степенью извилистости и поворотами. В более светлых древостоях преобладают ветви на основе гемисимподиальных осей с редкими волнистыми либо извилистыми симподиями и регулярным ветвлением. У особей на склоне оврага больше выражены ветви со смешанным нарастанием и редким ветвлением. Для гемисимподиальных отрезков характерны побеги длиннее 20 см (до 40–50 см), симподии же составлены побегами длиной 5–15 см. Гемисимподиальные цепочки сформированы несущими и основными ДПС с 2–4 боковыми побегами, в то время как симподии образованы слабоветвляющимися и неветвляющимися ДПС.

2) «Обрастающее» побегообразование. Выявлено у единственной особи с вторичной кроной в байрачной дубраве урочища Средний Дубик, менее чем у 20 и 40% особей в байрачной дубраве урочища Нижний Дубик и в постпирогенной нагорной дубраве урочища Татинки соответственно. Обрастающие ветви обладают в целом сходными характеристиками с эфмерными ветвями. При этом в составе ветви в различных условиях освещения всё же преобладают гемисимподиальные цепочки из годичных побегов длиннее 20 см. Эти цепочки разделены дихазиями, ложными дихоподиями и короткопобеговыми симподиями. Главное отличие от эфмерных ветвей заключается в диаметре у основания и длительности жизни (рис. 10.3, 10.4). Они в 4–8 раз тоньше ствола и способны нарастать не менее 20 лет.

3) «Реитеративное частичное» побегообразование описано у 9 особей с выраженным вторичным побегообразованием в верхних частях склона к Дону в урочище Татинки. Как дополнительный способ трансформации кроны оно зафиксировано у одной особи на пологом склоне балки возле Афоничева леса (рис. 10.6). Реитеративные комплексы с частичной реитерацией образуются в срединных и дистальных частях главной оси ветви и её ОЗ в том случае, когда ветвь начинает базипетально отмирать (см. выше). Также реитеративные комплексы развиваются из спящих почек на дугообразно загнутой части ствола. Главная ось такого комплекса растёт эпитонно. По диаметру у основания она в 4–5 раз уступает главной оси ветви от ствола. Осевая структура комплекса ориентирована ортотропно либо косо по диагонали и нарастает гемисимподиально. На плагитропных ветвях длина комплекса

достигает 50–60% от длины ветви. В остальных случаях она составляет 20–30%, а на загibaющемся отрезке ствола – ещё меньше. Ось комплекса образована годичными побегами длиной преимущественно 30–40 см и состоит из 1–4-побеговых несущих (редко основных) ДПС. У обследованных особей реитеративные комплексы с частичной реитерацией, как правило, не старше 15 лет. Они образуются на 2–4 ветвях кроны, по 2–4 на ветвь. Отмечены ложные мутовки с 2–3 реитеративными комплексами. Ложные мутовки приурочены к базальным отрезкам отмерших почти до основания ОЗ главной оси ветви.

4) «Реитеративное полное» побегообразование выступает в качестве основного пути преобразования кроны у 5 особей на пологих склонах балки возле Афоничева леса. Реитеративные комплексы с полной реитерацией основаны на гемисимподиальных осях, которые замещают обломы/усыхания ствола или базальных частей ветвей (рис. 10.5, 10.6). По диаметру они сопоставимы с материнской осью. Возле границы живого участка первичной оси может образовываться до трёх вторичных осей. Они направлены косо (в том числе с дугообразным выгибом) и ортотропно. Архитектура у реитеративных осей сходна с теми осями, которые они замещают: годичные побеги длиной 20–40 см, регулярное ветвление с 2–4-побеговыми основными и ростовыми (на стволе) ДПС. На материнском побеге ДПС также могут развиваться 1–3 слабых боковых побегов. В дистальной части осевая структура реитеративного комплекса зачастую начинает «израстаться»: годичные побеги становятся короче, ДПС заменяются на несущие и заполняющие, увеличивается частота перевершиниваний. Реитеративные комплексы с полной и частичной реитерацией могут быть выражены в составе одной ветви или как минимум на разных ветвях одной особи. В луговой степи возле Афоничева леса полные реитеративные комплексы отмечены на 2–4 ветвях, кроме того, по 1–3 оси замещают ствол.

5. Отклонение ствола от ортотропного роста. Ствол меняет ортотропное направление роста на косое, косое с выгибом наружу разной степени плавности и протяжённости или плагиотропное (рис. 11).

Ствол также может расти по диагонали фактически от основания. В таком случае он имеет дугообразный выгиб наружу. О выделении отдельного пути трансформации исходного АТ можно говорить при таком наклоне ствола, когда не менее его половины растёт по диагонали или не менее трети – по горизонтали (рис. 11.2–11.6). У особей, для которых перегиб ствола выступает основным путем трансформации АТ, хорошо развита асимметрия по ориентации ветвей и иногда по другим аспектам их архитектуры. Так, на «нижней» стороне косонаправленного отрезка ствола ветви ориентированы плагиотропно либо понижаются. На «верхней» же стороне ветви направлены ортотропно либо в виде перевёрнутой буквы «Г».

6. Усиление полиархического плана организации ствола заключается в том, что определённые отрезки ствола приобретают известную автономность вплоть до редукции основного ствола. Перечислим типы полиархического пути трансформации кроны:

а) «Волнисто-извилистый». Свыше 60% особей с полиархическим планом организации ствола в нагорной дубраве урочища Средний Дубик обладают данным типом трансформации. В остальных сообществах доля особей с данным типом составляет 10–30%. Главная ось у особи сохраняется, но отдельные отрезки ствола переключаются на выраженное волнистое, извилистое либо зигзагообразное симподиальное нарастание. «Вставки» симподиев происходят во второй половине ствола, особенно ближе к верхушке (рис. 12.1, 12.2).

б) «L-образный» тип отмечен у 20–25% особей с полиархическим планом организации ствола в байрачной дубраве урочища Средний Дубик и на пологом склоне балки у Афоничева леса. У особи сохраняется биологически главная ось, но при этом ствол замещается серией ложных дихоподиев в форме буквы L. Более слабая ОЗ отходит под углом 60–90°, более сильная сохраняет в целом ортотропное нарастание, но при этом может переходить к зигзагообразному симподиальному нарастанию с разной амплитудой изломов (рис. 12.3).



Рис. 11. Средневозрастные генеративные особи *Quercus robur* L. в фитоценозах музея-заповедника «Куликово Поле», ствол которых отклоняется от ортотропного роста. 1 – неосновной путь, 2–6 – основной путь трансформации кроны. Исходные архитектурные типы и сообщества: 1, 5 и 6 – «Опушечный», байрачная дубрава в урочище Средний Дубик; 2 – «Луговой», байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик; 3 и 4 – «Опушечный», байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик.

Fig. 11. Middle-aged reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve with the trunk deviation from the orthotropic growth direction as a main way of transformation. 1 – non-core way, 2–6 – main way of transformation. Initial architectural types and communities: 1, 5 and 6 – «Margin», ravine oakery in the Sredniy Dubik tract; «Meadow», ravine oakery in the Nizhniy Dubik tract; 3 and 4 – «Margin», ravine oakery in the Nizhniy Dubik tract.

в) «Дихазально-плейохазиальный». В нагорной дубраве урочища Средний Дубик, в байрачной дубраве урочища Нижний Дубик, в нагорной дубраве и на склоне к Дону урочища Татинки доля особей с данным типом полиархического плана организации кроны составляет 55–90%, в остальных сообществах – 12–25%. Ствол последовательно разделяется на ОЗ с помощью ди- или плейохазиев или ложных дихоподиев (рис. 12.4–12.8). При этом дочерние ОЗ после первых уровней разделения обычно сохраняют гемисимподиальное нарастание, а после 4–5-го уровня могут включать симподии и отклоняться от косонаправленного или ортотропного роста. Системы, образованные последовательными разделениями дочерних осей, вариабельны по высоте первого разделения и по длине ОЗ до следующего разделения. При этом все они сохраняют в целом вертикальное или диагональное направление роста.

г) «Чаше- или бокаловидный» тип отмечен у 36–40% особей на склоне к Дону в урочище Татинки и на пологом склоне балки у Афоничева леса. При наиболее выраженной автономности дочерних осей, замещающих ствол, формируется чаше- или бокаловидная структура из последовательно разделяющихся анизотропных осей с разной степенью выгиба (рис. 12.9–12.11). Оси разделяются не только на ортотропные, но и на плагитропные ОЗ через ложные дихоподии. Общий порядок разделений в таком случае превышает 5.

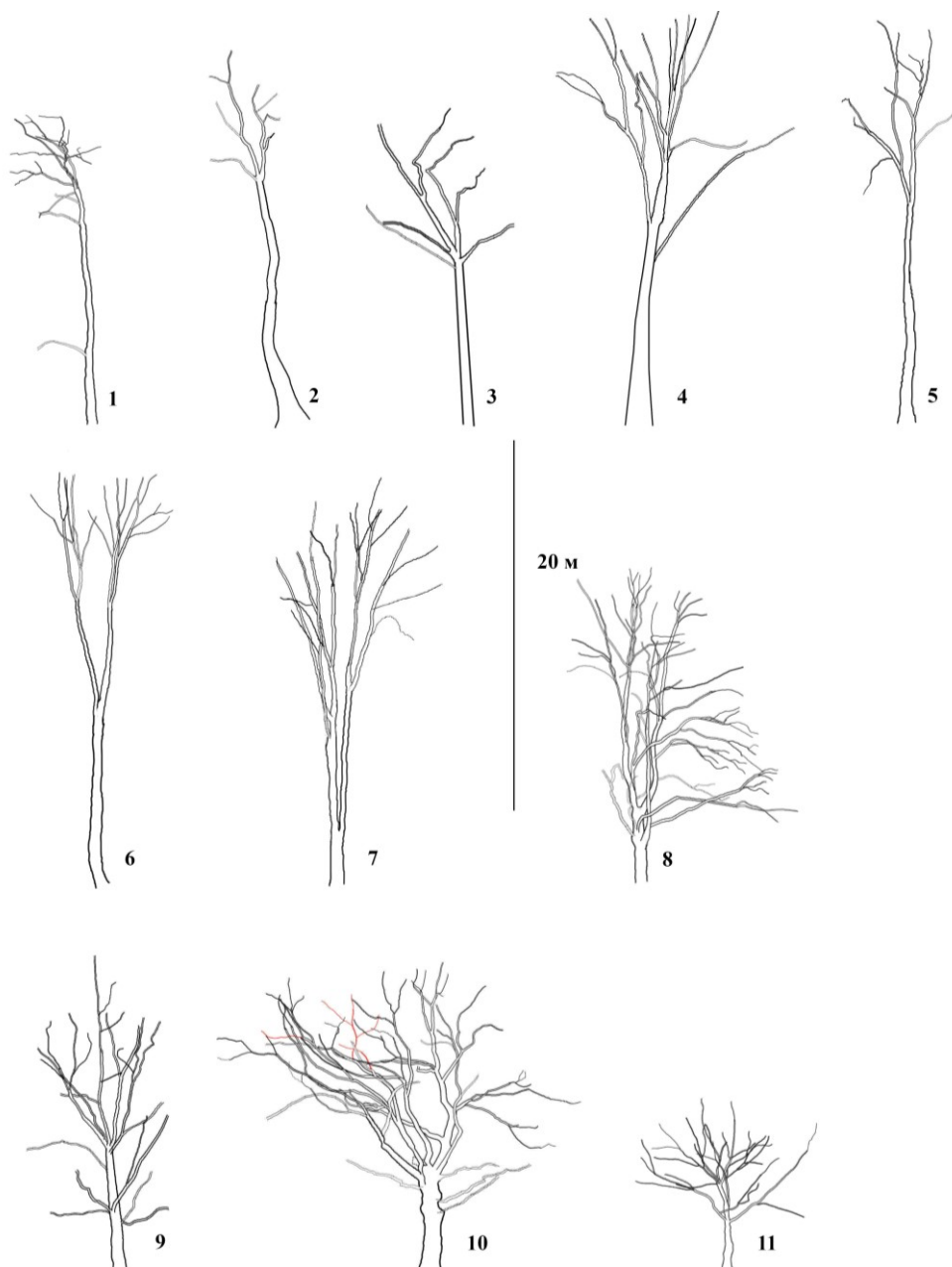


Рис. 12. Молодые и средневозрастные генеративные особи *Quercus robur* L. в фитоценозах музея-заповедника «Куликово Поле» с усилением полиархического плана организации ствола. 1 и 3 – неосновной и 2, 4–11 – основной путь трансформации кроны. Исходные архитектурные типы, типы полиархического плана организации ствола и сообщества: 1 – «Опушечный», «волнисто-извилистый», байрачная дубрава в урочище Средний Дубик; 2 – «Луговой», «волнисто-извилистый», байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик; 3 – «Луговой», «L-образный», байрачная дубрава в урочище Средний Дубик; 4 – «Луговой», «дихазально-плейохазальный», нагорная дубрава в урочище Средний Дубик; 5 – «Луговой/Опушечный», «дихазально-плейохазальный», нагорная дубрава в урочище Средний Дубик; 6 – «Луговой», «дихазально-плейохазальный», байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик; 7 – «Луговой», «дихазально-плейохазальный», парцелла, не затронутая пожаром в нагорной дубраве в урочище Татинки; 8 – «Луговой», «дихазально-плейохазальный», колки на склоне к Дону в урочище Татинки; 9 и 10 – «Луговой», «чаше- или бокаловидный», колки на склоне к Дону в урочище Татинки; 11 – молодая генеративная особь, «Луговой», «чаше-бокаловидный», пологий склон балки возле Афоничева леса. Красным цветом показаны вторичные реитеративные побеговые системы.

Fig. 12. Young and middle-aged reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve with the increase of the polyarchic plan of organization in trunk as a main way of transformation.

1 and 3 – non-core and 2, 4–11 – main way of transformation. Initial architectural types, types of the polyarchic plan of organization in trunk and communities: 1 – «Margin», «wavy-tortuous», ravine oakery in the Sredniy Dubik tract; 2 – «Meadow», «wavy-tortuous», ravine oakery in the Nizhniy Dubik tract; 3 – «Meadow», «L-shaped», ravine oakery in the Sredniy Dubik tract; 4 – «Meadow», «dichasiopleyochasial», upland oakery in the Sredniy Dubik tract; 5 – «Meadow/Margin», «dichasiopleyochasial», upland oakery in the Sredniy Dubik tract; 6 – «Meadow», «dichasiopleyochasial», ravine oakery in the Nizhniy Dubik tract; 7 – «Meadow», «dichasiopleyochasial», an unburned parcel in the upland oakery in the Tatinki tract; 8 – «Meadow», «dichasiopleyochasial», forest outliers on the slope towards the Don river in the Tatinki tract; 9 and 10 – «Meadow», «cup-shaped», forest outliers on the slope towards the Don river in the Tatinki tract; 11 – young reproductive individual, «Meadow», «cup-shaped», on the slow slope of the ravine near the Afonichev forest. The secondary reiterative shoot systems are shown with the red color.

Путь усиления полиархии на стволе становится основным преобразователем исходного АТ в генеративном периоде онтогенеза при определённых условиях. Во-первых, ствол формирует не единичный дихазий, плеюхазий или ложный дихоподий, а последовательную серию разделений на ОЗ. Во-вторых, протяженность системы ОЗ составляет не менее трети от общей высоты особи. Кроме того, независимо от доли высоты особи, которую составляет система ОЗ ствола, полиархический план организации ствола определяет главное направление преобразования исходного АТ особи, если именно ОЗ, а не ветви от ствола, обеспечивают основной захват горизонтального пространства вокруг особи. Даже если у особи на всем протяжении ствола сохраняется одна биологически главная ось, но при этом она отличается выраженным зигзагообразным контуром, то исходный АТ также трансформируется по пути усиления полиархического плана организации ствола.

7. Тенденция к понижанию ветвей. В первом варианте ветви имеют форму арки (свода) разной степени выпуклости и протяжённости при относительно слабом наклоне либо при плагитропной ориентации (рис. 13.3, 13.4). Во втором варианте главная ось ветви отличается лёгкой выпуклостью, обращённой внутрь кроны, при этом сохраняя косую ориентацию (рис. 13.1, 13.2). Наконец, у особей исходно «Лугового» АТ дистальные части косонаправленных ветвей поникают, а у особей исходно «Опушечного» АТ ветви отходят от ствола под тупым углом и ориентированы вниз. Этот путь трансформации обычно становится определяющим у особей исходно «Лугового» АТ, если не менее трети ветвей во второй зоне кроны ориентированы плагитропно или отходят под углом 60–80°, принимая при этом форму свода или арки. Особи со сводчатыми ветвями обладают пирамидальной кроной. В верхней трети кроны у таких особей ветви, как правило, сохраняют спрямлённый или выпуклый наружу контур.

8. Нарушение зонирования кроны отмечено для исходно «Лугового» АТ и предполагает образование ветвей, архитектура которых соответствует онтогенетически более ранней стадии побегообразования, внутри массива более «поздних» ветвей. Как мы помним, у «Лугового» АТ выражены две зоны кроны: нижняя, ветви которой в целом плагитропны и включают значительное число симподиев, и вторая, или основная с косонаправленными и/или дугообразными ветвями с гемисимподиальным нарастанием (Stamenov, 2020). Если зонирование кроны нарушается, то единичные скелетные ветви с плагитропной или поникающей ориентацией, с арочной или сводчатой формой образуются и во второй зоне кроны. Кроме того, эти ветви могут обладать выраженным извилисто-симподиальным или зигзагообразно-симподиальным нарастанием. Обычно во второй зоне кроны образуется не более трёх таких ветвей. Поскольку «вставки» ветвей, характерных для нижней зоны кроны, не носят массового характера, АТ генеративного периода онтогенеза данным путём трансформации не определяется.

9. Усиление полиархического плана организации ветвей. Этот путь трансформации отмечен у представителей исходно «Лугового» и «Опушечного» типов. Обычное гемисимподиальное нарастание ветви (моноподиальная ось с единичными перевершиниваниями либо с отдельными ди- или плеюхазиями) нарушается образованием разнообразных симподиальных структур. Роль единой главной оси ветви при этом снижается. Путь представлен следующими типами:

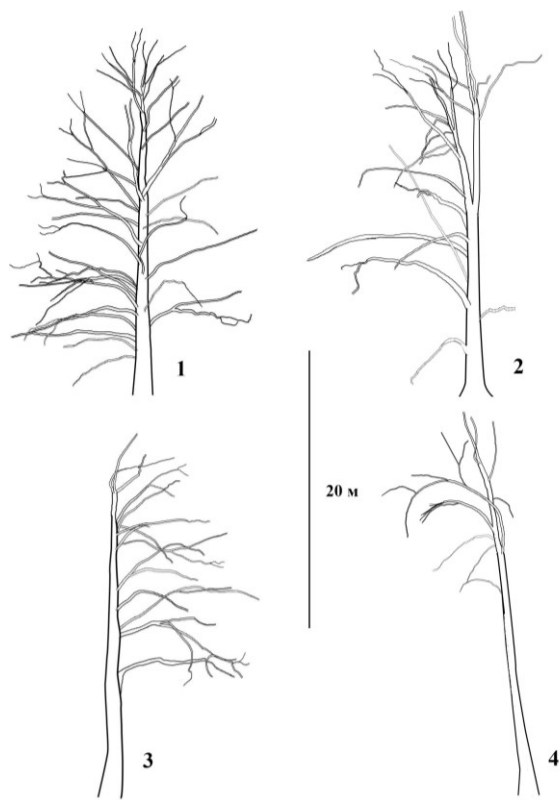


Рис. 13. Средневозрастные генеративные особи *Quercus robur* L. в фитоценозах музея-заповедника «Куликово Поле», основным путём трансформации кроны которых выступает поникание ветвей. Исходные архитектурные типы и сообщества: 1 и 2 – «Луговой», нагорная дубрава в урочище Средний Дубик; 3 – «Опушечный», байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик; 4 – «Луговой», байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик.

Fig. 13. Middle-aged reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve with the trend of branch drooping as a main way of transformation. Initial architectural types and communities: 1 and 2 – «Meadow», upland oakery in the Sredniy Dubik tract; 3 – «Margin», ravine oakery in the Nizhniy Dubik tract; 4 – «Meadow», ravine oakery in the Nizhniy Dubik tract.

а) «Волнисто-извилистый». В колках и в байрачной дубрава урочища Средний Дубик доля особей с ветвями данного типа не превышает 20–40% от общего числа особей с ветвями полиархического плана организации. В остальных сообществах ветви данного типа обнаружены у 55–70% особей. У ветви хорошо выражена главная ось, однако в её составе образуются цепочки годовичных побегов с симподиальным нарастанием. Эти цепочки могут быть как разрозненными, так и составлять непрерывную последовательность вплоть до 70% от длины ветви. Контур этих цепочек является волнистым (чаще в вертикальной плоскости); сами цепочки включают годовичные побеги разной длины и сдвиги. На главных осях МПС и на части ОЗ промежутки между «волнами» сокращаются, а амплитуда «волн» может усиливаться. Особь может развивать волнистые симподии в составе как единичных ветвей, так и большинства ветвей (рис. 14.1–14.4).

б) «Зигзагообразный». В целом в кроне особи такие ветви единичны. Главная ось ветви сохраняется, но развивает более резкие и продолжительные смены направления роста на определённых участках. Единичные годовичные побеги или цепочки из 1–3 побегов поворачивают по отношению к предыдущим побегам или цепочкам на 90–120°. Такие повороты повторяются не менее трёх раз. Эти структуры принимают зигзагообразный или «угловой» вид и образуются в срединной либо дистальной частях главной оси (рис. 14.5). В местах перегибов могут формироваться значительно более слабые ОЗ из ложных дихоподиев.

в) «Поворотный» тип отмечен у 7–22% особей с ветвями полиархического плана организации, причём как в сомкнутых сообществах, так и в колках. Ветви этого варианта всегда единичны. В отличие от предыдущего типа, у главной оси ветви утрачивается определённое направление роста за счёт поворотов, как резких, так и через серию отклонений последующего побега по отношению к предыдущему на 50–60° в вертикальной или горизонтальной плоскости. Сама ось распадается на дочерние ОЗ с помощью 2–3 ложных дихоподиев либо дихазиев (рис. 14.8–14.10). С участием ложных дихоподиев обычно образуются змеевидные или петлевидные структуры. Они преобладают среди ветвей данного варианта.

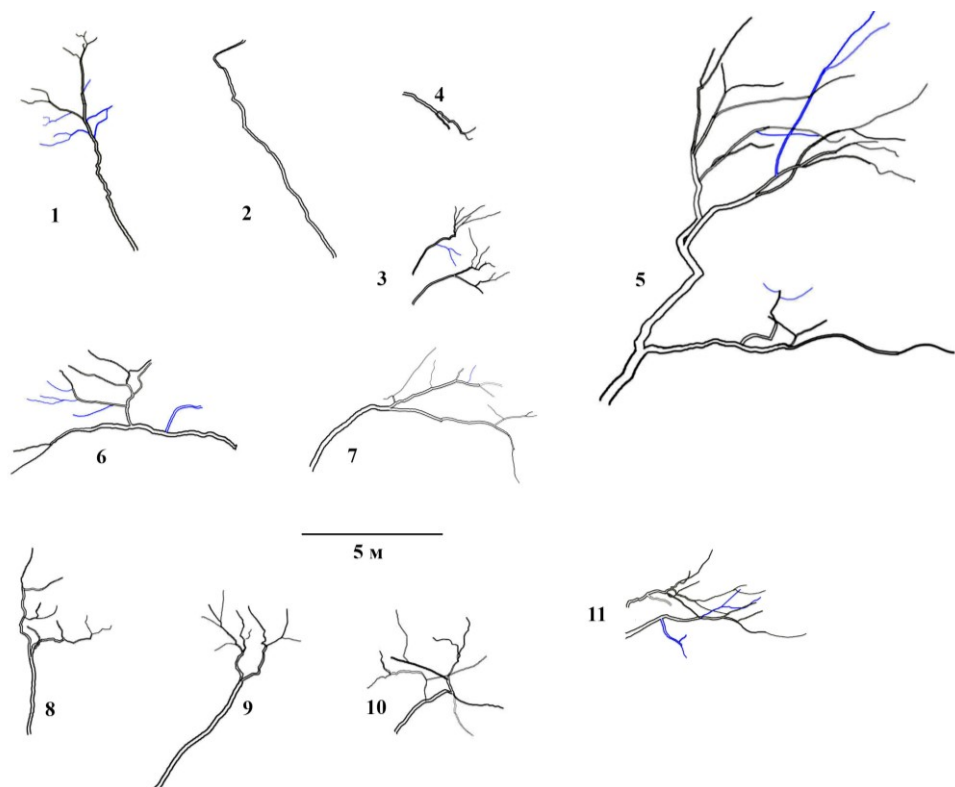


Рис. 14. Скелетные ветви средневозрастных генеративных особей *Quercus robur* L. в фитоценозах музея-заповедника «Куликово Поле», у которых усилен полиархический план организации. Исходные архитектурные типы, типы полиархического плана организации ветви и сообщества: 1 – «Луговой», «волнисто-извилистый», на границе окна в нагорной дубраве в урочище Средний Дубик; 2 – «Луговой», «волнисто-извилистый», разреженная парцелла в нагорной дубраве в урочище Средний Дубик; 3 – «Луговой», «волнисто-извилистый», байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик; 4 – «Опушечный», «волнисто-извилистый», байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик; 5 – «Луговой», «зигзагообразный», солитер в урочище Средний Дубик; 6 – «Опушечный», «лестничный», разреженная парцелла в нагорной дубраве в урочище Средний Дубик; 7 – «Опушечный», «лестничный», не затронутая пожаром парцелла в нагорной дубраве в урочище Татинки; 8 – «Луговой», «поворотный», окно в нагорной дубраве в урочище Средний Дубик; 9 – «Луговой», «поворотный», разреженная парцелла в нагорной дубраве в урочище Средний Дубик; 10 – «Луговой», «поворотный», нагорная дубрава в урочище Татинки; 11 – «Луговой», «смешанный», опушка байрачной дубравы на верхнем крае склона в урочище Средний Дубик. Синим цветом показаны главные оси многолетних побеговых систем и замещающие их оси.

Fig. 14. Skeletal branches in the middle-aged reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve with the increased polyarchic plan of organization. Initial architectural types, types of the polyarchic plan of organization of the branch and communities: 1 – «Meadow», «wavy-tortuous», on the border of the gap in the upland oakery in the Sredniy Dubik tract; 2 – «Meadow», «wavy-tortuous», scarce parcel in the upland oakery in the Sredniy Dubik tract; 3 – «Meadow», «wavy-tortuous», ravine oakery in the Nizhniy Dubik tract; 4 – «Margin», «wavy-tortuous», ravine oakery in the Nizhniy Dubik tract; 5 – «Meadow», «zigzag-shaped», a solitaire in the Sredniy Dubik tract; 6 – «Margin», «ladder», scarce parcel in the upland oakery in the Sredniy Dubik tract; 7 – «Margin», «ladder», unburned parcel in the upland oakery in the Tatinki tract; 8 – «Meadow», «rotational», gap in the upland oakery in the Sredniy Dubik tract; 9 – «Meadow», «rotational», scarce parcel in the upland oakery in the Sredniy Dubik tract; 10 – «Meadow», «rotational», upland oakery in the Tatinki tract; 11 – «Meadow», «mixed», on the upper margin of the ravine oakery in the Sredniy Dubik tract. The main axes and their replacing axes in perennial shoot systems are shown with the blue color.

Несколько последовательных дихазиев формируют широкоячеистые структуры. Ветви с выраженными системами поворотов обычно в 1,5–2,5 раза короче и гемисимподиальных ветвей, и ветвей со значительным участием симподиальных структур.

С участием ложных дихоподиев обычно образуются змеевидные или петлевидные структуры. Они преобладают среди ветвей данного варианта.

г) «Лестничный» тип выявлен во всех сообществах, но наиболее полно представлен у особей в солитерах и колках урочища Средний Дубик (60% особей). В остальных сообществах доля особей с ветвями «лестничного» типа не превышает 40% (обычно меньше 10%). В дистальной трети–четверти главная ось образует серии из ложных дихоподиев (рис. 14.6, 14.7). Структуры напоминают перевёрнутую латинскую букву L, как правило, с относительно коротким ортотропным отрезком и длинной гемисимподиальной плагиотропной (или поникающей) осью. L-образные структуры могут образовывать лестничные системы в 2–3 уровня, создавая фактически более слабую составную ОЗ из ложного дихоподия. В каждом последующем разделении более слабой осью выступает ортотропная. Лестничные системы образуются эпитонно, на верхней стороне главной оси ветви. При этом основная ОЗ ветви продолжает расти плагиотропно либо начинает поникать. При поникании на главной оси могут образовываться аналогичные системы, только ориентированные вниз, гипотонно, и обычно включающие 1–2 уровня. Поникающая ОЗ значительно превышает по длине и числу годичных побегов вертикальную ОЗ. В составе поникающих частей ветвей может образовываться несколько в целом сонаправленных лестничных систем. Эпи- и гипотонные системы также могут сочетаться в пределах одной ветви. До половины ветвей кроны, особенно у особей, растущих на экотоне «сомкнутый лес/колок – луговая степь», образуют системы из ложных дихоподиев.

д) «Смешанный» тип представляет собой сочетание нескольких (чаще всего двух из перечисленных) типов симподиальных структур в составе главной оси ветви, её ОЗ и/или МПС (рис. 14.11). Он отмечен у 8–25% особей в сомкнутых сообществах в урочищах Средний Дубик и Нижний Дубик.

Рассматриваемый путь трансформации становится основным в тех случаях, когда серия наиболее длинных скелетных ветвей во второй зоне кроны (у исходно «Лугового» АТ) или в разных частях кроны (у исходно «Опушечного» АТ) переходит к масштабному образованию симподиев. Гемисимподиальное нарастание главной оси ветви, её ОЗ и МПС принимает подчинённый характер, локализуясь по периферии ветви. Чаще всего при этом сохраняется главная ось или хотя бы общее выраженное направление роста ветви.

10. Проявление процессов немедленной реитерации отмечено у представителей исходно «Лугового» и в меньшей степени «Опушечного» АТ. Из почек возобновления развиваются косонаправленные (изотропные и анизотропные) и ортотропные ветви, воспроизводящие уменьшенный аналог кроны особи. Повторение, или реитерация архитектуры всей особи достигается за счёт близкого к вертикальному направления роста реитерата и соответствия МПС на главной оси реитерата скелетным ветвям ствола. Как правило, реитераты значительно превосходят по длине и по диаметру (в 1,5–2 раза) прочие скелетные ветви. Однако образуются и такие реитераты, которые мало отличаются по длине и диаметру от обычных ветвей. С учётом числа реитератов и их положения на стволе, а также способа образования (более сильная ветвь либо ОЗ ствола из дихазия или ложного дихоподия) мы выделили следующие типы немедленной реитерации:

а) «Единичная частичная». У одной особи в нагорной дубраве Среднего Дубика сформирована косонаправленная гемисимподиальная ветвь длиной 65% от общей высоты особи и диаметром 70% от диаметра ствола. Аналогичные показатели у прочих ветвей составляют 35–40% и 45–50% соответственно. В дистальной части ветвь не выпрямляется, поэтому реитерация является частичной. Реитерация данного типа является основным путём трансформации кроны.

б) «Единичная полная». Единичные реитераты с полной реитерацией на ортотропном стволе отмечены у 40–75% особей с немедленной реитерацией. В сомкнутых древостоях один, реже 2–3 последовательных реитерата расположены от середины до начала верхней трети ствола (рис. 15.1, 15.2, 15.4–15.6).

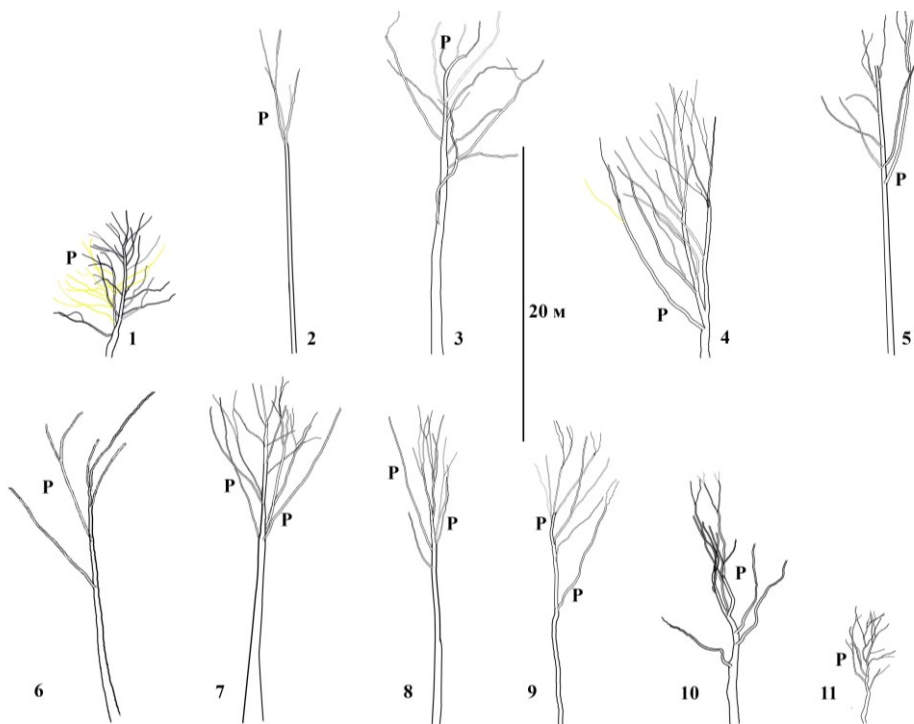


Рис. 15. Молодые и средневозрастные генеративные особи *Quercus robur* L. в фитоценозах музея-заповедника «Куликово Поле» с проявлениями немедленной реитерации. 1, 11 – молодые и 2–10 – средневозрастные генеративные особи. 1–3 – неосновной и 4–11 – основной путь трансформации кроны. Исходные архитектурные типы, тип немедленной реитерации и сообщества: 1 – «Луговой», «единичная полная», вершина склона к Дону в урочище Татинки; 2 – «Опушечный», «единичная полная», байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик; 3 – «Луговой», «гребенчатая», нагорная дубрава в урочище Средний Дубик; 4 – «Луговой», «единичная полная», склон к Дону в урочище Татинки; 5 и 6 – «Луговой», «единичная полная», байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик; 7 – «Луговой», «щитковидная полная», на границе окна в нагорной дубраве урочища Средний Дубик; 8 и 9 – «Луговой», «щитковидная полная», байрачная дубрава в урочище Нижний Дубик; 10 и 11 – «Луговой», «S-образная полная», вершина склона к Дону в урочище Татинки.

Жёлтым цветом показаны многолетние побеговые системы, отходящие от главной оси реитерата.

Fig. 15. Young and middle-aged reproductive individuals of *Quercus robur* L. in the phytocoenoses of the Kulikovo Pole museum-reserve with the immediate reiteration. 1, 11 – young and 2–10 – middle-aged reproductive individuals. 1–3 – non-core and 4–11 – main way of transformation. Initial architectural types, types of immediate reiteration and communities: 1 – «Meadow», «sporadic total», on the top of the slope towards the Don river in the Tatinki tract; 2 – «Margin», «sporadic total», ravine oakery in the Nizhniy Dubik tract; 3 – «Meadow», «crested», upland oakery in the Sredniy Dubik tract; 4 – «Meadow», «sporadic total», slope towards the Don river in the Tatinki tract; 5 and 6 – «Meadow», «sporadic total», ravine oakery in the Nizhniy Dubik tract; 7 – «Meadow», «Corymb-shaped total», on the border of the gap in the upland oakery in the Sredniy Dubik tract; 8 and 9 – «Meadow», «Corymb-shaped total», ravine oakery in the Nizhniy Dubik tract; 10 and 11 – «Meadow», «S-shaped total», on the top of the slope towards the Don river in the Tatinki tract. The perennial shoot systems on the main axis of the reiterative branch are shown with the yellow color.

Они нарастают как гемисимподиально с 2–3 дихазиями, так и со значительным развитием симподиев. Во втором случае реитерат обладает полиархическим планом организации «волнисто-извилистого» и/или «зигзагообразного» типа. Длина и диаметр реитератов составляют 30–50% и 40–100% от общей высоты и диаметра ствола в месте отхождения реитерата соответственно. Реитераты несут до 5 гемисимподиальных, реже симподиальных МПС. У солитеров и в колках реитераты образуются в первой половине (даже в первой четверти) ствола. Главная ось нарастает как гемисимподиально и постоянно ортотропно, так и с дистальным плагиотропным заворотом, а также крупными зигзагами. На ней образуются 2–7 гемисимподиальных МПС. Реитераты в условиях полного освещения отличаются

большей длиной – до 75% от высоты особи. В сомкнутых древостоях данный тип реитерации определяет путь трансформации кроны в том случае, когда основная масса прочих ветвей находится на разных стадиях отмирания. У солитеров и в колках «единичная полная» реитерация становится ведущим способом онтогенетической перестройки исходного АТ, если реитерат формируется в нижней части ствола и достигает верхних ярусов кроны. По диаметру при этом он сопоставим со стволом.

в) «Щитковидная полная» отмечена только в сомкнутых древостоях (до 30% в байрачной дубраве в урочище Нижний Дубик). Из почек ложной мутовки либо верхней четверти годичного побега ствола отходят 2–5 ветвей-реитератов. На стволе формируются 1–3 таких яруса, обычно начиная со середины или несколько выше. Также отмечена особь с «рыхлым» ярусом, включающим 6 реитератов, развившихся из почек второй половины годичного побега ствола. Не менее двух реитератов хотя бы из одного яруса достигают вершины кроны, несколько уплощая её контур и придавая всей кроне подобие соцветия «щиток» (рис. 15.7–15.9). Длина и диаметр у основания реитератов составляют 30–50% и 40–100% от высоты особи и диаметра ствола на уровне отхождения ветви соответственно. Они нарастают чаще всего гемисимподиально с далеко отстоящими друг от друга узкими дихазиями и образуют 1–5 МПС, как плагиотропных, так и направленных диагонально вверх под острым углом. Наличие ярусов реитератов в виде соцветия «щиток» позволяет заключить, что именно немедленная реитерация выступает основным путём преобразования кроны в онтогенезе.

г) «S-образная полная» заключается в образовании реитератов с полной реитерацией на S-образных изгибах ствола. В сомкнутых сообществах доля особей с данным типом реитерации не превышает 15%, на склоне к Дону в урочище Татинки – свыше 40%. Реитераты образуются на основе ОЗ из ложного дихоподия или дихазия из почек возобновления, расположенных ниже верхушки годичного побега ствола (рис. 15.10, 15.11). Могут отходить как с внешней, так и с внутренней стороны изгиба, и с обеих сразу. Обычно сами обладают выраженной дугообразным (в том числе с резким перегибом или изломом) или S-образным контуром, но в целом нарастают гемисимподиально. В сомкнутых древостоях длина и диаметр у основания главной оси реитерата составляют соответственно 25–50% и 50–90% от высоты особи и диаметра ствола на соответствующей высоте. Внутри леса на изогнутом стволе развиваются 2–4 реитерата. МПС в этих условиях единичны и нарастают гемисимподиально с включениями симподиев. В окнах образуются более сильные МПС, зачастую сами склонные к реитерации. В колках на склоне к Дону реитераты отходят как поодиночке, так и ярусами по два, их общее число в кроне особи достигает 7. Они длиннее – до 60% от высоты особи. Главная ось реитерата в таких разреженных сообществах может нести 3–5 гемисимподиальных МПС. Если немедленная реитерация представлена данным типом, то она выступает в качестве основного пути преобразования кроны в генеративном периоде онтогенеза.

д) «Гребенчатая». На плагиотропном или косонаправленном отрезке ствола образуются реитераты с частичной или полной реитерацией. Этот тип отмечен только в сомкнутых древостоях (не более 15%). Реитераты сильно различаются по развитию в зависимости от жизненности особи и занимаемого ею яруса сообщества. У господствующих особей нормальной жизненности, ствол которых резко отклоняется от ортотропного направления только в верхней четверти или $\frac{1}{5}$, реитераты представляют собой фактически эпитонные ветви, занимающие не более 15% высоты всей особи, 3–4 с гемисимподиальным нарастанием, зачастую отмирающие (рис. 15.2). У господствующих особей, обладающих пониженной жизненностью, ствол которых длительно растёт по диагонали, образуются более длинные реитераты (до 25% от высоты особи) с единичными МПС. Наконец, у особей пониженной жизненности, не выходящих за пределы второго подъяруса древостоя, до половины длины ствола у которых растёт уплощённо-сводчато в горизонтальном направлении, образуются наиболее длинные (до 35% от высоты особи) и мощные реитераты. Главная ось наиболее крупных реитератов в такой ситуации длительно нарастает моноподиально, хорошо ветвится и образует до четырёх сильных МПС. Фактически реитерат полноценно воспроизводит

архитектурную модель вида, от которой существенно отклонилась материнская особь. «Гребенчатая» реитерация приобретает ведущую роль в онтогенетической трансформации кроны именно в том случае, когда реитерат принимает на себя роль ортотропного ствола вместо истинного ствола, который перешёл к плагиотропному росту.

Обсуждение результатов

Онтогенез растения включает как количественные, так и качественные перестройки. В данной работе автор рассматривает развитие дерева с точки зрения динамики архитектурной единицы (АЕ). Она представляет собой реализацию архитектурной модели у конкретного вида (Barthélemy, Caraglio, 2007; Kostina et al., 2015). Как было показано ранее (Stamenov, 2020), АЕ *Q. robur* проявляется в серии габитусов, которые оказалось удобным сгруппировать в архитектурные типы (АТ) по совокупности общих признаков на разных уровнях организации побеговых систем. Пластичностью своих побеговых систем *Q. robur* отличается от многих других видов деревьев, в частности, от видов рода *Tilia* (Antonova, Sharovkina, 2011), что, возможно, и позволяет ему существовать в широком диапазоне условий среды. Итак, проанализируем, насколько пластичным остаётся данный вид по мере взросления и старения и в какой степени онтогенетические перестройки нивелируют влияние экотопа.

Почти у $2/3$ генеративных особей *Q. robur* в сообществах музея-заповедника «Куликово поле» распознаётся сформированный в виргинильном онтогенетическом состоянии «Луговой» АТ. Это значит, что в прегенеративном периоде онтогенеза верхушка главной оси была полностью освещена. С переходом в генеративный период онтогенеза у особей *Q. robur* происходит главным образом количественное преобразование, что вообще характерно для онтогенеза дерева (Evstigneev, Korotkov, 2016). У части особей в наиболее благоприятных световых, гидрологических и аэрологических условиях (пологие открытые склоны балок, закрытые с разных сторон древостоем, реже крутые склоны и заросли кустарников) в среднемозрастном генеративном состоянии сохраняются даже нижние ветви. В кроне, таким образом, функционируют чётко различимые высотные зоны (Caraglio, 1990; Razumovskii, 1991). Крона в условиях свободного роста отличается наибольшей плотностью ветвей, как и в других природных зонах, в том числе на северной границе ареала (Dyatlov, 2006). Однако у большей части особей активизируются процессы отмирания. Как и у других видов деревьев (Raimbault, Tanguy, 1993), у солитеров *Q. robur* отмирают ветви нижней зоны кроны, в более сомкнутых насаждениях – и ветви второй зоны кроны. При этом во второй зоне, которая уже в виргинильном состоянии занимает основную часть кроны по высоте, продолжают образовываться ветви, направленные по диагонали. Таким образом, изначальный акропетальный градиент по углу отхождения ветви от ствола, который впервые отчётливо проявляется в виргинильном состоянии, сохраняется и в генеративном периоде онтогенеза. У особей «Опушечного» и «Лесных» АТ характерный для них «чередующийся» принцип отхождения ветвей от ствола также сохраняется, а степень отмирания кроны зависит от сомкнутости сообщества и собственного жизненного состояния. У большинства особей всех АТ сохраняется не только принцип отхождения ветвей от ствола, но и тот способ заполнения пространства ветвями и МПС, который проявился впервые в виргинильном состоянии. Количественные изменения заключаются не только в очистке кроны от ветвей и общем её подъёме. Они включают также очистку скелетных ветвей от МПС в направлении от ствола к дистальной части ветви, сокращение длин годичных побегов и локализацию летнего побегообразования на отдельных ветвях. Ослабление ростовых процессов с сопутствующим уменьшением значений морфометрических признаков побегов по мере увеличения биологического возраста замечено у различных видов деревьев (Serebryakov, 1962; Belostokov, 1966b; Raimbault, Tanguy, 1993).

Несмотря на общую стабильность конструкции исходных АТ, особенно на уровне ориентации скелетных осей и способа захвата пространства по ширине, у большинства особей проявляются отдельные качественные трансформации побеговых систем разного уровня.

Чаще всего эти трансформации локальны и охватывают уровень МПС или фрагмента системы главной оси ветви, а также ОЗ ствола. К таким изменениям прежде всего относится учащение перевершиниваний и увеличение доли симподиев в составе скелетных осей. Причем если у солитеров отклонение от гемисимподиального нарастания или даже формирование единичных зигзагообразных осей чаще не затрагивает ствол, то в сомкнутых сообществах смена типа нарастания очень характерна и для ствола. Более того, распад ствола на последовательные скелетные оси выступает зачастую механизмом, который обеспечивает захват горизонтального пространства вместо полноценных ветвей от ствола. На этих ортотропных и диагональных ОЗ размещаются мелкие обрастающие ветви, обеспечивающие основную ассимиляцию. Многовершинность ствола в высокополнотных древостоях описана и для пойменных фитоценозов южной тайги (Dyatlov, 2006). Ослабление биологически главной оси вплоть до редукции является одним из признаков постепенного старения особи (Raimbault, Tanguy, 1993; Evstigneev, Korotkov, 2016). Однако у *Q. robur* проявляется не просто замещение ствола по фактически ложнодихотомическому принципу, но изредка и формирование сложных структур с разнонаправленными ОЗ. Подобное усиление самостоятельности дочерних побеговых систем известно в европейской литературе по архитектуре растений как проявление полиархического плана организации (Edelin, 1993). Образование полиархических побеговых комплексов разного масштаба по мере приближения зрелости дерева подтверждает представление о развитии растения как о постоянной потере целостности и возникновении модульности (Antonova, Lagunova, 1999). Кроме того, именно в таких симподиальных побеговых комплексах, в которых утрачивается функционально главная ось системы, наиболее наглядно проявляется ещё одна общая биоморфологическая закономерность: чем выше порядок ветвления оси, тем ниже интенсивность её ветвления и в целом ростовых процессов (Shitt, 1952; Belostokov, 1966a, Bobrovskaya, 2001; Charles-Dominique et al., 2012). С точки зрения освоения ресурсов полиархический план организации побеговых систем характерен для таких условий, где однонаправленный рост не даёт явных преимуществ (Kawamura, 2010). Очевидно, в мозаике освещённости, создаваемой кронами средневозрастных генеративных особей в дубравах разной степени сомкнутости, обеспечиваются подобные условия.

В генеративном периоде онтогенеза могут формироваться условно переходные варианты между «Луговым» и «Опушечным» АТ. В пределах ярусов или отдельных ориентированных косо ветвей образуются ветви, нарушающие акропетальный градиент по углу отхождения. Они растут плагитропно. Как правило, они в любом случае слабее косых, а несущие их особи растут внутри окон или по их границам. Косонаправленные ветви нужны особи для выноса вверх своего ассимиляционного аппарата (Shitt, 1952; Richards, 1961), в то время как плагитропные ветви в большей степени отражают приспособление особи к затенению. Отчасти они соответствуют кладифицированным плагитропным комплексам у молодых особей родов *Tilia* и *Ulmus* (Mazurenko, Khokhryakov, 1991). Сочетание ветвей двух принципиально различающихся направлений роста хорошо демонстрирует светолюбие вида (Antonova, Sharovkina, 2012).

В районе исследований представители «Опушечного» АТ могут подвергаться принципиальной трансформации для *Q. robur* как пряморастущего дерева. Ствол способен на разных уровнях высоты отклоняться от вертикального роста и расти по диагонали или даже плагитропно. Это явление сопровождается нарушением симметрии в расположении ветвей. Кроме того, часть ветвей принимает на себя функции ствола и растёт ортотропно с характерным для вертикального ствола ветвлением. Деформация траектории роста связана в том числе с экотонными условиями на границах разных режимов освещения (лес – открытое пространство). В этих условиях наблюдается и асимметричная ориентация ветвей – только в открытое пространство. Это явление сходно с образованием так называемых «флаговидных» форм кроны в наветренных экотопах (Serebryakov, 1962). Однако ствол перестаёт расти вертикально и в относительно однородных условиях освещения – как в луговой

степи, так и на склонах оврагов. Как мы увидим далее, это не единственный пример влияния комплекса экологических факторов на архитектуру кроны *Q. robur*. Освещённость играет среди них важную, но не исключительную роль.

Чрезвычайно характерным для «Лугового» и «Опушечного» АТ, особенно по краям сомкнутых насаждений, является образование последовательностей ветвей с формой арки. Её свод отличается различной степенью выпуклости. Фактически ветвь сводчатой формы в более прогрессивном виде воспроизводит ветвь нижней зоны кроны. К верхней трети ствола главные оси обычно перестают выгибаться и поникать. Поскольку на нижнем открытом склоне байрачной дубравы сводчатые ветви сохраняются даже в нижней части ствола, их формирование можно рассматривать как своеобразную реакцию на сильные ветры по долинам оврагов и, возможно, на смещение снеговых масс вниз по склону. Вероятнее, однако, что эта трансформация более глубокая, поскольку распространяется на значительную часть ветвей ствола.

До сих пор мы рассматривали «дегенеративные» трансформации. Они играют адаптивную роль, но при этом сопровождаются ослаблением иерархического плана особи и упрощением её ветвления. Архитектура особей, которые изначально формировались при достаточном освещении, приближается к таким принципам организации, которые характерны для «Лесных» АТ. Образование выпукло-сводчатых ветвей также можно считать примитивизацией архитектуры, поскольку у особи чрезмерно удлиняется нижняя, то есть более онтогенетически ранняя зона кроны. Другой группой трансформаций можно считать различные варианты реитераций. Феномен реитерации широко известен у деревьев (Halle, Oldeman, Tomlinson, 1978; Barthelemy, Edelin, 1989; Raimbault, Tanguy, 1993; Barthelemy, Caraglio, 2007; Kostina et al., 2015). Он считается одним из важнейших способов отклика кроны на условия среды и на старение особи. В фитоценозах «Куликова Поля» благодаря реитерации происходит как дополнительный захват пространства по вертикали и горизонтали (в сомкнутых сообществах и колках), так и восстановление отмерших скелетных осей (на открытых пространствах). В последнем случае наблюдается «омоложение» особи за счёт пробуждения спящих почек. Реитерация часто сочетается с отклонением ствола от ортотропного роста (см. выше) и утратой им своей координирующей функции. В таком случае воспроизводится изначально характерная для АЕ совокупность побеговых систем с ортотропным стволом и регулярным ветвлением. Чем ближе к плагиотропному рост ствола, тем сильнее образующийся реитерат.

Наиболее радикальной трансформацией побеговых систем является широкое распространение вторичной кроны из тонких и относительно коротких ветвей. В сомкнутых сообществах вторичное побегообразование наблюдается у особей пониженной и низкой жизненности. Оно может быть обусловлено как условиями освещения, так и почвенно-гидрологическими условиями склона оврага. Обрастание вторичными относительно длинными ветвями также выступает реакцией на пожары. В последнем случае за счёт отмирания ряда мелколиственных видов сообщество осветляется и во вторичной кроне начинает воспроизводиться тот акропетальный градиент по углу отхождения ветви, который характерен для «Лугового» АТ. Частным проявлением вторичного побегообразования оказывается и травматическая реитерация на продуваемых склонах разной крутизны.

Помимо трансформации кроны, организатором которой выступает один ствол, в генеративном периоде онтогенеза могут пробуждаться спящие почки у основания ствола. Благодаря этому процессу образуются жизненные формы поросле- и куртинообразующего дерева. Во втором случае дополнительные стволы на склонах байрачных дубрав (особенно на нижней опушке древостоя) в наибольшей степени отклоняются от жизненной формы дерева, превращаясь в стланик. Ствол либо стелется по поверхности почвы, либо растёт плагиотропно на небольшой высоте. Подобные отклонения от типичной для вида-эдификатора жизненной формы описаны в восточной части ареала *Q. robur* – в Поволжье и Заволжье (Ivanova, Mazurenko, 2012), где они выступают откликом АЕ *Q. robur* на семиаридный континентальный климат.

Нетрудно заметить, что архитектура генеративных особей *Q. robur* в северной лесостепи «Куликова Поля» определяется двумя экологическими градиентами: световым и орографо-гидрологическим. Положение в рельефе обуславливает доступность грунтовых вод и ветровой режим в сообществе. В результате архитектура особей различается не только между условиями свободного, разреженного и сомкнутого роста. Отличия выявлены также между особями, произрастающими в байрачных дубравах с разным ландшафтным окружением и высокой обводнённостью тальвега (лес по одному или по обоим бортам балки). Рассмотрим, как пути трансформации архитектуры особи связаны с экологическими градиентами.

Наибольшая сохранность исходного АТ обеспечивается при полном освещении как на относительно ровных участках, так и на склонах. Акропетальное отмирание ветвей и нарушение зонирования кроны связаны преимущественно с сомкнутостью сообщества. Напротив, снижение частоты ветвления ствола и базипетальное отмирание ветвей характерно для одиночных особей на склонах разной крутизны, что связано с действием ветров и заморозков. Образование вторичной кроны связано как с затенением, так и с пирогенным эффектом, при этом на открытых пространствах травматическая реитерация является частью комплексного отклика особи на аэрологический режим сообщества. Отклонение от ортотропного роста чаще связано с экотонами по освещённости, но проявляется и в однородных условиях освещения. Поэтому его можно считать специфической реакцией на температурно-гидрологический режим лесостепи. Частным проявлением отклонения скелетных осей от ортотропного направления роста является поникание ветвей, особенно характерное для экотонов по освещённости и ветровому режиму. Усиление полиархического плана организации скелетных осей связано в большей степени с условиями освещения. Чем сомкнутее сообщество, тем более важные оси, вплоть до ствола на значительном протяжении, могут распадаться на системы дочерних осей. Утрата единого ствола у отдельно стоящих особей проявляется совокупно с травматической реитерацией и отмиранием дистальных побеговых систем. Она характерна скорее для склонов, чем для плакоров. Немедленная реитерация проявляется в различных условиях освещения и влажности независимо от положения в рельефе.

Таким образом, смыкание сообществ по мере прохождения онтогенеза особями *Q. robur* вызывает прежде всего количественные изменения – сокращение живой части кроны. Отмирание ветвей вверх по стволу затрагивает все без исключения деревья в сообществе независимо от их жизненности. Основным реально трансформирующим всю крону изменением, связанным прежде всего с сомкнутостью сообщества, является распад ствола на дочерние ОЗ и фактическая замена ими ветвей. Прочие трансформации определяются уже комплексом факторов. Рельеф как фактор действует не сам по себе, а в сочетании с сомкнутостью сообщества, ветровым и гидрологическим режимом склона. В сомкнутых сообществах, даже расположенных на склонах, наиболее трансформированы краевые особи – либо за счёт действия ветров на нижней опушке леса, либо за счёт затенения вблизи тальвега. В колках и при редком стоянии на склонах разной крутизны особи могут как сохранять принципиальные качества своей исходной архитектуры, так и развивать серию трансформаций, прежде всего на основе травматической реитерации и распространения симподиев в разных отрезках скелетных осей.

Анализ онтогенеза *Q. robur* со сравнительно-морфологических позиций показывает, что в условиях северной лесостепи вид сохраняет те же типы габитусов, которые описаны в более гумидных и холодных условиях. Глубина трансформации типов габитуса в онтогенезе зависит от комплекса абиотических факторов, среди которых основную роль играют освещённость, положение в рельефе и гидрологический режим. Поливариантность вида заключается в способности различным образом захватывать вертикальное и горизонтальное пространство, меняя способы нарастания и ветвления и запуская механизмы реитерации. При этом морфологическая пластичность проявляется не только в качестве отклика на изменение условий среды, но и в относительно однородных условиях экотопа.

Заключение

Генеративные особи *Q. robur* в фитоценозах северной лесостепи музея-заповедника «Куликово Поле» представлены теми же архитектурными типами, которые выделены у виргинильных особей в природных зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов. Это АТ «Луговой», «Опушечный», «Лесной 1» и «Лесной 2». В большинстве сообществ преобладают особи «Лугового» АТ.

В ходе онтогенеза особи всех АТ претерпевают количественные и качественные изменения побеговых систем. Наибольшая сохранность изначального типа наблюдается у свободно растущих деревьев на пологих склонах. К количественным изменениям относятся акро- и базипетальное отмирание побеговых систем. Очистка ствола и главных осей у ветвей от ствола от основания к дистальной части является наиболее распространённым путем трансформации кроны в генеративном периоде онтогенеза. Её интенсивность зависит от сомкнутости сообщества. Качественные перестройки включают в себя развитие вторичной кроны, усиление полиархического плана организации каркасных осей, отклонение от ортотропного роста, поникание ветвей, нарушение акропетального градиента по углу отхождения ветвей от ствола, немедленную реитерацию. Все эти процессы затрагивают прежде всего особи «Лугового» и «Опушечного» АТ. Только такие качественные преобразования, как образование вторичной кроны и поникание ветвей, сопоставимы по доле охваченных ими особей с количественными онтогенетическими изменениями. Однако подобные качественные трансформации принимают широкий масштаб только в отдельных сообществах. Кроме трансформации кроны на основном стволе, у ряда особей в сомкнутых древостоях пробуждаются спящие почки в основании ствола, порождая низкие дополнительные стволы. Они характеризуются разной степенью искривлённости и отклонения от ортотропного роста, вплоть до перехода к «приподнятому» стланнику по опушкам дубравы на склоне.

Помимо освещённости, в фитоценозах северной лесостепи существенное влияние на организацию кроны генеративных особей оказывают положение в рельефе (вершина холма, пологий склон, крутой склон) и близость грунтовых вод. К нерегулярным факторам относятся низовые пожары. Несмотря на то, что эти факторы действуют совместно, можно выделить те процессы трансформации кроны, которые в наибольшей степени обусловлены каким-то определенным абиотическим фактором. Так, отмирание побеговых систем вдоль скелетных осей связано прежде всего с освещённостью. Поникание ветвей, травматическая реитерация и формирование стланника в большей степени зависят от положения в рельефе. Вторичное побегообразование особенно интенсивно у обгоревших особей.

Генеративные особи *Q. robur* в северной лесостепи в целом закономерно продолжают морфогенез в пределах тех типов габитуса, в которых они сформировали жизненную форму дерева. При этом они претерпевают многообразные количественные и качественные трансформации, которые отражают как сугубо онтогенетические перестройки, так и адаптивные реакции на комплекс абиотических факторов природной зоны.

Автор глубоко признателен д. б. н. Е. М. Волковой (Тульский госуниверситет) за методическую и организационную помощь в проведении исследований, сотрудникам музея-заповедника «Куликово Поле» за техническое обеспечение полевых работ и М. А. Лемешевой за стилистическую коррекцию текста рукописи. Выражаю отдельную благодарность рецензенту за ценные пожелания и замечания по оформлению и содержанию рукописи.

Работа выполнена в рамках темы госзадания ИФХиБПП РАН АААА-А18-118013190176-2.

Список литературы

- [Aleksseev] Алексеев Д. А. 2006. Эколого-экономическое обоснование создания государственного природного комплексного заказника федерального значения «Куликово поле» на территории Тульской области. Тула. 62 с.
[Antonova et al.] Антонова И. С., Азова О. В. 1999. Архитектурные модели кроны древесных растений // Бот. журн. Т. 84. № 3. С. 10–28.

- [Antonova et al.] Антонова И. С., Азова О. В., Елсукова Ю. В. 2001. Особенности строения и иерархии побеговых систем некоторых древесных растений умеренной зоны // Вестник Санкт-Петербургского гос. ун-та. Сер. 3. Биология. Вып. 2 (11). С. 67–77.
- [Antonova et al.] Антонова И. С., Лагунова Н. Г. 1999. О модульной организации некоторых групп высших растений // Журн. общей биол. № 1. С. 49–59.
- [Antonova et al.] Антонова И. С., Фатьянова Е. В. 2016. О системе уровней строения кроны деревьев умеренной зоны // Бот. журн. Т. 101. № 6. С. 628–649. <https://doi.org/10.1134/S000681361606003X>
- [Antonova et al.] Антонова И. С., Шаровкина М. М. 2011. Некоторые особенности строения побеговых систем и кроны молодых генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* Scop. в умеренно-континентальном климате в разных условиях биотопа // Вестник Санкт-Петербургского гос. ун-та. Сер. 3. Биология. Вып. 4. С. 52–62.
- [Antonova et al.] Антонова И. С., Шаровкина М. М. 2012. Некоторые особенности строения побеговых систем и развития кроны генеративных деревьев *Tilia platyphyllos* (Tiliaceae) трёх возрастных состояний в условиях умеренно-континентального климата // Бот. журн. Т. 97. № 9. С. 1192–1205.
- [Astarova] Астапова Т. Н. 1954. Рост и формирование побегов дуба в лесах Подмоскovie // Уч. зап. Московского городского пед. ин-та им. В. П. Потёмкина. Т. 37. С. 135–155.
- Barthélemy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Annals of botany. Vol. 99. P. 375–407. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>
- [Belostokov] Белостоков Г. П. 1966a. Морфологическая структура скелетной ветви берёзы пушистой // Уч. зап. Смоленского гос. пед. ин-та. Вып. 16. С. 94–100.
- [Belostokov] Белостоков Г. П. 1966b. Морфологическая структура удлинённых годичных побегов лиственных древесных растений // Уч. зап. Смоленского гос. пед. ин-та. Вып. 16. С. 81–93.
- [Belostokov] Белостоков Г. П. 1974. Морфологическая структура кустовидного подроста *Quercus pedunculata* Ehrh. (Fagaceae) // Бот. журн. Т. 59. № 4. С. 578–588.
- [Bobrovskaya] Бобровская Н. Е. 2001. Формирование структуры крон лиственных и хвойных деревьев в онтогенезе: Дис. ... канд. биол. наук. М. 295 с.
- Caraglio Y., Edelin C. 1990. Architecture et dynamique de croissance du platane *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae) [Syn. *Platanus acerifolia* (Aiton) Willd.] // Bul. Soc. bot. Fr. Vol. 137. P. 279–291.
- Charles-Dominique T., Edelin C., Brisson J., Bouchard A. 2012. Architectural strategies of *Rhamnus cathartica*, in relation to canopy openness // Botany. Vol. 90. P. 976–989.
- [Dobrynin et al.] Добрынин А. П., Комиссарова М. Г. 2012. Самые северные дубравы России. Вологда. 188 с.
- [Dyatlov] Дятлов В. В. 2006. Поливариантность структуры особей *Quercus robur* в условиях фитоценозов речных пойм некоторых районов Костромской области // Вестник Костромского гос. ун-та им. Н. А. Некрасова. № 4. С. 11–15.
- Edelin C. 1991. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation // In: L'Arbre: Biologie et Développement: Proceedings of the Naturalia Monspelienis, 2nd International Tree Conference. Montpellier. P. 127–154.
- Evstigneev O. I., Korotkov V. N. 2016. Ontogenetic stages of trees: an overview // Russian Journ. of Ecosystem Ecology. № 1 (2). P. 1–31. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-1>
- [Goroshkevich] Горошкевич С. Н. 2018. Структура кроны у молодых генеративных деревьев кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour). Пространственная организация разнообразия побегов // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. № 42. С. 140–159.
- [Grudzinskaya] Грудзинская И. А. 1960. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Бот. журн. Т. 43. № 7. С. 968–978.
- Hallé, F., Oldeman R. A., Tomlinson P. B. 1978. Tropical trees and architectural analysis. Berlin, Heidelberg, New-York: Springer-Verlag. 445 p.
- [Ivanova et al.] Иванова А. В., Мазуренко М. Т. 2013. Варианты реализации онтогенетической траектории *Quercus robur* (Fagaceae) Самарской области // Бот. журн. Т. 98. № 8. С. 1014–1030.
- [Karlina et al.] Каплина Н. Ф., Селочник Н. Н. 2009. Морфология крон и состояние дуба черешчатого в средне-возрастных насаждениях лесостепи // Лесоведение. № 3. С. 33–42.
- Kawamura K. 2010. A conceptual framework for the study of modular responses to local environmental heterogeneity within the plant crown and a review of related concepts // Ecol. Research. Vol. 25. P. 733–744. <https://doi.org/10.1007/s11284-009-0688-0>
- [Kolegova et al.] Колегова Е. Б., Черёмушкина В. А. 2009. Онтогенез *Thymus petraeus* (Lamiaceae) в степных районах Республики Хакасия // Растительные ресурсы. Т. 45. № 3. С. 1–8.
- [Kostina et al.] Костина М. В., Барабанщикова Н. С., Битюгова Г. В., Ясинская О. И., Дубах А. М. 2015. Структурные модификации кроны берёзы повислой (*Betula pendula* Roth.) в зависимости от экологических условий произрастания // Сибирский экол. журн. Т. 22. № 5. С. 710–724. <https://doi.org/10.15372/SEJ20150505>
- [Kurinaev] Курнаев С. Ф. 1973. Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука. 203 с.
- [Maltseva et al.] Мальцева Т. А., Савиных Н. П. 2008. Биоморфология *Caltha palustris* L. // Вестник Челябинского гос. пед. ун-та. № 12. С. 257–271.
- [Marfenin] Марфенин Н. Н. 1999. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общей биол. Т. 60. № 1. С. 6–17.
- [Mazurenko et al.] Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. 1991. Классы метамеров деревьев // Журн. общей биол. Т. 52. № 3. С. 409–421.

- [Morozov] Морозов Г. Ф. 1930. Учение о лесе. 5-е изд. М., Л.: Гос. изд-во. 440 с.
- [Novoseltsev et al.] Новосельцев В. Д., Бугаев В. А. 1985. Дубравы. М.: Агропромиздат. 214 с.
- [Nukhimovsky] Нухимовский Е. Л. 1997. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1. Теория организации биоморф. М.: Недра. 630 с.
- Raimbault, P., Tanguy M. 1993. La gestion des arbres d'ornement. 1re partie: Une méthode d'analyse et de diagnostic de la partie aérienne // Revue forestière française. Vol. 25. N 2. P. 97–117.
- [Razumovskii] Разумовский Ю. В. 1991. Особенности развития липы *Tilia cordata* Mill. в городе // Биол. науки. № 8. С. 151–160.
- [Richards] Ричардс П. 1961. Тропический дождевой лес. М.: Изд-во иностр. лит. 448 с.
- [Savinykh et al.] Савиных Н. П., Мальцева Т. А. 2008. Модуль у растений как структура и категория // Вестник Тверского гос. ун-та. Сер.: Биология и экология. № 9. С. 227–233.
- [Savinykh et al.] Савиных Н. П., Черемушкина В. А. 2015. Биоморфология: современное состояние и перспективы // Сибирский экол. журн. Т. 22. № 5. С. 659–670. <https://doi.org/10.15372/SEJ20150501>
- [Semenishchenkov, Volkova] Семениченков Ю. А., Волкова Е. М. 2021. Экологические и флористические различия двух типов сообществ широколиственных лесов на Среднерусской возвышенности // Russian Journ. of Ecosystem Ecol. Vol. 6 (1). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2020-2-2>
- [Serebryakov] Серебряков И. Г. 1962. Экологическая морфология растений. М.: Высш. школа. 380 с.
- [Serebryakova] Серебрякова Т. И. 1977. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модулях их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. Биол. Т. 82. Вып. 5. С. 112–128.
- [Shitt] Шитт П. Г. 1952. Биологические основы агротехники плодоводства. М.: Гос. изд-во сельскохозяйств. лит. 360 с.
- [Stamenov] Стаменов М. Н. 2016. Структурно-функциональное разнообразие и количественные признаки двухлетних побеговых систем у прегенеративных особей *Quercus robur* L. (*Fagaceae*) в различных условиях освещения в центре Европейской России. Вестник Санкт-Петербургского гос. ун-та. Сер. 3. Биология. Вып. 1. С. 49–61.
- [Stamenov] Стаменов М. Н. 2020. Поливариантность габитуса виргинильных и молодых генеративных особей *Quercus robur* L. (*Fagaceae*) в фитоценозах бассейна Верхней и Средней Оки // Фиторазнообразие Восточной Европы. Т. XIV. № 1. С. 66–90. <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2020-10066>
- [Tsarev et al.] Царёв А. П., Погиба С. П., Тренин В. В. 2003. Селекция и репродукция лесных древесных пород: Учебник. М.: Логос. 520 с.
- [Vostochnoevropeiskiy] Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. 2004. М.: Наука. Кн. 1. 479 с. Кн. 2. 575 с.
- [Zhuravleva et al.] Журавлёва И. А., Бобров Ю. А. 2012. Структура монокарпических побегов полукустарника *Solanum dulcamara* L. (*Solanaceae*) // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2012. Т. 17. № 1. С. 32–42.

References

- Alekseev D. A. 2006. Ekologo-ekonomicheskoe obosnovanie sozdaniya gosudarstvennogo prirodnogo kompleksnogo zakaznika federal'nogo znacheniya «Kulikovo pole» na territorii Tul'skoi oblasti [Environmental and economic justification for the creation of the state natural complex reserve of federal significance «Kulikovo field» in the Tula Region]. Tula. 62 p. (In Russian)
- Antonova I. S., Azova O. V. 1999. Arkhitekturnye modeli krony drevesnykh rastenii [Architectural models of tree crowns] // Bot. Zhurn. V. 84. № 3. P. 10–32. (In Russian)
- Antonova I. S., Azova O. V., Elskova Iu. V. 2001. Osobennosti stroeniya i ierarkhii pobegovykh sistem nekotorykh drevesnykh rastenii umerennoi zony [Architecture and hierarchy of shoot systems of some trees species in temperate zone] // Vestnik of Saint-Petersburg University. Ser. 3. Biology. № 2 (11). P. 67–78. (In Russian)
- Antonova I. S., Lagunova N. G. 1999. O modul'noi organizatsii nekotorykh grupp vysshikh rastenii [On modular organization of some groups of plants] // Zhurnal obshchei biologii. № 1. P. 49–59. (In Russian)
- Antonova I. S., Fatianova E. V. 2016. O sisteme urovnei stroeniya krony derev'ev umerennoi zony [On the system of levels of the crown structure in temperate zone trees] // Bot. Zhurn. V. 101. № 6. P. 628–649. <https://doi.org/10.1134/S000681361606003X> (In Russian)
- Antonova I. S., Sharovkina M. M. 2011. Nekotorye osobennosti stroeniya pobegovykh sistem i krony molodykh generativnykh derev'ev *Tilia platyphyllos* Scop. v umerenno-kontinental'nom klimate v raznykh usloviyakh biotopa [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. Ser. 3. Biology. № 4. P. 52–62. (In Russian)
- Antonova I. S., Sharovkina M. M. 2012. Nekotorye osobennosti stroeniya pobegovykh sistem i razvitiya krony generativnykh derev'ev *Tilia platyphyllos* (*Tiliaceae*) tryokh vozzrastnykh sostoyanii v usloviyakh umerenno-kontinental'nogo klimata [Some structural features of shoot systems and crown development of the generative *Tilia platyphyllos* (*Tiliaceae*) trees of three age states in temperate continental climate] // Bot. Zhurn. V. 97. N 9. P. 1192–1205. (In Russian)
- Astapova T. N. 1954. Rost i formirovaniye pobegov duba v lesakh Podmoskov'ia [Growth and formation of shoots of the oak in the stands of Moscow region] // Uch. Zap. Moskovskogo gorodskogo ped. in-ta im. V. P. Potemkina. V. 37. P. 135–155. (In Russian)
- Barthélemy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Annals of botany. Vol. 99. P. 375–407. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>
- Belostokov G. P. 1966a. Morfologicheskaya struktura skeletnoi vetvi berezy pushistoi [Morphological structure of the skeletal branch of the downy birch] // Uch. zap. Smolenskogo gos. ped. in-ta. V. 16. P. 94–100. (In Russian)

- Belostokov G. P. 1966b. Morfologicheskaya struktura udlinennykh godichnykh pobegov listvennykh drevesnykh rastenii [Morphological structure of elongated annual shoots of deciduous woody plants] // Uch. zap. Smolenskogo gos. ped. in-ta. V. 16. P. 81–93. (In Russian)
- Belostokov G. P. 1974. Morfologicheskaya struktura kustovidnogo podrosta *Quercus pedunculata* Ehrh. (Fagaceae) [Morphological structure of the bush-like seedlings of *Quercus pedunculata* Ehrh. (Fagaceae)] // Bot. Zhurn. V. 59. N 4. P. 578–588. (In Russian)
- Bobrovskaya N. E. 2001. Formirovanie struktury kron listvennykh i khvoinykh derev'ev v ontogeneze [Formation of the structure of crowns of deciduous and coniferous trees in ontogenesis]: Thesis ... cand. biol. sci. Moscow. 295 p. (In Russian)
- Caraglio Y, Édelin C. 1990. Architecture et dynamique de croissance du platane *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae) [Syn. *Platanus acerifolia* (Aiton) Willd.] // Bull. Soc. bot. Fr. Vol. 137. P. 279–291.
- Charles-Dominique T., Édelin C., Brisson J., Bouchard A. 2012. Architectural strategies of *Rhamnus cathartica*, in relation to canopy openness // Botany. Vol. 90. P. 976–989.
- Dobrynin A. P., Komisarova M. G. 2012. Samye severnye dubravy Rossii [The most northern oakeries of Russia]. Volgodga. 188 p. (In Russian)
- Dyatlov V. V. 2006. Polivariantnost' struktury osobei *Quercus robur* L. v usloviyakh fitotsenozov rechnykh poim nekotorykh raionov Kostromskoi oblasti [Polyvariance of the structure of individuals of *Quercus robur* L. under phytocenoses of river floodplains in some areas of the Kostroma Region] // Vestnik Kostromskogo gos. un-ta N. A. Nekrasova. V. 12. N 4. P. 11–15. (In Russian)
- Édelin C. 1991. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation // In: L'Arbre: Biologie et Développement: Proceedings of the Naturalia Monspelienis, 2nd International Tree Conference. Montpellier. P. 127–154.
- Evstigneev O. I., Korotkov V. N. 2016. Ontogenetic stages of trees: an overview // Russian Journ. of Ecosystem Ecology. № 1 (2). P. 1–31. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-1>
- Goroshkevich S. N. 2018. Struktura krony u molodykh generativnykh derev'ev kedra sibirskogo (*Pinus sibirica* Du Tour). Prostranstvennaya organizatsiya raznoobraziya pobegov [Crown structure in Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) young generative trees. Spatial organization of shoot diversity] // Vestnik Tomskogo gos. un-ta. Biologiya. № 42. P. 140–159. <https://doi.org/10.17223/19988591/42/7> (In Russian)
- Grudinskaya I. A. 1960. Letnee pobegoobrazovanie u drevesnykh rastenii i ego klassifikatsiya [Summer shoot formation in trees and its classification] // Bot. Zhurn. V. 43. № 7. P. 968–978. (In Russian)
- Hallé, F., Oldeman R. A., Tomlinson P. B. 1978. Tropical trees and architectural analysis. Berlin, Heidelberg, New-York: Springer-Verlag. 445 p.
- Ivanova A. V., Mazurenko M. T. 2013. Varianty realizatsii ontogeneticheskoi traektorii *Quercus robur* (Fagaceae) Samarskoi oblasti [Variants of realization of ontogenetic trajectories of *Quercus robur* (Fagaceae) in Samara Region] // Bot. Zhurn. V. 98. № 8. P. 1014–1030. (In Russian)
- Kaplina N. F., Selochnik N. N. 2009. Morfologiya kron i sostoyanie duba chereshchatogo v srednevozrastnykh nasa-zhdeniyakh lesostepi [Morphology of crowns and *Quercus robur* state in middle-aged forest-steppe plantations] // Russian journ. of forest science. № 3. P. 33–42. (In Russian)
- Kawamura K. 2010. A conceptual framework for the study of modular responses to local environmental heterogeneity within the plant crown and a review of related concepts // Ecol. Research. Vol. 25. P. 733–744. <https://doi.org/10.1007/s11284-009-0688-0>
- Kolegova E. B., Cheryomushkina V. A. 2009. Ontogenez *Thymus petraeus* (Lamiaceae) v stepnykh rayonakh Respubliki Hakasiya [Ontogenesis of *Thymus petraeus* (Lamiaceae) in the steppe regions of the Khakassia republic] // Rastitelnye Resursy. V. 45. № 3. P. 1–8. (In Russian)
- Kostina M. V., Barabanshchikova N. S., Bityugova G. V., Yasinskaya O. I., Dubakh A. M. 2015. Strukturnye modifikatsii krony berezy povisloi (*Betula pendula* Roth.) v zavisimosti ot ekologicheskikh uslovii proizrastaniya [Structural modifications of birch (*Betula pendula* Roth.) in relation to environmental conditions] // Contemporary problems of ecology. V. 22. № 5. P. 710–724. <https://doi.org/10.15372/SEJ20150505> (In Russian)
- Kurnaev S. F. 1973. Lesorastitel'noe rajonirovanie SSSR [Forestry zoning of the USSR]. Moscow. 203 p. (In Russian)
- Mal'tseva T. A., Savinykh N. P. 2008. Biomorfologiya *Caltha palustris* L. [Biomorphology of *Caltha palustris* L.] // Bul. of Chelyabinsk State Pedagogical University. № 12. P. 257–271. (In Russian)
- Marfenin N. N. 1999. Konceptsiya modul'noi organizatsii v razviti [The development of modular organization conception] // Zhurn. obshchei boil. V. 60. № 1. P. 6–17. (In Russian)
- Mazurenko M. T., Khokhryakov A. P. 1991. Klassy metamerov derev'ev [Classes of tree metamers] // Zhurn. obshchei biol. V. 52. № 3. P. 409–421. (In Russian)
- Morozov G. F. 1930. Uchenie o lese [Doctrine of the forest]. 5th ed. Moscow, Leningrad. 440 p. (In Russian)
- Novosel'tsev V. D., Bugayev V. A. 1985. Dubravy [Oakeries]. Moscow. 214 p. (In Russian)
- Nukhimovsky E. L. 1997. Osnovy biomorfologii semennykh rastenii. T. 1. Teoriya organizatsii biomorf [Fundamentals of biomorphology of spermiophytes. V. 1. Theory of biomorph organization]. Moscow. 630 p. (In Russian)
- Raimbault, P., Tanguy M. 1993. La gestion des arbres d'ornement. Ire partie: Une méthode d'analyse et de diagnostic de la partie aérienne // Revue forestière française. Vol. 25. N 2. P. 97–117.
- Razumovskii Yu. V. 1991. Osobennosti razvitiya lipy *Tilia cordata* Mill. v gorode [Features of the development of *Tilia cordata* Mill. in the city] // Biologicheskie nauki. № 8. P. 151–160 (In Russian)
- Richards P. 1961. Tropicheskie dozhdevoy les [The tropical rain forest. An ecological study]. Moscow. 448 p. (In Russian)

- Savinykh N. P., Maltseva T. A. 2008. Modul' u rastenii kak struktura i kategoriya [Plant's modules as structure and category] // Vestnik Tverskogo gos. un-ta. Ser.: Biologiya i ekologiya. № 9. P. 227–233. (In Russian)
- Savinykh N. P., Cheryomushkina V. A. 2015. Biomorfologiya: sovremennoe sostoyanie i perspektivy [Biomorphology: current status and prospects]. Contemporary problems of ecology. V. 22. N 5. P. 659–670. <https://doi.org/10.15372/SEJ20150501> (In Russian)
- Semenishchenkov Yu. A., Volkova E. M. 2021. Ekologicheskie i floristicheskie razlichii dvukh tipov soobshchestv shirokolistvennykh lesov na Srednerusskoi vozvysheynosti [Ecological and floristic differences of two types of broad-leaved forest communities on the Middle-Russian Upland] // Russian Journ. of Ecosystem Ecol. V. 6 (1). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2020-2-2>
- Serebryakov I. G. 1962. Ekologicheskaya morfologiya rastenii [Ecological morphology of plants]. Moscow. 380 p. (In Russian)
- Serebryakova T. I. 1977. Ob osnovnykh «arhitekturnykh modelyakh» travyanistykh mnogoletnikov i modusakh ikh preobrazovaniya [On the basic «architectural models» of herbaceous perennials and the modes of their transformation] // Bul. MOIP. Otdel biologicheskii. V. 82. № 5. P. 112–128. (In Russian)
- Shitt P. G. 1952. Biologicheskie osnovy agrotekhniki plodovodstva [Biological basis of agricultural machinery for fruit growing]. Moscow. 360 p. (In Russian)
- Stamenov M. N. 2016. Strukturno-funktsional'noe raznoobrazie i kolichestvennye priznaki dvukhletnikh pobegovykh sistem u pregenerativnykh osobei *Quercus robur* L. (*Fagaceae*) v razlichnykh usloviyakh osveshcheniya v tsentre Evropeiskoi Rossii [Structural and functional diversity and quantitative parameters of two-year shoot systems of pregenerative individuals of *Quercus robur* L. (*Fagaceae*) in different light conditions in the central part of European Russia] // Vestnik Sankt-Peterburgskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. 3. Biologia. № 1. P. 49–61. (In Russian)
- Stamenov M. N. 2020. Polivariantnost' gabitusa virginil'nykh i molodykh generativnykh osobei *Quercus robur* L. (*Fagaceae*) v fitotsenozakh basseina Verkhnei i Srednei Oki [Polyvariance of the habitus of virginal and young reproductive individuals of *Quercus robur* L. (*Fagaceae*) in phytocoenoses of the Upper and Middle Oka river] // Fitoraznoobrazie Vostochnoi Evropy. V. XIV. N 1. P. 66–90. <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2020-10066> (In Russian)
- Tsarev A. P., Pogiba S. P., Trenin V. V. 2003. Seleksiya i reproduksiya lesnykh drevesnykh porod: Uchebnik [Breeding and Reproduction of Forest Tree Species. The textbook for high schools]. Moscow. 520 p. (In Russian)
- Vostochnoevropeiskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost' [Eastern European forests: Holocene history and modernity]. 2004. Moscow. Book 1. 479 p. Book 2. 575 p. (In Russian)
- Zhuravleva I. A., Bobrov Yu. A. 2012. Struktura monokarpicheskikh pobegov polukustarnika *Solanum dulcamara* L. (*Solanaceae*) [Structure of *Solanum dulcamara* L. (*Solanaceae*) semishrub monocarpic shoots] // Vestnik Tomskogo gos. un-ta. Biologia. V. 17. № 1. P. 32–42. (In Russian)

Сведения об авторах

Стаменов Мирослав Найчев

к. б. н., н.с. лаборатории моделирования экосистем
Институт физико-химических и биологических проблем
почвоведения РАН – обособленное подразделение ФИЦ ПНЦБИ РАН, Пушкино
E-mail: mslv-eiksb@inbox.ru

Stamenov Miroslav Naichev

Ph. D. in Biological Sciences, Researcher of the laboratory of ecosystem modeling
Institute of physicochemical and biological problems
in soil sciences of the RAS, Pushchino
E-mail: mslv-eiksb@inbox.ru

ФЛОРИСТИКА

УДК 582.29

ЛИШАЙНИКИ И БЛИЗКОРОДСТВЕННЫЕ ГРИБЫ ДУБРАВ ПЕТРИКОВСКОГО РАЙОНА ГОМЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ (РЕСПУБЛИКА БЕЛАРУСЬ)

© А. П. Яцына
A. P. Yatsyna

Lichens and related fungi of oak forests
of the Petrikovsky district, Gomel Region (Republic of Belarus)

ГНУ «Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси»
220072, Республика Беларусь, г. Минск, ул. Академическая, д. 27. Тел.: +375 (17) 284-20-14, e-mail: lihenologs84@mail.ru
Белорусский государственный университет
220030, Республика Беларусь, г. Минск, пр. Независимости, д. 4. Тел.: +375 (17) 209-55-04, e-mail: lihenologs84@mail.ru

Аннотация. На основании исследований лишенобиоты дубрав Петриковского района Гомельской области (Республика Беларусь), проведённых в 2021 г. в 10 локалитетах, составлен аннотированный список, включающий 100 видов лишайников и 5 видов нелихенизированных сапротрофных грибов. Лишайник *Coenogonium luteum* впервые приводится для Беларуси; 16 видов являются новыми для Гомельской области. *Calicium adspersum*, *Chaenotheca chlorella*, *Hypotrachyna revoluta* и *Parmotrema stuppeum* включены в Красную книгу Беларуси и впервые приводятся для Петриковского района. К индикаторным лишайникам старовозрастных лесов относятся 18 видов. Во всех обследованных 10 локалитетах отмечен 31 вид.

Ключевые слова: биологическое разнообразие, *Coenogonium luteum*, новые находки, индикаторные виды, дубовые леса.

Abstract. Based on studies of lichenbiota of oak forests of Petrikovsky district (Gomel Region, Republic of Belarus), carried out in 2021 in 10 localities, an annotated list, including 100 species of lichens and 5 species – related fungi, was compiled. Lichen *Coenogonium luteum* is published for the first time for Belarus; 16 species are new for the Gomel Region. *Calicium adspersum*, *Chaenotheca chlorella*, *Hypotrachyna revoluta* and *Parmotrema stuppeum* are included in the Red Data Book of Belarus and are presented for the first time for the Petrikovsky district. The indicator lichens of old-growth forests include 18 species. In all surveyed 10 localities, 31 species were noted.

Keywords: biological diversity, *Coenogonium luteum*, new finds, indicator species, oak forests.

DOI: 10.22281/2686-9713-2021-2-40-47

Введение

В библиографическом перечне, посвящённом биологическому разнообразию лишенобиоты Беларуси, отсутствуют публикации по инвентаризации лишайников и близкородственных грибов в дубравах (Yatsyna, Merzhvinski, 2012, 2019). В некоторых статьях и монографиях по лишенобиоте отдельных природных или административных территорий республики содержится информация о видах, отмеченных в дубовых лесах, а также приводятся сведения о приуроченности лишайников к субстратам.

В рамках государственной темы лаборатории микологии ИЭБ им. В. Ф. Купревича на 2021–2025 гг. «Фитоценотическое разнообразие мико- и лишенобиоты дубрав Беларуси: таксономический состав, экологическая структура, роль дубовых лесов в сохранении биологического разнообразия грибов и лишайников» в 2021 г. началось планомерное исследование лишайников в дубравах Полесско-Приднепровского геоботанического района. Со-

гласно данным министерства лесного хозяйства Беларуси, площадь дубовых лесов в республике составляет около 2,9% от всей лесопокрытой площади страны (Lesnoi..., 2021). В изучаемом нами регионе дубравы распространены преимущественно на территории Гомельской области.

Изучение биологического разнообразия лишайников и близкородственных грибов Петриковского района проводилось только на территории НП «Припятский» (Golubkov, 2011). В. В. Голубковым обследованы лесные биотопы в окрестностях деревень Судибор и Снядин (Петриковский р-н.). В монографии, посвящённой лишенобиоте НП «Припятский», приводится около 15 видов лишайников из Петриковского р-на (Golubkov, 2011).

Таким образом, проводимые исследования по инвентаризации видового разнообразия лишайников и близкородственных грибов в дубравах Петриковского района актуальны и имеют большое природоохранное значение.

Материал и методы исследования

Сбор гербарного материала проводился в мае–июне 2021 г. в дубравах Петриковского района Гомельской области. Всего обследованы 10 выделов дубовых лесов в пределах 4 лесничеств Петриковского лесхоза: Копаткевичское, Кошевичское, Лучицкое и Сметанинское. Общая площадь исследуемых лесов составила 231,6 га. На территории Петриковского лесхоза находятся 3 памятника природы местного значения (ППМЗ) – «Дубрава». Обследованные дубовые леса представлены следующими типами: снытевые, кисличные, папоротниковые, приручейно-пойменные и орляковые. Возраст всех дубрав, за исключением приручейно-пойменных, – около 110 лет. Во всех обследованных дубравах осуществлялись выборочные рубки, в том числе и на территории трёх ППМЗ «Дубрава». Обследованные в лишенологическом плане дубравы характеризуются одновозрастным составом деревьев, практически полным отсутствием валежа. Отдельно стоящие старые деревья возрастом более 130 лет и выше в дубравах не были отмечены. Следовательно, можно предположить, что обследованные леса возникли путем естественного возобновления после сплошной рубки в начале XX в. или же благодаря зарастанию лесом лугов.

Всего собраны более 300 образцов лишайников. Камеральная обработка полевого материала проведена в лаборатории микологии ИЭБ с использованием световой микроскопии: бинокля Olympus SZ 6 и микроскопа Olympus BX 51. Образцы внесены в гербарную базу данных и хранятся в лишенологическом гербарии лаборатории микологии (MSK-L). Исследования состава лишайниковых веществ родов *Cetrelia* W. L. Culb. et C. F. Culb., *Lepraria* Ach. и *Parmotrema* A. Massal. проведены методом тонкослойной хроматографии в системе растворителей С (Orange et al., 2001). Индикаторные виды лишайников и нелихенизированных сапротрофных грибов старовозрастных лесов выделены по работе J. Motiejūnaitė с соавторами (Motiejūnaitė et al., 2004).

Ниже приводятся описание пунктов исследований с указанием их местонахождения, названий лесничеств, номеров кварталов и выделов, характеристики местообитания, даты сборов образцов лишайников.

Локалитеты проведения исследований

1 – окрестности д. Дуброва, Копаткевичское л-во, кв. 51, выд. 9. 52°23'29,3"N, 28°40'13,4"E. Дубрава снытевая. 15.06.2021.

2 – окрестности д. Филатовка, Кошевичское л-во, кв. 50, выд. 1. ППМЗ «Дубрава», 52°27'50,6"N, 28°38'38,7"E. Дубрава кисличная. 5.05.2021.

3 – окрестности д. Лучицы, Лучицкое л-во, кв. 60, выд. 4. 52°28'48,2"N, 28°48'32,5"E. Пойма р. Птичь. Дубрава папоротниковая. 5.05.2021.

4 – окрестности д. Хвойня, Лучицкое л-во, кв. 18, выд. 23. 52°32'34,5"N, 28°46'07,8"E. Дубрава приручейно-пойменная. 16.06.2021.

5 – окрестности д. Дуброва, Копаткевичское л-во, кв. 52, выд. 2. 52°23'15,8"N, 28°41'32,5"E. ППМЗ «Дубрава». Дубрава кисличная. 15.06.2021.

6 – окрестности д. Филиповичи, Кошевичское л-во, кв. 70, выд. 2. ППМЗ «Дубрава». 52°26'34,9"N, 28°38'43,5"E. Дубрава кисличная. 5.05.2021.

7 – окрестности д. Людвинов, Сметаничское л-во, кв. 30, выд. 10. 52°15'03,6"N, 28°37'08,7"E. Дубрава папоротниковая. 17.06.2021.

8 – окрестности д. Деменка, Кошевичское л-во, кв. 14, выд. 28. 52°30'52,9"N, 28°44'10,8"E. Дубрава орляковая. 4.05.2021.

9 – окрестности д. Лучицы, Лучицкое л-во, кв. 60, выд. 4. 52°28'45,2"N, 28°48'37,8"E. Пойма реки Птичь. Дубрава папоротниковая. 5.05.2021.

10 – окрестности д. Деменка, Кошевичское л-во, кв. 14, выд. 40. 52°30'49,5"N, 28°44'36,6"E. Дубрава орляковая. 4.05.2021.

Результаты и обсуждение

В результате проведённых исследований в дубравах Петриковского района выявлено 100 видов лишайников и 5 видов сапротрофных нелихенизированных грибов: *Chaenothecopsis pusilla*, *C. rubescens*, *Microcalicium disseminatum*, *Phaeocalicium polyporaеum* и *Stenocybe pullatula*.

Впервые для территории Беларуси указывается *Coenogonium luteum* (рис.). Этот лишайник характеризуется накипным зеленоватым талломом; апотеции 0,2–1,3 мм в диаметре, с жёлто-оранжевым диском; споры двухклеточные 6–11 × 2,5–3,5 мкм. Известен в соседних странах – Латвии, Польше, России и Украине (Gagarina, 2015).

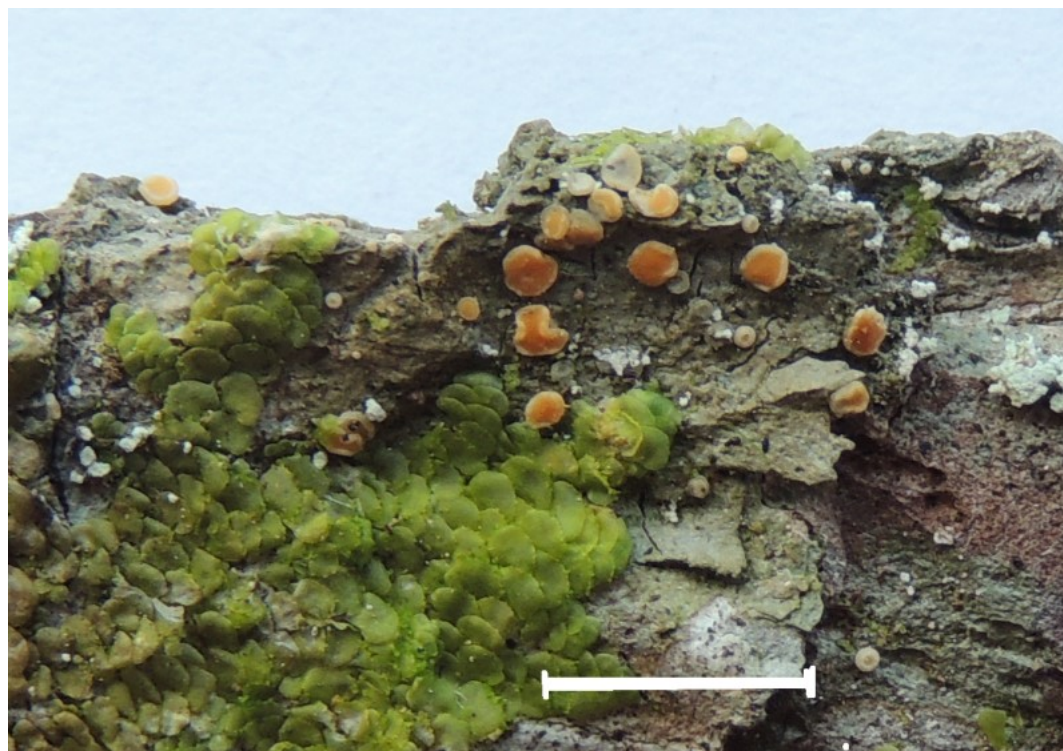


Рис. Внешний вид лишайника *Coenogonium luteum* (Dicks.) Kalb & Lücking; шкала 5 мм.

Fig. Appearance of lichen *Coenogonium luteum* (Dicks.) Kalb & Lücking; scale 5 mm.

Виды в списке расположены в алфавитном порядке. Номенклатура таксонов приводится по сводке А. Nordin et al. (2011). После названия вида указан номер пункта сбора и субстрат, на котором он был собран.

Условные обозначения: ! – впервые приводится для Беларуси, !! – новый вид для Гомельской области, (И) – индикаторный вид старовозрастных лесов, + – нелихенизированный сапротрофный гриб.

Аннотированный список видов лишайников и сапротрофных нелихенизированных грибов дубрав Петриковского района

- Acrocordia gemmata* (Ach.) A. Massal. – 1, 5, 6, 8, на коре *Quercus robur* L.
Alyxoria varia (Pers.) Ertz et Tehler – 1–10, на коре *Q. robur*.
Amandinea punctata (Hoffm.) Coppins et Scheid. – 3, 5, на коре *Q. robur*.
Anaptychia ciliaris (L.) Körb. ex A. Massal. – 4, 8, на коре *Q. robur*.
!!(И) *Arthonia arthonioides* (Ach.) A. L. Sm. – 1, 2, 5, 6, на коре *Q. robur*.
A. radiata (Pers.) Ach. – 7, 8, на коре *Carpinus betulus* L.
A. spadicea Leight. – 2, 5, 7, на коре *Q. robur*.
!!(И) *A. vinosa* Leight. – 3, на коре *Q. robur*.
(И) *Arthothelium ruanum* (Massal.) Zwackh. – 7, на коре *C. betulus*.
Athallia cerinella (Nyl.) Arup et al. – 2, 5, 7, на коре *Populus tremula* L.
!!(И) *Bacidia arceutina* (Ach.) Arnold – 2, 5, на коре *C. betulus*; 1, 5, 7, на коре *Corylus avellana* (L.) H. Karst.
(И) *B. rubella* (Hoffm.) A. Massal. – 1–7, на коре *Q. robur*.
!! *Bacidina delicata* (Larbal. ex Leight.) V. Wirth & Vězda – 3, на коре *Q. robur* (основания ствола, временно затопляемая часть коры).
!! *B. egenula* (Nyl.) Vězda – 2, на коре *C. betulus*; 6, на коре *Q. robur*.
(И) *Bactrospora dryina* (Ach.) A. Massal. – 5, 7, на коре *Q. robur*.
Biatora globulosa (Flörke) Fr. – 3, 5, 6, на коре *Acer platanoides* L.
Buellia griseovirens (Turner et Borrer ex Sm.) Almb. – 1, 3, 4, на коре *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.; 7, на коре *Betula pendula* Roth; 8, на коре *C. betulus*.
(И) *Calicium adpersum* Pers. – 7, на коре *Q. robur*.
C. salicinum Pers. – 3, 4, на коре *Q. robur*.
Caloplaca cerina (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr. – 2, 7, на коре *P. tremula*.
Candelariella xanthostigma (Pers. ex Ach.) Lettau – 1–10, на коре лиственных деревьев.
Cetrelia monachorum (Zahlbr.) W. L. Culb. & C. F. Culb. – 4, 5, 6, на коре *Q. robur*.
(И) *Chaenotheca brachypoda* (Ach.) Tibell – 2, 3, 7, на коре *Q. robur*.
!!(И) *C. brunneola* (Ach.) Müll. Arg. – 4, на древесине *Q. robur*.
(И) *C. chlorella* (Ach.) Müll. Arg. – 5, 8, на коре *Q. robur*.
C. chrysocephala (Ach.) Th. Fr. – 2, на коре *Q. robur*.
C. ferruginea (Turner ex Sm.) Mig. – 4, 7, на коре *Q. robur*; 5, 8, на коре *Pinus sylvestris* L.
C. furfuracea (L.) Tibell – 3, 7, на коре *Q. robur*.
C. phaeocephala (Turner) Th. Fr. – 9, 10, на коре *Q. robur*.
C. stemonea (Ach.) Müll. Arg. – 7, 10, на коре *Q. robur*.
C. trichialis (Ach.) Hellb. – 1–10, на коре *Q. robur*.
+*Chaenothecopsis pusilla* (Ach.) A. F. W. Schmidt – 8, на древесине *Q. robur*.
!!(И) +*C. rubescens* Vain. – 1, 5, 8, на коре *Q. robur*.
(И) *Chrysothrix candelaris* (L.) J. R. Laundon – 6, на коре *Q. robur*.
Cladonia cenotea (Ach.) Schaer. – 4, 9, валеж, на древесине *Q. robur*.
C. coniocraea (Flörke) Spreng. – 1–10, на коре лиственных деревьев.
C. digitata (L.) Hoffm. – 2, 5, 6, 8, 10, на коре *P. sylvestris*.
C. macilenta Hoffm. – 9, валеж, на древесине *Q. robur*.

!, !! *Coenogonium luteum* (Dicks.) Kalb & Lücking – 4, на коре *Q. robur*.
C. pineti (Ach.) Lücking et Lumbsch – 5, на коре *P. sylvestris*; 9, на коре *Q. robur*.
Evernia prunastri (L.) Ach. – 1–10, на коре лиственных деревьев.
 !!(И) *Fellhanera gyrophorica* Sérus., Coppins, Diederich & Scheid. – 5, 6, 7, на коре *Q. robur*.
Flavoparmelia caperata (L.) Hale – 1–10, на коре *C. betulus*, *Q. robur*.
Graphis scripta (L.) Ach. – 1–10, на коре *C. betulus*, *C. avellana*.
Hypocenomys scalaris (Ach.) M. Choisy – 2, 5, 10, на коре *P. sylvestris*.
Hypogymnia physodes (L.) Nyl. – 1–10, на коре лиственных деревьев.
 (И) *Hypotrachyna revoluta* (Flörke) Hale – 4, на коре *Frangula alnus* Mill.
Imshaugia aleurites (Ach.) S. L. F. Mey. – 4, 6, 10, на древесине *Q. robur*.
 (И) *Inoderma byssaceum* (Weigel) Gray – 1–10, на коре *Q. robur*.
Lecanora allophana (Ach.) Nyl. – 2, 5, 7, на коре *P. tremula*.
L. carpinea (L.) Vain. – 1–10, на коре лиственных деревьев.
L. glabrata (Ach.) Malme – 1–10, на коре *C. betulus*.
L. symmicta (Ach.) Ach. – 7, на коре *Pyrus communis* L.
L. thysanophora R. C. Harris – 1–10, на коре *C. betulus*.
Lecidella elaeochroma (Ach.) M. Choisy – 1–10, на коре лиственных деревьев.
Lepra albescens (Huds.) Hafellner – 1–10, на коре *Q. robur*.
L. amara (Ach.) Hafellner – 2, 5, 8–10, на коре *Q. robur*.
Lepraria incana (L.) Ach. – 1, 2, 5, 6, 10, на коре *P. sylvestris*.
L. finkii (B. de Lesd.) R.C. Harris – 1–10, на коре лиственных деревьев.
Melanelixia glabrata (Lamy) Sandler et Arup – 1–10, на коре *C. betulus*.
M. subaurifera (Nyl.) O. Blanco, et al. – 2, 4, 6–8, 9, на коре *F. alnus*.
Melanohalea exasperatula (Nyl.) O. Blanco et al. – 1–10, на коре лиственных деревьев.
Micarea denigrata (Fr.) Hedl. – 2, 4, 5, 8, 9, валеж, на древесине *Q. robur*.
M. prasina Fr. s. str. – 2, 5, 8, 10, валеж, на древесине *Q. robur*.
 !!(И)+ *Microcalicium disseminatum* (Ach.) Vain. – 1–10, на коре *Q. robur*.
Parmelia sulcata Taylor – 1–10, на коре лиственных деревьев.
Parmelina tiliacea (Hoffm.) Hale – 5, 8, на коре *Q. robur*.
Parmeliopsis ambigua (Hoffm.) Nyl. – 2, 5, на коре *P. sylvestris*.
Parmotrema stuppeum (Taylor) Hale – 9, на коре *Q. robur*.
Peltigera praetextata (Flörke ex. Sommerf.) Zopf – 1, 5, 7, 8, у основания ствола, на коре *Q. robur*.
Pertusaria leioplaca (Ach.) DC. – 1–10, на коре *C. betulus*.
 !!+ *Phaeocalicium polyporaeum* (Nyl.) Tibell – 4, на плодовом теле *Trichaptum biforme* (Fr.) Ryvarden
Phaeophyscia ciliata (Hoffm.) Moberg – 2, 7, на коре *P. tremula*.
P. orbicularis (Neck.) Moberg – 1–10, на коре лиственных деревьев.
Phlyctis agelaea (Ach.) Flot. – 7, на коре *C. betulus*.
P. argena (Ach.) Flot. – 1–10, на коре лиственных деревьев.
Physcia adscendens H. Olivier – 1–10, на коре лиственных деревьев.
P. stellaris (L.) Nyl. – 1–10, на коре лиственных деревьев.
P. tenella (Scop.) DC. – 1–10, на коре лиственных деревьев.
Physconia distorta (Wirth.) J. R. Laundon – 2, 5, 7, на коре *P. tremula*.
P. enteroxantha (Nyl.) Poelt – 1, 6, на коре *C. betulus*.
Placynthiella icmalea (Ach.) Coppins et P. James – 1, на коре *Q. robur*.
Platismatia glauca (L.) W. L. Culb. & C. F. Culb. – 4, на коре *Q. robur*.
Polycauliona candelaria (L.) Froden et al. – 4, на коре *Q. robur*.
P. polycarpa (Hoffm.) Froden et al. – 1–10, на коре лиственных деревьев.
Pseudevernia furfuracea (L.) Zopf – 2, 5, 7, 10, на коре *Q. robur*.
Pyrenula nitida (Wiegel) Ach. – 1–10, на коре *C. betulus*.
 (И) *P. nitidella* (Flörke ex Schaer.) Müll. Arg. – 2, 5, 9, на коре *C. betulus*.

Ramalina farinacea (L.) Ach. – 1–10, на коре лиственных деревьев.
R. fraxinea (L.) Ach. – 1, 5, 7, 9, 10, на коре *Q. robur*.
R. pollinaria (Westr.) Ach. – 1–10, на коре лиственных деревьев.
 !! *Reichlingia leopoldii* Diederich & Scheid. – 1, 9, на коре *Q. robur*.
Ropalospora viridis (Tonsberg) Tonsberg – 1–10, на коре *C. betulus*.
 (И) *Sclerophora pallida* (Pers.) Y. J. Yao & Spooner – 5, 6, на коре *A. platanoides*.
 !!+ *Stenocybe pullatula* (Ach.) Stein – 3, 4, на ветках *A. glutinosa*.
 !! *Strangospora pinicola* (A. Massal.) Körb. – 4, на коре *Q. robur*.
 !! *Thelocarpon lichenicola* (Fuckel) Poelt & Hafellner – 2, обочина дороги, земляная насыпь, на почве.
Toniniopsis subincompta (Nyl.) Kistenich et al. – 1, 3, 5, 8, 9, на коре *Q. robur*.
Trapeliopsis flexuosa (Fr.) Coppins & P. James – 9, на древесине *Q. robur*.
Tuckermannopsis chlorophylla (Willd.) Hale – 4, на коре *Q. robur*.
Usnea dasopoga (Ach.) Nyl. – 4, на коре *Q. robur*.
U. hirta (L.) F. H. Wigg. – 2, 7, 9, 10, на коре *Q. robur*.
U. subfloridana Stirt. – 7, 9, на коре *Q. robur*.
 !! *Veizdaea aestivalis* (Ohlert) Tsch.-Woess & Poelt – 6, у основания ствола, на замшелой коре *Q. robur*.
Xanthoria parietina (L.) Th. Fr. – 1–10, на коре лиственных деревьев.

Для Гомельской области впервые приводятся 16 видов лишайников и нелихенизированных грибов: *Arthonia arthonioides*, *A. vinosa*, *Bacidia arceutina*, *Bacidina delicata*, *B. egenula*, *Chaenotheca brunneola*, *Chaenothecopsis rubescens*, *Coenogonium luteum*, *Fellhanera gyrophorica*, *Microcalicium disseminatum*, *Phaeocalicium polyporaеum*, *Reichlingia leopoldii*, *Stenocybe pullatula*, *Strangospora pinicola*, *Thelocarpon lichenicola* и *Veizdaea aestivalis* (Tsurukau, 2018). Среди редких видов, найденных в дубравах Петриковского района, хочется отметить: *Phaeocalicium polyporaеum*, *Strangospora pinicola*, *Thelocarpon lichenicola* и *Veizdaea aestivalis*. Выше перечисленные виды ранее были известны из 1 локалитета в республике. Такие виды, как *Phaeocalicium polyporaеum* и *Strangospora pinicola*, известны ранее из Брестской области, НП «Беловежская пуща» (Yatsyna, 2019). Лишайники *Thelocarpon lichenicola* и *Veizdaea aestivalis* – Витебской области, НП «Браславские озера» (Biologicheskoe..., 2014).

В результате обследования на территории дубрав найдены 4 вида лишайников, занесённых в Красную книгу Беларуси (Krasnaya..., 2015): *Calicium adpersum* (1 местонахождение), *Chaenotheca chlorella* (2), *Hypotrachyna revoluta* (1) и *Parmotrema stuppeum* (1). Перечисленные виды впервые приводятся для Петриковского района Гомельской области. Лишайник *Parmelina tiliacea* включён в список профилактической охраны ККРБ (Krasnaya..., 2015).

В дубравах отмечены 18 видов индикаторных лишайников и нелихенизированных сапротрофных грибов, характерных для старовозрастных лесов Центральной Европы (по: Motiejūnaitė et al., 2004): *Arthonia arthonioides*, *A. vinosa*, *Arthothelium ruanum*, *Bacidia arceutina*, *B. rubella*, *Bactrospora dryina*, *Calicium adpersum*, *Chaenotheca brachypoda*, *C. brunneola*, *C. chlorella*, +*Chaenothecopsis rubescens*, *Chrysothrix candelaris*, *Fellhanera gyrophorica*, *Hypotrachyna revoluta*, *Inoderma byssaceum*, +*Microcalicium disseminatum*, *Pyrenula nitidella* и *Sclerophora pallida*.

Подавляющее большинство видов лишайников и близкородственных грибов встречаются на коре лиственных деревьев – 95 видов. Наибольшее количество видов отмечено на коре *Quercus robur* – 53 и *Carpinus betulus* – 19 видов. На древесине – 8 видов: *Chaenotheca brunneola*, +*Chaenothecopsis pusilla*, *Cladonia cenotea*, *C. macilenta*, *Imshaugia aleurites*, *Micarea denigrata*, *M. prasina* s. str. и *Trapeliopsis flexuosa*. На плодовом теле трутовика *Trichaptum biforme* найден *Phaeocalicium polyporaеum*, на почве – *Thelocarpon lichenicola*.

Во всех обследованных 10 локалитетах отмечен 31 вид (29,5% общего числа видов); среди них наблюдается субстратная приуроченность к определённой породе дерева. Так, часть видов встречались на коре *Quercus robur*: *Alyxoria varia*, *Candelariella xanthostigma*, *Chaenotheca trichialis*, *Cladonia coniocraea*, *Evernia prunastri*, *Flavoparmelia caperata*, *Hypogymnia physodes*, *Inoderma byssaceum*, *Lecanora carpineae*, *Lepra albescens*, *Lepraria lobifera*, *Melanohalea exasperatula*, +*Microcalicium disseminatum*, *Parmelia sulcata*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Phlyctis argena*, *Physcia adscendens*, *P. stellaris*, *P. tenella*, *Polycauliona polycarpa*, *Ramalina farinacea*, *R. pollinaria* и *Xanthoria parietina*. На гладкой коре *Carpinus betulus* отмечены следующие виды: *Flavoparmelia caperata*, *Graphis scripta*, *Lecanora glabrata*, *L. thysanophora*, *Lecidella elaeochroma*, *Lepra albescens*, *Melanelixia glabrata*, *Pertusaria leioplaca*, *Phlyctis argena*, *Pyrenula nitida* и *Ropalospora viridis*.

Заключение

Таким образом, наличие индикаторных и охраняемых видов лишайников в дубравах Петриковского района свидетельствует о длительности существования и хорошей сохранности лесных экосистем. Выявленные местонахождения видов можно использовать для организации биомониторинга популяций охраняемых лишайников. Наличие индикаторных и охраняемых видов в лесных экосистемах позволяет использовать лишайники для выделения ключевых биотопов и, таким образом, ограничить вырубку и сохранить обследованные дубравы в Петриковском районе.

Список литературы

- [Biologicheskoe...] Биологическое разнообразие Национального парка «Браславские озера»: грибы и лишайники. 2014. Минск: Белорусский Дом печати. 200 с.
- [Gagarina] Гагарина Л. В. 2015. Гиалектовые лишайники внетропической Евразии. СПб.: Нестор-История. 240 с.
- [Golubkov] Голубков В. В. 2011. Лихенобиота Национального парка «Припятский». Минск: Белорусский Дом печати. 192 с.
- [Krasnaia...] Красная книга Республики Беларусь. Растения: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений. 4-е изд. 2015. Минск: Беларусь. Энцикл. им. П. Броўкі. 448 с.
- [Lesnoi...] Лесной фонд. URL: <https://mlh.by/our-main-activities/forestry/forests/>. Дата обращения: 28.06.2021.
- Motiejūnaitė J., Czyżewska K., Ciešliński S. 2004. Lichens — indicators of old-growth forests in biocentres of Lithuania and NE Poland // *Botanica Lithuanica*. 10 (1). P. 59–74.
- Nordin A., Moberg R., Tønsberg T., Viikainen O., Dalsätt Å., Myrdal M., Snitting D., Ekman S. 2011. Santesson's checklist of Fennoscandian lichen-forming and lichenicolous fungi. Ver. April 29, 2011. URL: <http://130.238.83.220/santesson/home.php>. Дата обращения: 28.06.2021.
- Orange A., James P. W., White F. J. 2001. Microchemical methods for the identification of lichens. London. 101 p.
- Tsurykau A. 2018. A provisional checklist of the lichens of Belarus // *Opuscula Philolichenum*. 17. P. 374–479.
- [Yatsyna] Яцына А. П. 2019. Аннотированный список лишайников, лихенофильных и нелихенизированных грибов НП «Беловежская пуща» (Беларусь) // *Разнообразие растительного мира*. № 1 (1). С. 17–32.
- [Yatsyna, Merzhvinski] Яцына А. П., Мержвинский Л. М. 2012. Практикум по лишайникам. Витебск: УО «ВГУ имени П. М. Машерова». 212 с.
- [Yatsyna, Merzhvinski] Яцына А. П., Мержвинский Л. М. 2019. Практикум по накипным лишайникам Беларуси. 2019. Витебск: УО «ВГУ имени П. М. Машерова». 276 с.

References

- Biologicheskoe raznoobrazie Natsional'nogo parka «Braslavskie ozero»: griby i lishainiki [Biological diversity of the Braslav Lakes National Park: fungi and lichens]. Minsk: Belorusskii Dom pechati. 200 p. (*In Russian*)
- Gagarina L. V. 2015. Gialektovye lishainiki vnetropicheskoi Evrazii [Hialectic lichens of extratropical Eurasia]. SPb.: Nector-istoriya. 240 p. (*In Russian*)
- Golubkov V. V. 2011. Lichenobiota Natsional'nogo parka «Pripyatskii» [Lichenobiota of the Pripyatsky National Park]. Minsk: Belorusskii Dom pechati. 192 p. (*In Russian*)
- Krasnaia kniga Respubliki Belarus'. Rasteniia: redkie i nakhodiashchiesia pod ugrozoi ischeznoeniia vidy dikorastushchikh rastenii [Red Data Book of the Republic of Belarus. Plants: rare and endangered species of wild plants]. 4-e izd. 2015. Minsk: Belarus. Entsycl. imia P. Broŭki. 448 p. (*In Russian*)
- Lesnoi fond [Forest fund]. URL: <https://mlh.by/our-main-activities/forestry/forests/>. Date of address: 28.06.2021. (*In Russian*)

- Motiejūnaitė J., Czyżewska K., Cieśliński S. 2004. Lichens — indicators of old-growth forests in biocentres of Lithuania and NE Poland // *Botanica Lithuanica*. 10 (1). P. 59–74.
- Nordin A., Moberg R., Tønsberg T., Vitikainen O., Dalsätt Å., Myrdal M., Snitting D., Ekman S. 2011. Santesson's checklist of Fennoscandian lichen-forming and lichenicolous fungi. Ver. April 29, 2011. URL: <http://130.238.83.220/santesson/home.php>. Date of address: 28.06.2021.
- Orange A., James P. W., White F. J. 2001. Microchemical methods for the identification of lichens. London. 101 p.
- Tsurykau A. 2018. A provisional checklist of the lichens of Belarus // *Opuscula Philolichenum*. 17. P. 374–479.
- Yatsyna A. P. 2019. Annotirovannyi spicok lishainikov, lichenofil'nykh i nelichenizirovannykh gribov NP «Belovezhskaya pushcha» (Belarus) [Annotated list of lichens, lichenophilic and non-lichenized fungi of the NP «Belovezhskaya Pushcha» (Belarus)] // *Raznoobrazie rastitel'nogo mira*. № 1 (1). P. 17–32. (*In Russian*)
- Yatsyna A. P., Merzhvinski L. M. 2012. Practicum po lishainikam [Practicum on lichens]. Vitebsk: UO «VGU imeni P. M. Masherova». 212 p. (*In Russian*)
- Yatsyna A. P., Merzhvinski L. M. 2019. Practicum po nakipnym lishainikam Belarusi [Practicum on lichens in Belarus]. Vitebsk: UO «VGU imeni P. M. Masherova». 276 p. (*In Russian*)

Сведения об авторах

Яцына Александр Петрович

к. б. н., ведущий научный сотрудник
Институт экспериментальной ботаники
им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси, Минск
E-mail: lihenologs84@mail.ru

доцент кафедры ботаники
Белорусский государственный университет, Минск
E-mail: lihenologs84@mail.ru

Yatsyna Aleksander Petrovich

Ph. D. in Biological Sciences, Leading Researcher
V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany
of the NAS of Belarus, Minsk
E-mail: lihenologs84@mail.ru

Ass. Professor of the Dpt. of Botany
Belarusian State University, Minsk
E-mail: lihenologs84@mail.ru

ГЕОБОТАНИКА

УДК 58.002

ОТ ИНВЕНТАРИЗАЦИИ ЗЕМЕЛЬ К ИХ ПАСПОРТИЗАЦИИ (ВЗГЛЯДЫ Л. Г. РАМЕНСКОГО И ИХ РАЗВИТИЕ В СССР)

© В. Б. Голуб
V. B. Golub

From land inventory to their certification
(views of L. G. Ramenskii and their development in the USSR)

Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН
445003, Россия, г. Тольятти, ул. Комзина, д. 10. Тел.: +7 (864) 248-93-78, e-mail: vbgolub2000@mail.ru

Аннотация. Статья посвящена одному из направлений деятельности выдающегося отечественного эколога – Леонтия Григорьевича Раменского. Начиная с 1930-х годов, Раменский разрабатывал теоретические и практические вопросы типологии земель, которая в своей основе тождественна развернувшейся в странах Европы около 30 лет назад классификации биотопов в рамках таких проектов, как CORINE, Palaearctic Habitats, EUNIS. Различно лишь применение их результатов. Типология земель предназначена для хозяйственного использования биотопов, а классификация в проектах CORINE, Palaearctic Habitats, EUNIS – для их охраны. Л. Г. Раменский создал новое направление экологии – типологию земель, или, иными словами, науку о типологии биотопов. Противником развития этого направления в СССР был академик В. Р. Вильямс. Детальная характеристика биотопов, сопровождавшаяся их картографированием, называлась паспортизацией земель. Острая необходимость в паспортизации возникла после появления больших площадей пустующих земель на Северном Кавказе и Калмыкии в первой половине 1940-х годов. Раменский подготовил инструкцию для проведения паспортизации этих земель. В дальнейшем подобные инструкции несколько раз переиздавались. В них рекомендовалось проводить картирование угодий в масштабе 1 : 10000–1 : 25000 для сельскохозяйственных районов и 1 : 25000–1 : 50000 – для пустынных, полупустынных и горных районов. По мнению автора, это было не что иное, как картирование биотопов, рассчитанное на их сельскохозяйственную эксплуатацию. С конца 1950-х годов паспортизацию природных кормовых угодий стали делать повсеместно на территории Советского Союза. В инструкциях указывалось, что переобследование сенокосов и пастбищ должно осуществляться, как правило, через каждые 15 лет, а в районах интенсивного использования – через 10 лет. При переходе к рыночным формам ведения сельского хозяйства паспортизация биотопов природных кормовых угодий в России прекратилась в начале 1990-х годов. В Западной Европе крупномасштабное картирование биотопов было начато позже, спустя 30–40 лет после того, как оно было внедрено в практику в Советском Союзе.

Ключевые слова: биография, история науки, картирование биотопов, инвентаризация природных кормовых угодий.

Abstract. The article is devoted to one of the activities of the outstanding domestic ecologist Leonty Grigorievich Ramenskii. In the 1930s, Ramenskii began to develop theoretical and practical issues of lands typology. In essence, the concept of the land's typology by Ramenskii does not differ from the classification of biotopes, which began to be developed in European countries about 30 years ago under such projects as CORINE, Palaearctic Habitats, EUNIS. Only their results use differs. The lands typology is intended for the economic exploitation of biotopes, and their classification in the CORINE, Palaearctic Habitats, EUNIS projects for their protection. Ramenskii created a new direction of ecology, namely, the typology of lands, or in other words, the science of the typology of biotopes. Academician V. R. Williams was a strong opponent of the development of this direction of science in the USSR. Detailed characterization of biotopes was accompanied by their mapping. This characteristic was called land certification. Large areas of vacant land appeared in the first half of the 1940s in the North Caucasus and Kalmykia. There was an urgent need for certification of these lands. Ramenskii prepared instructions for carrying out certification. Similar instructions were reprinted several times in the future. In accordance with these instructions, it is necessary to carry out mapping of lands during their certification on a scale of 1 : 10000–1 : 25000 for agricultural areas and 1 : 25000–1 : 50000 for desert, semi-desert and mountainous areas. The author believed that this was nothing more than a mapping of biotopes, designed for their agricultural exploitation. Since the late 1950s, the certification of natural forage lands began to be carried out everywhere throughout the Soviet Union. The instructions indicated that re-survey of hayfields and pastures should be carried out, as a rule, every 15 years, and in areas of intensive use after 10 years. In Russia, large-scale mapping of natural hayfield and pasture biotopes ceased in the early 1990s with the transition to market forms of farming. In Western Europe, large-scale biotope mapping began 30–40 years later than in the Soviet Union.

Keywords: biography, history of science, biotope mapping, inventory of natural forage lands.

DOI: 10.22281/2686-9713-2021-2-48-58

Важным направлением современной экологии, которое развивается в странах европейского союза (ЕС), стало картографирование биотопов. Оно начало осуществляться в 1970-х годах в отдельных землях Германии (Bauer, 1975; Wilmanns et al., 1978), но широкое распространение получило только в конце XX – начале XXI вв., когда стали разрабатываться их классификации, такие как CORINE, Palaearctic Habitats, EUNIS (Richard et al., 2014; Lavrinenko, 2020). Однако, по нашему мнению, картографирование биотопов с детальным описанием их контуров в СССР было начато гораздо раньше, благодаря работам Л. Г. Раменского. Попытаемся это подтвердить, используя как существующие публикации, так и архивные документы.

В 1932–1935 гг. Раменский, работая во Всесоюзном научно-исследовательском институте кормов (ВНИИ кормов)¹, руководил инвентаризацией природных кормовых угодий, которая его не удовлетворяла своей поверхностностью (Golub, 2015). В 1937 г. он начал агитацию за новый её цикл, включая в неё не только сенокосы и пастбища, но и леса. При её осуществлении такая инвентаризация охватила бы большую часть площади наземных экосистем СССР. Раменский считал, что организовывать её должна Академия наук СССР. В Архиве Российской академии наук (РАН) сохранились тезисы его докладов на эту тему, подготовленные в 1937 г. Из них следует, что Раменский предложил начать новую инвентаризацию земель СССР, сопровождаемую составлением крупномасштабных карт. При этом предлагалось использовать «колхозный актив», а в качестве методологической основы – накопленный во ВНИИ кормов опыт. С такими инициативами он выступил во ВНИИ кормов, Совете по изучению производительных сил (СОПС)², а также отправил записку соответствующего содержания в президиум Академии наук.

Раменский различал несколько вариантов инвентаризации земель по степени их детальности, которые сопровождаются их картографированием: 1) схематичная 2) полусхематичная 3) детальная. Он пояснял:

«три центра инвентаризации имеют ясное отражение в масштабе составляемых в целях учёта карт и планов: а) схематичная инвентаризация мирится с картами масштаба 1 : 500000 и мельче. Как правило, эти карты не могут выразить распределение отдельных типов земель, а дают представление только о более или менее сложных комплексах типов, выражаемых расчленением территории на природно-хозяйственные микрорайоны; б) полусхематичная инвентаризация может быть выражена на картах масштаба около 1 : 50000 – 1 : 100000. Этот масштаб позволяет выделить на карте сравнительно узкие ландшафтные комплексы типов (мезокомплексы, например, притеррасную и прирусловую части поймы, крупные склоны различных экспозиций и т. д.); в) детальная инвентаризация связана с картографированием в масштабе около 1 : 10000 – 1 : 25000. Этот масштаб позволяет выделить площади отдельных типов земель, в ряде случаев – разности типов и микрокомплексов (пустынная степь с солонцеватыми и т. д.)»³.

«Соответственно различной дробности учёта, классификация земель должна быть разработана в нескольких вариантах различной степени детальности, начиная от подробных местных классификаций мелких разностей земель и кончая немногими схематично-широкими учётными категориями общесоюзного значения. Однако, все центры классификаций различной степени детальности должны быть основаны на одних и тех же принципах, должны представлять единую систему. <...> В основу классификации должен быть положен экологический принцип – характеристика территории как местообитания растений и с. х. животных»⁴.

¹ В настоящее время это Федеральный научный центр кормопроизводства и агроэкологии имени В. Р. Вильямса (ФНЦ «ВИК им. В. Р. Вильямса»).

² На свой доклад в СОПС Л. Г. Раменский пригласил президента АН СССР В. Л. Комарова (Архив Российской академии наук (РАН). Ф. 277. Оп. 4. Ед. хр. 1230. Л. 29).

³ АРАН. Ф. 582. Оп. 3. Д. 184. Тезисы докладов Л. Г. Раменского «Основные вопросы методологии учёта земельных ресурсов» и заключение акад. В. Р. Вильямса на работы проф. Раменского по экологии, типологии и опытному делу. Л. 7–8.

⁴ АРАН. Ф. 582. Оп. 3. Д. 62. Л. 2–3. Л. Г. Раменский. «К постановке производственного учёта сельскохозяйственных и лесных угодий СССР».

Раменский считал, что Академия наук СССР обязана поставить вопрос о проведении учёта земель «в 1938 г. перед Совнаркомом и Наркомземом СССР. Осенью должны быть предприняты первые шаги к организации этих работ; зимою должно быть создано совещание, на котором будут представлены итоговые выводы из всех предшествующих работ и должны быть детально обсуждены вопросы организации и методики работ предстоящих; эти работы должны быть в полной мере развернуты к концу зимы 1938/1939 гг.»⁵.

Предложения Раменского о тотальной инвентаризации и картировании сельскохозяйственных и лесных угодий, сделанные 1937 г., хотя и с разной степенью детальности, выглядят совершенно нереалистическими для этого периода жизни страны. Только совсем недавно, в 1935 г., закончилась схематичная инвентаризация природных кормовых угодий СССР, которая оказалась никому не нужной из-за катастрофического сокращения поголовья скота в период коллективизации. На естественных сенокосах и пастбищах имелось избыточное количество кормов, значительно превосходящее потребность в них. Даже на проведение этой поверхностной инвентаризации не было ни денег, ни кадров для её осуществления (Golub, 2015). Активность Раменского в 1937 г. в этом направлении можно как-то понять, зная его биографию и ситуацию, сложившуюся в СССР в это время, и, в частности, в Институте кормов, где он работал. В стране развернулась истерия в поисках «врагов народа», шли массовые аресты. Из Института кормов были изгнаны несколько сотрудников вместе с известным луговедом И. В. Лариным якобы за то, что они не «вскрыли вредительских установок по планированию животноводства» (Golub Pastushenko, 2015). Раменский же, как говорили в те годы, был «из бывших» – отец его был богатым домовладельцем в Санкт-Петербурге. От него по наследству ему до революции перешел большой капитал, который, был национализирован. Он явно находился, как это сказали бы сейчас, в группе серьёзного риска. Возможно, ожидание репрессий и вызванное им тревожное состояние заставляло Раменского демонстрировать такими грандиозными проектами полезность своей деятельности и самого существования для общества диктатуры пролетариата.

Инициативы Раменского не были поддержаны. Более того, большой авторитет у большевистского руководства в области агрономии, почвоведения и луговедения В. Р. Вильямс написал во ВНИИ кормов отрицательный отзыв на тезисы Раменского, касавшиеся типологии и картографирования сельскохозяйственных угодий. Он оценил такие работы «если не как вредные, то как совершенно бесполезные...» (Vilyams, 1952 : 191). Хорошо, что он отнёс предложения Раменского к невинным, поскольку в противном случае это уже бы граничило с вредительством, за которое обычно приписывали в те годы «врагам народа».

Вопросами методики картографирования типов земель Раменский начал заниматься еще в 1932 г., работая по совместительству в Научно-исследовательском институте организации территории⁶. Бригада под его руководством составила карту типов земель совхоза «Красная Звезда» в Сталинградской области, о чём Раменский пишет в своей неопубликованной книге «Опыт рационализации комплексного почвенно-геоботанического изучения земель»⁷. Карта была в масштабе 1:50000 и, естественно, изображённые на ней контуры угодий были комплексные, что требовало их раскраски полосками разных цветов. В другой своей книге Раменский указывает, что однородность контуров «может быть строго соблюдена в крупномасштабных съёмках (1/5000 и крупнее), и то далеко не всегда. В зависимости от масштаба исследований приходится выделять участки в большей или меньшей степени комплексные...» (Ramenskii, 1938 : 359).

⁵Там же. Л. 8.

⁶ Научно-исследовательский институт организации территории (НИИОТ) существовал в 1932–1937 гг. Находился в подчинении Главного управления землеустройства Народного комиссариата земледелия СССР.

⁷Два тома рукописи книги хранятся в Российском государственном архиве экономики (РГАЭ). Ф. 399. Оп. 3. Д. 35, 36.

Раменский, являясь по совместительству сотрудником СОПС АН СССР⁸, в 1938 г. продолжил методические работы в Московской области по углубленной характеристике природных кормовых угодий, в сочетании с их картографированием в крупном масштабе и обучением этой работе колхозников. Можно предполагать, что, проводя эксперимент с участием крестьян, Раменский, с одной стороны, демонстрировал, выражаясь языком того времени, «развёртывание научно-исследовательской работы в условиях колхозного производства», а, с другой, – попутно проводил действительно нужные ему методические проработки. Вероятно, их осуществление в 1938 г. в этом направлении обязано поддержке его друга и учителя В. Л. Комарова, который был председателем СОПС (Golub, 2014).

В 1940-х годах в лексиконе Раменского появилось понятие «паспортизация земель». Её задачей в области оценки природных кормовых угодий является «произвести качественно-количественный учёт естественных пастбищ и сенокосов и дать научно обоснованный материал по их производственной характеристике, необходимой для планирования мероприятий по рациональному использованию и улучшению пастбищ и сенокосов республик, краёв, областей, районов и отдельных землепользований. В содержание работ по паспортизации естественных пастбищ и сенокосов входит производство обследований в натуре и характеристика их в отношении следующих показателей: а) природных свойств – рельефа, почв, растительности, общих гидрологических условий и пр.; б) хозяйственного состояния – степени выбитости, заочкаренности, засорённости, закустаренности, каменистости и т. д.; в) современных кормовых особенностей – урожайности, общего сбора кормовой массы, качеству урожая, пригодности его для разных видов скота, сезона использования, полноты использования пастбищ и т. д.; г) современных условий эксплуатации – обеспеченности хозяйственными постройками, водопоем, затишками, прогонами, землеустроенности, ветеринарно-санитарного состояния и т. д.; д) мероприятий по дальнейшему использованию и улучшению пастбищ и сенокосов» (Ramenskii, Tsatsenkin, 1949, p. 68). Паспортизация земель – это более углубленный этап характеристики угодий в сравнении с их инвентаризацией, при которой угодья характеризуются и учитываются по типам, но без описания каждого контура. Паспортизация сопровождается количественной и качественной характеристикой каждого контура земель, отображённого на карте.

По информации, которая содержится в отчёте Раменского за 1945 г.⁹ и в статье в соавторстве с его учеником И. А. Цаценкиным (Ramenskii, Tsatsenkin, 1949), до Великой Отечественной войны работы по паспортизации пастбищ в небольшом объёме проводились в Дагестане и республиках Закавказья. Они осуществлялись без участия ВНИИ кормов и, по мнению Раменского, эти работы не базировались на должной научной основе. Их недостаток заключался в отсутствии комплексности и увязанности параметров среды и растительности при характеристике типов земель.

Настоятельная потребность в паспортизации земель появилась, когда в стране оказались огромные пустующие площади после депортации из европейской части СССР в 1943–1944 гг. балкарцев, чеченцев, ингушей, калмыков. Эти территории были разделены между соседними республиками, областями, а также переведены в государственный фонд. Так, Дагестану в 1944 г. были переданы несколько районов Чечено-Ингушской АССР¹⁰. Большая часть Калмыкии отошла к Астраханской области, где 1208 тыс. га были включены в государственный фонд, которые стали считаться зимними отгонными пастбищами. Ими могли пользоваться Астраханская, Ростовская, Сталинградская области, Ставропольский край,

⁸ СОПС – Совет по изучению производительных сил – научно-исследовательское учреждение при Академии наук СССР (1930–1960 гг.).

⁹ РГАЭ. Ф. 32. Оп. 2. Д. 1132. Л. 1–8.

¹⁰ Указ Президиума Верховного Совета СССР от 7 марта 1944 года «О ликвидации Чечено-Ингушской АССР и об административном устройстве её территории». Библиотека нормативно-правовых актов Союза Советских Социалистических республик (http://www.libussr.ru/doc_ussr/ussr_4483.htm).

Грузинская ССР¹¹ и Дагестанская АССР. Для раздела этих земель между хозяйствами и обоснования мер рациональной эксплуатации необходима была качественная и количественная характеристика отдельных участков, отображенных на карте, или, иными словами, – паспортизация угодий¹².

Народный комиссариат земледелия СССР поручил ВНИИ кормов участие в паспортизации пастбищ в Дагестане, а затем и общее руководство этой работой на всём Кавказе. Раменский и Цаценкин пишут, что уже в 1946 г. были разработаны «Инструктивные указания по содержанию и методике проведения паспортизации естественных пастбищ и сенокосов» (Ramenskii, Tsatsenkin, 1949). Хотя эта инструкция уже существовала во второй половине 1940-х годов, но в типографии она была напечатана лишь спустя 6 лет после смерти Раменского (Tsatsenkin et al., 1959). В основном, это руководство содержит положения, которые уже имелись в его статьях, но только более детализированные с приложением образцов форм, которые следует заполнять. Обратим внимание на наиболее важные её пункты.

Полевые обследования проводятся с картированием в масштабе 1 : 10000–1 : 25000 для сельскохозяйственных районов и 1 : 25000–1 : 50000 – для пустынных, полупустынных и горных районов. При масштабе карты 1:10000 в отдельный контур выделяется не менее 0,25 га, при масштабе 1 : 25000 – не менее 1,5 га и при масштабе 1 : 50000 – не менее 6 га. Картирование ведется маршрутным способом. При масштабе 1 : 10000 расстояние между маршрутами должно быть не более 200 м, при масштабе 1 : 25000 – не более 500 м, при масштабе 1 : 50000 – не более 1 км.

На избираемых типичных пунктах («станциях») биотоп характеризуется наиболее подробно: производится полное описание растительности, почв, культуртехнического состояния и рельефа, определяется урожайность, собираются образцы растений (гербарий) и почв. Для работы на типичном пункте («станции») требуется 1–1,5 часа. На промежуточных пунктах («точках») угодья характеризуются менее подробно, отражаются только характерные их особенности. В этих пунктах описывается сокращенно флористический состав растительности и почвенная прикопка, даётся общая характеристика контура. Для работы на «точке» требуется 20–30 минут.

Каждый контур карты должен иметь как минимум одну «станцию» или «точку». На более крупных контурах должно быть несколько «станций» или «точек»; характеристика таких контуров составляется на основе нескольких «станций» или «точек». Т. е. каждый контур, нанесенный на карту, должен быть осмотрен типологами. Каково должно быть соотношение между «станциями» и «точками» в первой опубликованной инструкции не указано.

Полевые работы выполняются совместно геоботаниками, почвоведом, землеустроителями и их техническими помощниками. К последним относятся сезонные рабочие, которые делают почвенные разрезы, прикопки, берут укосы для определения урожайности кормового угодья. В необходимых районах в отряды включаются специалисты по водоснабжению (гидролог или гидротехник). Классификация природных кормовых угодий должна быть комплексной, то есть всесторонне отражать природные условия (рельеф местности, почву, растительность, условия увлажнения и др.). Она должна быть иерархической, содержащей классы, подклассы, группы типов и типы. Типы подразделяются на виды их хозяйственного состояния (модификации). Пахотные земли подразделяются на классы по топоэкологическим условиям с последующим более дробным расчленением по почвенным признакам агротехнического и мелиоративного значения.

В результате обследования землепользователю передаются: а) карта типов пастбищ

¹¹ Перегон овец из Грузии на зимние пастбища «Чёрных земель», находящихся на берегу Каспийского моря, отражён в художественном фильме «Белый караван» режиссёров Э. Шенгелая и Т. Мелиава (Киностудия «Грузия-фильм», 1963 г.).

¹² Постановление Совета Министров СССР от 21 июня 1946 г. № 1300 «О распределении зимних пастбищ госфонда «Чёрные Земли» в Астраханской области и мероприятиях по улучшению их использования». Библиотека нормативно-правовых актов Союза Советских Социалистических республик. (http://www.libussr.ru/doc_ussr/ussr_4600.htm).

и сенокосов; б) карта хозяйственного (культуртехнического) состояния пастбищ и сенокосов; в) карта мероприятий по улучшению и правильному использованию пастбищ и сенокосов; г) паспорт пастбищ и сенокосов землепользования, в котором характеризуется каждый контур, включая оценку его продуктивности и перечень необходимых мероприятий по его улучшению, как кормового угодья.

В марте 1947 г. Министерство сельского хозяйства СССР обязало ВНИИ кормов осуществить паспортизацию пастбищ госфонда «Чёрные земли». В апреле этого же года была сформирована специальная Черноземельская экспедиция под научным руководством Цаценкина. Экспедиция состояла из трёх отрядов, в каждый из которых входил геоботаник, топограф и лаборант. Был также организован стационар. К каждому отряду и стационару была прикреплена автомашина (рис. 1, 2).



Рис. 1. Экспедиция ВНИИ кормов по паспортизации госфонда «Чёрные земли». 1947 г.
Фото М. Т. Комарова. Музей ФНЦ «ВИК им. В. Р. Вильямса».

Fig. 1. Expedition of the All-Union institute of forage, which carried out certification of the state fund «Black Lands». 1947. Photo by M. T. Komarov. Museum of the Federal Williams Research center of forage production and agroecology.

В результате работы этой экспедиции была закартирована площадь в 1,2 млн. га в масштабе 1:100000 (Tsatsenkin, 1957). Но в 1956–1959 гг. Землеустроительной экспедицией Министерства сельского хозяйства СССР под началом сотрудников ВНИИ кормов Цаценкина и О. Н. Чижикова на Чёрных землях и Кизлярских пастбищах была сделана их паспортизация с составлением крупномасштабных карт в масштабе 1:25000. Комплексные отряды, в состав которых входили геоботаник, почвовед и землеустроитель, обследовали на этой территории более 3 млн. га. Для каждого хозяйства были подготовлены по три карты: 1) геоботаническая, 2) хозяйственного состояния, 3) рекомендуемых мероприятий по их использованию (Trofimov et al., 2014). Поскольку в основе легенд геоботанических карт лежала фитотопологическая классификация природных кормовых угодий Раменского, то, по сути, это была типологическая карта земель или, другими словами, карта биотопов.

«В паспорте каждый контур кормовых угодий должен быть охарактеризован индивидуально, с полным учётом его неповторимых конкретных особенностей». Тем не менее, каждый контур должен быть отнесён к определённому типу классификации земель (биотопов), как к продукту «более или менее далеко идущего обобщения, схематизации (Ramenskii, 1950 : 256). <...> «Каждый тип, каждое подразделение классификации должно иметь выражение в растительности (дикой и культурной – состав, урожайность, сорняки и пр.) и в почвах, в особенностях залегания в ландшафте и т. д. Нужны не классификации почв, расти-

тельности, местоположений и пр., разрозненные и лишь механически друг на друга накладываемые, нужна классификация земель во всем многообразии и единстве их комплексной характеристики» (Ramenskii, 1950 : 485–486).



Рис. 2. Комплексная характеристика угодья на «станции» при паспортизации госфонда «Чёрные земли». 1947 г.
Фото М. Т. Комарова. Музей ФНЦ «ВИК им. В. Р. Вильямса».

Fig. 2. Comprehensive characteristics of the land at the representative station during the certification of the state fund «Black Lands». 1947. Photo by M. T. Komarov.
Museum of the Federal Williams Research center of forage production and agroecology.

Для оценки условий местообитаний Раменский предлагал применять экологические шкалы, существовавшие в машинописном виде, которыми вначале 1950-х годов могли пользоваться сотрудники Раменского. Опубликованы они были позже (Ramenskii et al., 1956). Дополнительно к собственно паспортизации Раменский считал необходимым для повышения научной значимости этой работы организовывать стационары и полустационары на главных типах сенокосов и пастбищ в целях установления их урожайности, ёмкости и сезонной динамики кормовой массы.

Картографические контуры, писал Раменский, должны выделяться непосредственно в поле на основе осмотра и описания пастбищ и сенокосов по ходу маршрута, а также более подробной их характеристики на «станциях» и «точках»; выдел контуров производится совместно всеми специалистами группы (геоботаником, почвоведом, землеустроителем). Контур должен быть однороден по положению на рельефе, почве, ботаническому составу (с учётом преобладающих и характерных растений), хозяйственного состояния. В работах по паспортизации необходимо использовать материалы аэрофотосъёмки.

В камеральных условиях после обработки всех геоботанических описаний растительности по экологическим шкалам их бланки раскладываются на группы по сходству экологических показателей, почв, положению на рельефе. Эти группы описаний характеризуют тип земли, которые объединяются в группы типов, подклассы и классы. Растительность типа отображается средним списком его показателей: общее проективное покрытие, высота травостоя, обилие отдельных растений. В качестве средних предлагается использовать медианы и тертили предварительно ранжированных показателей. В случаях, когда растение встречается меньше чем в 1/3 описаний, но больше чем в 15%, тогда показатель обилия выводится как среднее из имеющихся данных, и оно ставится в скобках. Если растение встречается меньше чем в 15%

всех случаев, то присутствие этого растения отмечается знаком плюс. Таким образом, тип угодий характеризовался не только обилием отдельных растений, но их встречаемостью. Для почвенных признаков также выводятся медианные и тертильные значения.

Легенда к карте должна представлять собой перечень типов и хозяйственных модификаций, к которым, обычно, относились сильно деградированные под влиянием выпаса пастбища. При этом должны получить отражение в карте растительность, почва, условия залегания по рельефу, хозяйственное состояние угодий.

С конца 1950-х годов паспортизация природных кормовых угодий стала проводиться сначала выборочно, а потом повсеместно на территории Советского Союза. Кроме вышеупомянутой, было издано еще несколько инструкций по ее проведению (Tsatsenkin et al., 1967; Kartsev et al., 1973; Gaydamaka et al., 1984). В последней из них указывалось, что число «станций» и «точек» зависит не только от масштаба, но и степени расчленённости рельефа. Выделено пять категорий сложности рельефа. При масштабе картирования 1 : 10000 для первой категории сложности рекомендуется на 1000 га делать, в среднем, 10 «станций» и 50 «точек», при пятой категории сложности – 22 «станции» и 105 «точек». При масштабе 1 : 25000 для первой категории – 3–4 «станции» и 17 «точек», пятой – 7 «станций» и 35 «точек». В этом же руководстве записано, что переобследование сенокосов и пастбищ должно делаться, как правило, через каждые 15 лет, а в районах их интенсивного использования – через 10 лет. И такая паспортизация с составлением крупномасштабных карт биотопов, занятых природными кормовыми угодьями, осуществлялась вплоть до распада СССР институтами системы Гипрозем¹³.

В государствах ЕС существует два основных типа картографирования биотопов: выборочное и всей территории какой-либо области. Селективное картографирование осуществляется в первую очередь на охраняемых законом биотопах. При картографировании биотопов всей площади определенного района они рассматриваются независимо от статуса их правовой защиты. Такое картографирование предназначено для характеристики состояния всего ландшафта. Оно в основном используется для ландшафтного планирования, а также для оценки требований законодательства в отношении регулирования компенсации за нарушения, наносимые природе антропогенными воздействиями. Отдельно стоит картографирование городских биотопов. Поскольку населённые пункты, особенно города, обычно сильно отличаются по своим экологическим условиям от естественного ландшафта, для этих территорий рекомендуется специфический подход. Он должен учитывать особенности микроклиматических условий, плотную застройку, загрязнение среды, уплотнение почвы, флору и фауну, отличающиеся от окружающей город местности.

Кроме стран ЕС, примеры картографирования биотопов имеются в Турции (Güngöroğlu, 2010; Çakmak, Aytas, 2020), в Беларуси (Grummo et al., 2017). Планируют их проводить, используя классификацию биотопов EUNIS, в Украине (Lasak et al., 2018; Kuzemko, 2020). Надо заметить, что в Украине и в Беларуси, как и в других бывших республиках СССР, картографирование биотопов природных кормовых угодий уже проводилось при советской власти с использованием топоэкологической классификации, основу которой разработал Раменский еще в 1930-е годы.

В России пока вопрос о широком развёртывании картографирования биотопов и его финансировании не ставится. Если такое решение когда-либо будет принято, то для разработки методики этого процесса будет полезно привлечь опыт паспортизации биотопов природных кормовых угодий, который осуществлялся в Советском Союзе 50–70 лет тому назад. Старые материалы крупномасштабного картирования биотопов, проведённого в СССР, можно использовать для оценки их динамики.

¹³ Институты «Гипрозем» — землеустроительные организации в СССР в ведомстве Министерства сельского хозяйства. В настоящее время в России эти институты являются акционерными обществами.

Список литературы

- Bauer H. J. 1975. Kartierung ökologisch wertvoller Gebiete im Biotopsicherungs-Programm Nordrhein-Westfalen // Mitteilungen der Landesanstalt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung Nordrhein-Westfalen. Bd. 13 (3). S. 66–71.
- Çakmak M. H., Aytas Z. 2020. Determination and mapping of EUNIS habitat types of Mamak District (Ankara), Turkey // *Acta Biol. Turcica*. Vol. (4). P. 227–236.
- [Gaydamaka et al.] Гайдамака Е. И., Деркаева Н. Я., Фриев Т. А., Савченко И. В., Черкесов А. М., Чижиков О. Н., Дмитрива С. И., Преображенская Н. Н., Дутикова В. А., Терехова В. И., Петрова М. Д., Гранитов А. И., Габеев М. Д., Прислонов В. М., Елесин Г. С. 1984. Общесоюзная инструкция по проведению геоботанического обследования природных кормовых угодий и составлению крупномасштабных геоботанических карт. М.: Колос. 105 с.
- [Golub] Голуб В. Б. 2014. Некоторые факты биографии Л. Г. Раменского (30-е годы XX века) // *Растительность России*. № 25. С. 131–140. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2013.23.122>
- [Golub] Голуб В. Б. 2015. Л. Г. Раменский: типология и инвентаризация природных кормовых угодий СССР в 1930-е годы // Историко-биологические исследования. Т. (4). С. 43–63.
- [Golub, Pastushenko] Голуб В. Б., Пастушенко Н. Ф. 2015. Тайны «личного дела» профессора Ларина // *Растительность России*. № 26. С. 154–161. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2015.26.154>
- [Grummo et al.] Груммо Д. Г., Цвирко Р. В., Куликова Е. Я., Зеленкевич Н. А., Мойсейчик Е. В., Русецкий С. Г., Жилинский Д. Ю., Ермоленкова Г. В., Романова М. Л., Вознячук Н. Л., Пучило А. В., Шустова С. Ю., Новик С. А., Созинов О. В. 2017. Растительность и биотопы национального парка «Нарочанский» с картой наземной растительности (М 1:60000) и картой биотопов (М 1:60000). Минск. 82 с.
- [Kartsev et al.] Карцев Г. А., Куликов В. П., Дутикова В. А., Шилов М. П., Габеев М. Д., Шорохова М. В. 1973. Временные указания по геоботаническому обследованию природных кормовых угодий колхозов, совхозов и других сельскохозяйственных предприятий РСФСР. М. 112 с.
- Güngöröğlu C. 2010. Entwicklung eines Biotopkartierungsverfahrens für die Türkei mit Hilfe von GIS- und Fernerkundungstechnik (Fallbeispiel Nationalpark Köprülü Kanyon) Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie, Georg-August-Universität. Göttingen. 265 S.
- [Kuzemko] Куземко А. А. 2020. Інвентаризація біотопів (оселищ) України в рамках міжнародних зобов'язань: досягнення та виклики // Моніторинг та охорона біорізноманіття в Україні: Прикладні аспекти моніторингу та охорони біорізноманіття / Сер.: Conservation Biology in Ukraine. Вип. 16. Т. 3. Київ; Чернівці: Друк Арт. С. 70–76.
- [Lavrinenko] Лавриненко И. А. 2020. Подходы европейских экологов к типологии и картированию местообитаний // *Геоботаническое картографирование*. СПб. С. 51–77. <https://doi.org/10.31111/geobotmap/2020.51>
- [Lasak et al.] Ласак Р., Шеффер Я., Куземко А. 2018. Методологія польового картування оселищ // Національний каталог біотопів України. За ред. А. А. Куземко Я. П. Дідуха, В. А. Онищенко, Я. Шеффера. Київ: ФОП Клименко Ю. Я. С. 405–411.
- [Ramenskii] Раменский Л. Г. 1938. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз. 620 с.
- [Ramenskii] Раменский Л. Г. 1950 а. Вопросы классификации, типировки и характеристики пастбищ и сенокосов при их паспортизации // *Бот. журн.* Т 35. № 3. С. 254–262.
- [Ramenskii] Раменский Л. Г. 1950 б. Классификация земель по их растительному покрову // *Проблемы ботаники*. Вып. 1. С. 484–512.
- [Ramenskii] Раменский Л. Г. 1951. К рационализации методов паспортизации пастбищ и сенокосов СССР // *Вопросы кормодобывания*. Вып. 3. С. 120–134.
- [Ramenskii, Tsatsenkin] Раменский Л. Г., Цаценкин И. А. 1949. Разработка методики инвентаризации и районирования кормовых площадей в районах отгонного животноводства // *Вопросы кормодобывания*. Вып. 2. С. 67–71.
- [Ramenskii et al.] Раменский Л. Г., Цаценкин Л. Г., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз. 472 с.
- Richard D., Spyropoulou R., Poncet L., Evans D., Ichter J., Pereira M. I. 2014. Terrestrial habitat mapping in Europe: an overview. Luxembourg. 152 p. <https://doi.org/10.2800/11055>
- [Trofimov et al.] Трофимов И. А., Трофимова Л. С., Яковлева Е. П., Савченко И. В. 2014. Геоботаническое изучение и оценка природных кормовых угодий СССР и России // Всероссийский научно-исследовательский институт кормов им. В. Р. Вильямса на службе российской науки и практики. М.: Россельхозакадемия. С. 18–109.
- [Tsatsenkin] Цаценкин И. А. 1957. Введение // Воронов А. Г. (ред.) Труды Прикаспийской экспедиции. Растительность и кормовые ресурсы западной части Прикаспийской низменности и Ергеней. М. С. 3–7.
- [Tsatsenkin et al.] Цаценкин И. А., Антипин Н. А., Чижиков О. Н., Ненароков М. И., Кавер М. В. 1959. Методика паспортизации природных кормовых угодий. М.: Изд-во Министерства сельского хозяйства СССР. 111 с.
- [Tsatsenkin et al.] Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А., Кавер М. В., Ненароков М. И. 1967. Методика паспортизации природных кормовых угодий. М. 126 с.
- [Vilyams] Вильямс В. Р. 1952. О типологии сенокосов и пастбищ. Отзыв на тезисы Л. Г. Раменского // *Собрание сочинений*. Т. 10. М.: Гос. изд-во сельскохозяйственной литературы. С. 189–191.
- Wilmanns O., Kratochwil A., Kämmer F. 1978. Biotop-Kartierung in Baden-Württemberg // *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Baden-Württemberg*. Bd. 11. S. 191–205.

References

- Bauer H. J. 1975. Kartierung ökologisch wertvoller Gebiete im Biotopsicherungs-Programm Nordrhein-Westfalen // Mitteilungen der Landesanstalt für Ökologie, Landschaftsentwicklung und Forstplanung Nordrhein-Westfalen. Bd. 13 (3). S. 66–71.
- Çakmak M. H., Aytaç Z. 2020. Determination and mapping of EUNIS habitat types of Mamak District (Ankara), Turkey // *Acta Biol. Turcica*. Vol. (4). P. 227–236.
- Gaydamaka Ye. I., Derkayeva N. Ya., Friyev T. A., Savchenko I. V., Cherkesov A. M., Chizhikov O. N., Dmitriva S. I., Prebrazhenskaya N. N., Dutikova V. A., Terekhova V. I., Petrova M. D., Granitov A. I., Gabeyev M. D., Prisolonov V. M., Yelesin G. S. 1984. Obshcheyuznaya instruktziya po provedeniyu geobotanicheskogo obsledovaniya prirodnikh kormovykh ugodiy i sostavleniyu krupnomasshtabnykh geobotanicheskikh kart [All-Union instructions for conducting a geobotanical survey of natural forage lands and drawing up large-scale geobotanical maps]. Moscow. 105 p. (In Russian)
- Golub V. B. 2014. Some facts of the L. G. Ramensky biography (the 30th years of the XX century) // *Rastitel'nost' Rossii*. № 25. P. 122–132. (In Russian). <https://doi.org/10.31111/vegrus/2013.23.122>
- Golub V. B. 2015. L. G. Ramensky: typology and inventory of natural forage lands of the USSR in the 1930s // *Istoriiko-biologicheskoye issledovaniya*. Vol. 7. № 4. P. 43–63. (In Russian)
- Golub V. B., Pastushenko N. F. 2015. Secrets of personal data file for professor Larin // *Rastitel'nost' Rossii*. № 26. P. 154–161. (In Russian). <https://doi.org/10.31111/vegrus/2015.26.154>
- Grummo D. G., Tsvirko R. V., Kulikova E. Ya., Zelenkevich N. A., Moyseychik E. V., Rusetskiy S. G., Zhilinskiy D. Yu., Yermolenkova G. V., Romanova M. L., Voznyachuk N. L., Puchilo A. V., Shustova S. Yu., Novik S. A., Sozinov O. V. 2017. Rastitelnost i biotopy natsionalnogo parka «Narochanskiy» s kartoy nazemnoy rastitelnosti (M 1:60000) i kartoy biotopov (M 1:60000) [Vegetation and biotopes of the national park «Narochansky» with a map of terrestrial vegetation (M 1:60000) and a map of biotopes (M 1:60 000)]. Minsk. 82 p. (In Russian)
- Güngöroğlu C. 2010. Entwicklung eines Biotopkartierungsverfahrens für die Türkei mit Hilfe von GIS- und Fernerkundungstechnik (Fallbeispiel Nationalpark Köprülü Kanyon) Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie, Georg-August-Universität. Göttingen. 265 S.
- Kartsev G. A., Kulikov V. P., Dutikova V. A., Shilov M. P., Gabeyev M. D., Shorokhova M. V. 1973. Vremennyye ukazaniya po geobotanicheskomu obsledovaniyu prirodnikh kormovykh ugodiy kolkhozov, sovkhozov i drugikh sel'skokhozyaystvennykh predpriyatiy RSFSR [Temporary instructions for a geobotanical survey of natural fodder lands of collective farms, state farms and other agricultural enterprises of the RSFSR]. Moscow. 112 p. (In Russian)
- Kuzemko A. A. 2020. Inventaryzatsiya biotopiv (oselyshch) Ukrainy v ramkakh mizhnarodnykh zobov'yazan': dosyahnennya ta vyklyky [Inventory of biotopes (settlements) of Ukraine within the framework of international obligations: achievements and challenges] // *Monitorynh ta okhorona bioriznomanittya v Ukraini: Prykladni aspekty monitorynhu ta okhorony bioriznomanittya / Ser.: Conservation Biology in Ukraine*. Vol. 16 (3). Kyiv; Chernivtsi. P. 70–76. (In Ukrainian)
- Lasak R., Sheffer YA., Kuzemko A. 2018. Metodolohiya pol'ovoho kartuvannya oselyshch [Methodology of field mapping of settlements] // *Natsional'nyy katalog biotopiv Ukrainy / Eds. Kuzemko A. A., Didukh Ya. P., Onyshchenko V. A., Sheffer Ya.* Kiev. P. 405–411. (In Ukrainian)
- Lavrinenko I. A. 2020. Approaches of European ecologists to typology and mapping of habitats // *Geobotanicheskoye kartografirovaniye*. P. 51–77. (In Russian). <https://doi.org/10.31111/geobotmap/2020.51>
- Ramenskii L. G. 1938. Introduction to integrated soil-geobotanical research of lands. Moscow. 620 p. (In Russian)
- Ramenskii L. G. 1950 a. Voprosy klassifikatsii, tipirovki i kharakteristiki pastbishch i senokosov pri ikh pasportizatsii [Questions of classification, typing and characteristics of pastures and hayfields during their certification] // *Bot. zhurn.* Vol. 35. № 3. P. 254–262. (In Russian)
- Ramenskii L. G. 1950 b. Klassifikatsiya zemel po ikh rastitelnomu pokrovu [Classification of lands according to their vegetation cover]. *Problemy botaniki*. Vol. 1. Moscow; Leningrad. P. 484–512. (In Russian)
- Ramenskii L. G. 1951. K ratsionalizatsii metodov pasportizatsii pastbishch i senokosov SSSR [On the rationalization of the methods of certification of pastures and hayfields of the USSR] // *Voprosy kormodobyvaniya*. Vol. 3. P. 120–134. (In Russian)
- Ramenskii L. G., Tsatsenkin I. A. 1949. Razrabotka metodiki inventarizatsii i rayonirovaniya kormovykh ploshchadey v rayonakh otgonnogo zhivotnovodstva [Development of a methodology for inventory and zoning of forage areas in districts of distant-pasture animal husbandry] // *Voprosy kormodobyvaniya*. Vol. 2. P. 67–71. (In Russian)
- Ramenskii L. G., Tsatsenkin L. G., Chizhikov O. N., Antipin N. A. 1956. Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodiy po rastitel'nomu pokrovu [Ecological assessment of fodder lands by vegetation cover]. Moscow. 472 p. (In Russian)
- Richard D., Spyropoulou R., Poncet L., Evans D., Ichter J., Pereira M. I. 2014. Terrestrial habitat mapping in Europe: an overview. Luxembourg. 152 p. <https://doi.org/10.2800/11055>
- Trofimov I. A., Trofimova L. S., Yakovleva Ye. P., Savchenko I. V. 2014. Geobotanicheskoye izucheniye i otsenka prirodnikh kormovykh ugodiy SSSR i Rossii [Geobotanical study and assessment of natural forage lands in the USSR and Russia] // *Vserossiyskiy nauchno-issledovatel'skiy institut kormov im. V. R. Vil'yamsa na sluzhbe rossiyskoy nauki i praktiki*. Moscow. P. 18–109. (In Russian)
- Tsatsenkin I. A., Antipin N. A., Chizhikov O. N., Nenarokov M. I., Kaver M. V. 1959. Metodika pasportizatsii prirodnikh kormovykh ugodiy [Methodology for certification of natural forage lands]. Moscow. 111 p. (In Russian)

- Tsatsenkin I. A., Chizhikov O. N., Antipin N. A., Kaver M. V., Nenarokov M. I.* 1967. Metodika pasportizatsii prirodnykh kormovykh ugodiy [Methodology for certification of natural forage lands]. Moscow. 126 p. (In Russian)
- Vilyams V. R.* 1952. O tipologii senokosov i pastbishch. Otzyv na tezisy L. G. Ramenskogo [On the typology of hayfields and pastures. Review of the theses by L. G. Ramenskii]. Sobraniye sochineniy. Vol. 10. P. 189–191. (In Russian)
- Wilmanns O., Kratochwil A., Kämmer F.* 1978. Biotop-Kartierung in Baden-Württemberg // Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Baden-Württemberg. Bd. 11. S. 191–205.

Сведения об авторах

Голуб Валентин Борисович

д. б. н., исполняющий обязанности гл. н. с.
лаборатории проблем фиторазнообразия и фитоценологии
ФГБУН Самарский исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти
E-mail: vbgolub2000@mail.ru

Golub Valentin Borisovich

Sc. D. in Biological Sciences, Acting Chief Researcher
of the Laboratory of Phytodiversity and Phytocoenology
Samara Federal Research Scientific Center of the RAS,
Institute of Ecology of Volga River Basin of the RAS, Togliatti
E-mail: vbgolub2000@mail.ru

ГЕОБОТАНИКА

УДК 581.553 (574.472)

НОВЫЕ ВЫСШИЕ СИНТАКСОНЫ СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

© Т. М. Лысенко, К. В. Щукина, В. Ю. Нешатаева, Д. С. Шильников, З. В. Дутова
T. M. Lysenko, K. V. Shchukina, V. Yu. Neshataeva, D. S. Shilnikov, Z. V. Dutova

New higher syntaxa of the steppe vegetation in the North Caucasus

ФГБУН Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, лаборатория общей геоботаники
197376, Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, д. 2. Тел.: +7 (812) 372-54-18, e-mail: tlysenko@binran.ru

Аннотация. Геоботанические исследования проведены в 2017, 2019–2021 гг. на Северном Кавказе, в Ставропольском крае (Россия), на магматических горах Бештау, Бык, Верблюды, Джуца, Дубровка, Золотой Курган, Кокуртлы, Лысая, Машук, Юца и Боргустанском и Джинальском хребтах. Синтаксономический анализ, выполненный с позиций подхода J. Braun-Blanquet (1964), позволил установить 2 новых ассоциации (*Allio albid-Dictamnnetum caucasici* ass. nov. hoc loco, *Helianthemo buschii-Elytrigietum stipifoliae* ass. nov. hoc loco), 2 новых союза (*Allio albid-Dictamnnetum caucasici* all. nov. hoc loco, *Helianthemo buschii-Elytrigietum stipifoliae* all. nov. hoc loco) и 1 новый порядок *Galio biebersteinii-Bilacunarietalia microcarpae* ordo nov. hoc loco. Они включены в состав класса *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947.

Ключевые слова: степная растительность, синтаксономия, ассоциация, союз, порядок, Северный Кавказ.

Abstract. Geobotanical studies were carried out in the North Caucasus, in the Stavropol kray (Russia) on Beshtau, Byk, Verbylyud, Dzhusa, Dubrovka, Zolotoy Kurgan, Kokurtly, Lysaya, Mashuk, Yutsa magmatic mountains, Borgustan and Dzhi-nal rings in 2017, 2019–2021. Syntaxonomic analysis carried out from the standpoint of J. Braun-Blanquet approach (1964) made it possible to establish 2 new associations (*Allio albid-Dictamnnetum caucasici* ass. nov. hoc loco, *Helianthemo buschii-Elytrigietum stipifoliae* ass. nov. hoc loco), 2 new alliances (*Allio albid-Dictamnnetum caucasici* all. nov. hoc loco, *Helianthemo buschii-Elytrigietum stipifoliae* all. nov. hoc loco) and 1 new order *Galio biebersteinii-Bilacunarietalia microcarpae* ordo nov. hoc loco. They are included in the class *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947.

Keywords: steppe vegetation, syntaxonomy, association, alliance, order, Northern Caucasus.

DOI: 10.22281/2686-9713-2021-2-59-75

Введение

На протяжении всей истории человечества степные пространства Евразии использовались для скотоводства и земледелия. Возделываемые земли располагались, в основном, на водоразделах и в речных долинах, эти же территории активно использовались для выпаса скота и сенокосения. В России пик распашки земель пришелся на послереволюционное время и 1950–1960-е годы, в результате чего на огромных территориях были разрушены степные экосистемы и созданы агроландшафты, на которых очень быстро произошла потеря плодородия почв. Ставропольский край получил название «житницы страны». В современный период он также остается одним из ключевых сельскохозяйственных регионов Российской Федерации. На его долю приходится до 10% от общих валовых сборов зерна в стране при 5,8 млн га земель сельскохозяйственного назначения (Antonov, 2018).

Во многих регионах Евразии в настоящее время степи сохранились только в условиях рельефа, неудобных для освоения под пашню (Chibilev, 1998, 2003; Levykin, 2005; Ryabinina, 2003; Smelanskii, 2012; Mordkovich, 2014; и др.). Но и эти сохранившиеся участки степей подвергаются антропогенным нарушениям: пастбищным нагрузкам, мелиорации, добыче строительного материала и полезных ископаемых, развитию инфраструктуры

и действию других негативных факторов, связанных с хозяйственной деятельностью человека (Gorshkova et al., 1977; Chibilev, 1998; Cherosov, 2006).

На Северном Кавказе степная растительность распространена на Ставропольской возвышенности, в предгорьях, на магматических горах Предкавказья и в среднем поясе гор на склонах хребтов, и представлена луговыми и разнотравно-дерновиннозлаковыми степями (Ivanov, Kovaleva, 2014). На магматических горах луговая растительность соседствует со степной (Mikhchev, 2000); границы между этими типами растительности часто сложно установить – степные и луговые сообщества содержат высокое число видов разнотравья, в том числе большое количество эндемиков. В условиях выраженной поясности здесь наблюдается инверсия высотных поясов, при которой альпийские элементы флоры опускаются до лесостепного пояса.

Важнейшей задачей сохранения биологического разнообразия в настоящее время является инвентаризация и сохранение оставшихся участков степей. В связи с этим исследование степной растительности Северного Кавказа как части Кавказа имеет фундаментальную значимость. Геоботанические данные о степях региона важны для анализа различий между степной растительностью Европы и Азии и необходимы для создания крупных синтаксономических и ботанико-географических обобщений о травяной растительности Евразии в целом. Публикуемые в настоящей статье данные являются продолжением обнаружения результатов геоботанических исследований растительности Северного Кавказа последних лет (Lysenko et al., 2020a).

Природные условия региона исследований

Исследуемый регион (рис. 1) расположен в месте пересечения северной части горной системы Большого Кавказа и системы предгорных наклонных террасированных равнин и имеет название Северного Кавказа (Shiffers, 1953).

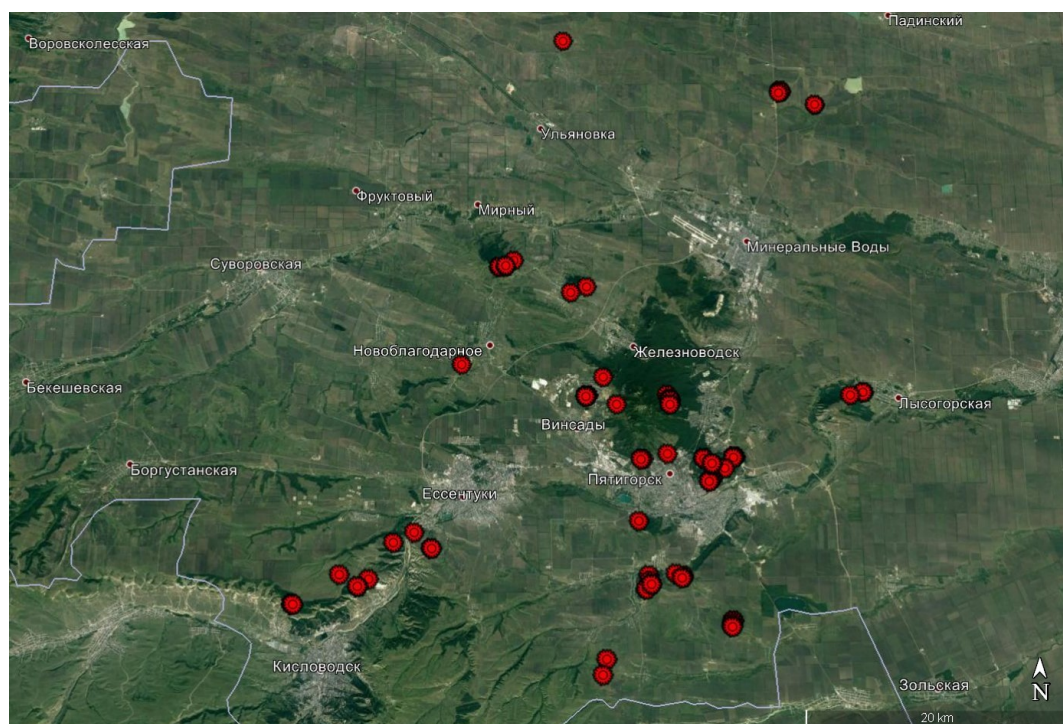


Рис. 1. Локализация геоботанических описаний в регионе исследования (обозначены красными пуансонами).

Fig. 1. Localization of geobotanical relevés in the study region (indicated by red punches).

Здесь сочетаются ландшафты Русской равнины и Большого Кавказа (Shalnev, 1995). Минераловодский выступ совпадает с одноимённой предгорной наклонной равниной, на которой в результате интрузивного новейшего вулканизма появились 18 магматических гор. Все они состоят из одинаковой изверженной породы трахилипарита (Godzevich, 1996). Эта территория носит название вулканического района Пятигорья. Разнородные по своему строению горы вносят черты горного ландшафта в степную равнину (Shiffers, 1953). Боргустанский и Джинальский хребты – горные хребты Большого Кавказа, относящиеся к системе Пастбищного хребта. Они имеют характер куэсты, сложенной глинами, песчаниками и известняками верхнего мела, с обрывистым южным и пологим северным склонами. Вершины представляет собой платообразные поверхности (Fizicheskaja..., 2009).

Климат региона умеренно континентальный, годовая суммарная радиация составляет 107,6 ккал/см², средняя температура января – –4,1°C, июля – 21,7°C, годовое количество осадков – 500 мм с максимумом в июне, коэффициент увлажнения – 0,63. Снеговой покров неустойчив (Agroklimaticheskie..., 1971).

В соответствии с почвенно-географическим районированием Кавказа обследуемая территория относится к Ставропольской группе Приазовско-Предкавказской провинции зоны чернозёмов лесостепной почвенно-географической области (Kuprichenkov, 2005). В качестве почвообразующих пород выступают мергели, известняки, песчаники, глинистые сланцы, гипсоносные глины. Почвенный покров включает в себя серые лесные, каштановые почвы и обыкновенные чернозёмы, на склонах – карбонатные, выщелоченные и деградированные чернозёмы, перегнойно-карбонатные почвы, щебневатые или скелетные (Schiffers, 1953; Agroklimaticheskie..., 1971).

В ботанико-географическом отношении территория находится в лесостепной зоне (Bohn et al., 2003). Здесь распространены высокогорные луга и криволесья, горные широколиственные леса, горные луговые степи, луговые степи, разнотравно-ковыльные степи, фрагменты фриганоидной растительности, пустынные степи и галофильные сообщества (Mikheev, 2000).

Материалы и методы

Геоботанические исследования проведены в мае-июне 2017 и 2019 гг., июне-июле 2020 г. и мае-июне 2021 г. в Предгорном и Минераловодском р-нах Ставропольского края, на магматических горах Бештау, Бык, Верблюды, Джуца, Дубровка, Золотой Курган, Кокуртлы, Лысая, Машук, Юца и Боргустанском и Джинальском хребтах. Геоботанические описания выполнялись на пробных площадках размером 50–100 м² на основе стандартных методик (Iaroshenko, 1969). Всего за 4 полевых сезона были выполнены 260 геоботанических описаний. Общее проективное покрытие травостоя (далее – ОПП) и проективное покрытие (далее – ПП) отдельных видов растений в полевых условиях оценивалось в процентах. В камеральных условиях ПП видов растений были переведены в баллы по шкале J. Braun-Blanquet со следующими баллами обилия-покрытия: «г» – единичные особи, «+» – <1% покрытия, «1» – 1–5%, «2» – 6–25%, «3» – 26–50%, «4» – 51–75%, «5» – 76–100% (Aleksandrova, 1969). Описания были помещены в базу данных «Растительность гор-лакколитов Центрального Кавказа» (Lysenko et al., 2020b), созданную с использованием программы TURBOVEG (Hennekens, 1996), и обработаны в программе JUICE (Tichý, 2002). В настоящей работе мы используем 20 геоботанических описаний, характеризующих 2 из 12 выделенных ассоциаций.

Синтаксономический анализ проведён с позиций подхода J. Braun-Blanquet (1964); названия новых синтаксонов даны в соответствии с «Международным кодексом фитосоциологической номенклатуры» (Theurillat et al., 2021). Система высших синтаксонов приведена по сводке «Hierarchical floristic classification...» (Mucina et al., 2016). Названия видов сосудистых растений даны по С. К. Черепанову (Cherepanov, 1995), в отдельных случаях использована база Euro+Med PlantBase (<https://www.emplantbase.org/home.html>; по состоянию на 30.07.2021). Названия почв даны по работе «Классификация и диагностика почв СССР» (Klassifikacija..., 1977).

Результаты и их обсуждение

Флора Северного Кавказа изучается на протяжении более 200-х лет (Pallas, 1784, 1788, 1815; Mikheev, 2000; Ivanov, Utyonkova, 2003; Zernov, 2006; Zernov et al., 2015; Shilnikov, 2016; и др.), в то время как растительность региона остается мало изученной. Леса магматических гор Северного Кавказа привлекали внимание исследователей (Vernander, 1946; Grossgeim, 1948); травяная же растительность этих гор никогда не становилась объектом подробного изучения специалистами-геоботаниками. Лишь на г. Бештау еще до Великой Отечественной войны были проведены достаточно подробные геоботанические исследования с позиций эколого-фитоценоотического подхода, которые увидели свет в мирное время (Vernander, 1946). Степные и луговые ландшафты Северного Кавказа рассматривались и как кормовые угодья (Shiffers, 1953). Современные исследования растительных сообществ крайне немногочисленны, носят региональный характер (Gannibal, Dutova, 2017; Dzybov, 2018), в них отсутствуют геоботанические описания с полными списками видов растений, что делает невозможным выполнение современных обобщений о степной растительности Кавказа и включение их в обзоры растительности Европы и Евразии в целом.

В системе флористической классификации (подход J. Braun-Blanquet (1964)) степи Северного Кавказа объединяются в класс **Festuco–Brometea** Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947 (Mucina et al., 2016). Класс имеет широкий ареал, охватывающий Центральную и Восточную Европу и Сибирь. К настоящему времени данные о степной растительности Северного Кавказа, систематизированные на основе использования широко распространённого в мире подхода J. Braun-Blanquet (1964), опубликованные в открытой печати, крайне скудны; известны лишь единичные публикации о высокогорных лугах и луговых степях северо-западной части Северного Кавказа (Onipchenko, 2002; Tsepkova, 2005, 2018; Demina et al., 2020; Lysenko et al., 2020a).

В «Hierarchical floristic classification...» (Mucina et al., 2016) – последней сводке высших синтаксонов Европы – указано, что обобщение составлено, в том числе, и для Кавказа. Однако наши экспедиционные исследования последних лет показывают, что порядки и союзы, подчинённые классу **Festuco–Brometea**, не могут включить все разнообразие степной растительности Северного Кавказа и Кавказа в целом.

Исследования степной растительности Северного Кавказа и проведённый синтаксономический анализ показали, что выделенные нами новые ассоциации объединяют сообщества, приуроченные к слабо- и сильнокаменистым почвам магматических гор и хребтов, имеют своеобразный флористический состав и сильно отличаются от низших синтаксонов, принадлежащих к союзам **Festucion valesiacae** Klika 1931 nom. conserv. propos и **Cirsio–Brachypodium pinnati** Hadač et Klika in Klika et Hadač 1944. Кроме того, видовой состав выделенных нами ассоциаций несёт значительное число таксонов с высоким постоянством, которые специфичны именно для каменистых местообитаний Северного Кавказа. Мы не смогли найти место выделенным ассоциациям в современной системе высших синтаксонов Европы (Mucina et al., 2016), в связи с этим приняли решение о выделении новых союзов и порядка в составе класса **Festuco–Brometea**.

Далее приведена характеристика установленных синтаксонов.

Асс. **Allio albidum–Dictamnenum caucasicum** ass. nov. hoc loco (табл. 1, оп. 1–10; рис. 2).

Диагностические виды (далее – д. в.): *Allium albidum*, *Dictamnus caucasicus*, *Rhamnus pal-lasii*, *Rosa pimpinellifolia*, *Vinca herbacea*, *Vincetoxicum hirsutifolium*. Номенклатурный тип (*holotypus* hoc loco) – оп. 2* в табл. 1: Ставропольский край, Минераловодский р-н, в 2,5 км северо-восточнее с. Канглы, гор. Кокуртлы; дата описания: 18.05.2021; авторы: Т. М. Лысенко, К. В. Щукина, В. Ю. Нешатаева.

В травостое выделяются 3 подъяруса. Первый подъярус, редкий, высотой 50–70 см, образован генеративными побегами злаков: *Koeleria cristata*, *Stipa pennata*, *S. pulcherrima*, а также видами разнотравья: *Bilacunaria microcarpa*, *Dictamnus caucasicus*, *Peucedanum ruthenicum* и др. Второй, негустой, имеющий высоту 40–50 см,

сформирован *Asphodeline taurica*, *Galium biebersteinii*, *Onobrychis ruprechtii*, *Seseli varium*, *Stachys atherocalyx*, *Vincetoxicum hirundinaria*.

Третий подъярус, довольно густой, высотой 15–30 см, включает *Allium albidum*, *Astragalus demetrii*, *Carex humilis*, *Centaurea leucophylla*, *Onosma caucasica*, *Scutellaria orientalis*, *Teucrium chamaedrys*, *T. polium*, *Vinca herbacea* и др. Отмечены кустарники *Rhamnus pallasii*, *Rosa pimpinellifolia*. Доминируют *Bilacunaria microcarpa*, *Centaurea leucophylla* и *Scutellaria orientalis*.

Ценозы флористически богатые – число видов колеблется от 43 до 62, среднее число – 52. ОПП варьирует от 30 до 70%. Покрытие ветоши меняется от 5 до 25%.

Сообщества ассоциации распространены на пологих и крутых склонах магматических гор Северного Кавказа и Джинальского и Боргустанского хребтов на слабокаменистых почвах с известняковыми подстилающими субстратами. Они встречаются на высотах от 364 до 791 м н. у. м.; на магматических горах занимают средние и верхние части склонов юго-восточных и южных экспозиций, на хребтах – нижние и средние части склонов западных, юго-западных, юго-восточных и южных экспозиций. Уклон поверхности варьирует от 10 до 40°.



Рис. 2. Сообщество асс. *Allio albidum-Dictamnium caucasici* ass. nov. hoc loco (на переднем плане). Ставропольский край, Минераловодский р-н, в 2,5 км северо-восточнее с. Канглы, гор. Кокуртлы, 18.05.2021. Фото: Т. М. Лысенко.

Fig. 2. Community of the ass. *Allio albidum-Dictamnium caucasici* ass. nov. hoc loco (in the foreground). Stavropol Territory, Mineralovodsky district, 2,5 km northeast of Kangly, Kokurtly Mounthain, 18.05.2021. Photo: T. M. Lysenko.

Таблица 1

Ассоциация *Allio albidum-Dictamnium caucasici* ass. nov. hoc loco,
союз *Allio albidum-Dictamnion caucasicae* all. nov. hoc loco
и порядок *Galio biebersteinii-Bilacunarietalia microcarpae* ordo nov. hoc loco

Table 1

Association *Allio albidum-Dictamnium caucasici* ass. nov. hoc loco,
alliance *Allio albidum-Dictamnion caucasicae* all. nov. hoc loco
and ordo *Galio biebersteinii-Bilacunarietalia microcarpae* ordo nov. hoc loco

Номера описаний	1	2*	3	4	5	6	7	8	9	10	II
Площадь, м ²	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	
ОПП, %	70	70	40	40	70	60	30	60	70	70	
Высота н. у. м., м	777	364	660	824	697	699	750	777	791	715	
Число видов в описании	48	57	46	53	49	62	43	56	53	54	
Диагностические виды (д. в.) асс. <i>Allio albidum-Dictamnium caucasici</i> ass. nov. hoc loco и союза <i>Allio albidum-Dictamnion caucasici</i> all. nov. hoc loco											
<i>Dictamnus caucasicus</i>	1	1	+	1	1	1	+	1	1	+	100 ¹
<i>Allium albidum</i>	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	100 ⁺
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	.	+	+	+	+	.	+	+	1	+	80 ⁺
<i>Rosa pimpinellifolia</i>	1	1	.	1	1	.	.	1	.	2	60 ¹
<i>Rhamnus pallasii</i>	.	2	+	1	.	+	1	1	.	.	60 ⁺
<i>Vinca herbacea</i>	.	1	+	1	.	+	.	1	+	.	60 ⁺
FB											

Номера описаний	1	2*	3	4	5	6	7	8	9	10	Π
Д. в. порядка <i>Galio biebersteinii–Bilacunarietalia microcarpae</i> ordo nov. hoc loco											
<i>Bilacunaria microcarpa</i>	1	1	1	1	+	1	+	1	1	+	100 ¹
<i>Galium biebersteinii</i>	+	1	1	+	1	1	+	+	1	+	100 ⁺
<i>Centaurea leucophylla</i>	+	+	.	1	1	1	1	1	1	1	90 ¹
<i>Scutellaria orientalis</i>	.	1	+	1	+	1	1	2	1	+	90 ¹
<i>Teucrium chamaedrys</i> FB	.	1	+	1	+	+	1	1	1	+	90 ⁺
<i>Peucedanum ruthenicum</i> FB	.	+	+	+	+	+	.	+	+	1	80 ⁺
<i>Asphodeline taurica</i>	+	.	+	1	+	.	1	1	+	.	70 ⁺
<i>Onobrychis ruprechtii</i>	+	.	.	.	1	1	1	+	+	1	70 ⁺
<i>Teucrium polium</i>	.	1	+	1	+	1	+	.	.	.	70 ⁺
<i>Astragalus demetrii</i>	+	.	+	+	.	.	1	1	+	.	60 ⁺
Д. в. союза <i>Festucion valesiacae</i>											
<i>Carex humilis</i> FB CB	.	.	1	1	1	1	1	1	1	1	80 ¹
<i>Stipa pulcherrima</i> FB	1	.	1	.	1	1	1	1	1	1	80 ¹
<i>Koeleria cristata</i> FB	2	.	1	+	.	.	+	.	1	.	50
<i>Astragalus austriacus</i> FB	.	.	+	.	+	.	.	+	1	.	40
<i>Medicago falcata</i> FB CB	1	.	.	.	+	.	.	.	1	.	30
<i>Salvia verticillata</i> FB CB	.	.	.	.	.	.	1	+	+	.	30
<i>Stipa pennata</i> FB	.	2	.	1	.	.	.	2	.	.	30
<i>Artemisia marschalliana</i>	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	10
Д. в. союза <i>Cirsio–Brachypodium pinnati</i>											
<i>Inula ensifolia</i> FB	+	.	1	.	1	1	1	1	1	1	80 ¹
<i>Linum nervosum</i> FB	.	1	+	.	+	1	+	+	+	+	80 ⁺
<i>Brachypodium pinnatum</i>	.	1	1	.	1	1	1	.	1	1	70 ¹
<i>Festuca rupicola</i> FB	2	1	2	.	.	.	.	1	.	.	40
<i>F. valesiaca</i> FB	2	.	.	1	.	+	.	1	.	.	40
<i>Galatella linosyris</i> FB	.	.	+	.	+	+	.	.	+	1	40
<i>Iris aphylla</i> FB	1	.	.	.	1	1	.	.	.	+	40
<i>Potentilla arenaria</i>	.	.	.	+	+	.	+	+	.	.	40
<i>Campanula sibirica</i> FB	.	.	.	.	1	.	+	+	.	.	30
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i> FB	.	.	.	.	.	+	+	1	.	.	30
<i>Phlomis tuberosa</i> FB	.	+	.	.	.	1	.	.	+	.	30
<i>Polygala anatolica</i> FB	.	+	.	.	.	+	.	.	+	.	30
<i>Bupleurum falcatum</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	20
<i>Elytrigia intermedia</i> FB	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	20
<i>Adonis vernalis</i> FB	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	10
<i>Astragalus onobrychis</i> FB	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	10
<i>Aster amellus</i> FB	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	10
<i>Bromopsis riparia</i> FB	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	10
Д. в. класса <i>Festuco–Brometea</i>											
<i>Stachys atherocalyx</i>	1	+	+	+	+	+	1	+	+	+	100 ⁺
<i>Jurinea arachnoidea</i>	.	+	+	1	1	+	+	1	.	+	80 ⁺
<i>Filipendula vulgaris</i>	1	+	+	.	1	1	.	.	1	2	70 ⁺
<i>Viola hirta</i>	.	+	.	+	+	+	.	.	+	+	70 ⁺
<i>Galium verum</i>	1	.	.	+	+	1	.	+	.	1	60 ⁺
<i>Inula aspera</i>	.	+	2	+	.	1	.	+	1	.	60 ⁺
<i>Centaurea orientalis</i>	+	.	.	.	.	+	.	+	+	+	40
<i>Helianthemum nummularium</i>	.	.	.	.	+	+	+	.	.	+	40
<i>Iris pontica</i>	.	.	.	.	+	+	.	.	+	+	40
<i>I. pumila</i>	.	+	.	1	.	.	1	1	1	.	40
<i>Onobrychis vassilczenkoi</i>	.	1	.	1	.	.	.	1	+	.	40
<i>Thalictrum minus</i>	.	.	+	.	+	+	.	.	1	.	40
<i>Verbascum lychnitis</i>	+	.	.	+	.	+	.	.	+	.	40
<i>Bothriochloa ischaemum</i>	.	.	1	.	1	.	.	.	2	.	30
<i>Paeonia tenuifolia</i>	.	1	.	.	.	+	.	.	1	.	30
<i>Ajuga genevensis</i>	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	20
<i>Dracocephalum austriacum</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	20
<i>Nepeta parviflora</i>	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	20
<i>Thesium arvense</i>	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	20
<i>Bromopsis erecta</i>	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	10
<i>Camelina microcarpa</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	10
<i>Conringia austriaca</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	10

Номера описаний	1	2*	3	4	5	6	7	8	9	10	Π
<i>Coronilla varia</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	10
<i>Dianthus capitatus</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	10
<i>Eremurus spectabilis</i>	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	10
<i>Erysimum cuspidatum</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	10
<i>Galatella villosa</i>	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	10
<i>Hypericum elegans</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	10
<i>Linaria genistifolia</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	10
<i>Melampyrum arvense</i>	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	10
<i>Melica transsylvanica</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	10
<i>Phleum phleoides</i>	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	10
<i>Phlomis pungens</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	10
<i>Ranunculus illyricus</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	10
<i>Silene densiflora</i>	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	10
<i>Thalictrum foetidum</i>	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	10
<i>Veronica jacquinii</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	10
Прочие виды											
<i>Seseli varium</i>	1	.	+	1	+	1	1	+	+	.	80*
<i>Euphorbia stepposa</i>	.	.	1	+	1	1	.	.	1	1	60*
<i>E. iberica</i>	1	.	.	+	.	1	.	1	+	.	50
<i>Linum mucronatum</i>	+	.	.	.	1	1	.	+	.	+	50
<i>Muscari neglectum</i>	1	.	+	+	.	.	+	+	.	.	50
<i>Plantago atrata</i>	.	.	.	+	+	+	+	.	.	1	50
<i>Serratula coronata</i>	.	1	.	.	+	+	.	.	1	1	50
<i>Veronica teucrium</i>	.	.	.	.	+	1	.	+	1	+	50
<i>Alyssum hirsutum</i>	.	1	+	+	.	.	.	+	.	.	40
<i>Arabis recta</i>	+	.	+	1	.	.	.	+	.	.	40
<i>Asperula biebersteinii</i>	+	.	1	.	+	.	.	+	.	.	40
<i>Coronilla coronata</i>	.	.	.	.	+	.	1	.	+	+	40
<i>Echium russicum</i>	.	.	+	.	+	.	+	.	.	+	40
<i>Onosma caucasica</i>	.	+	+	+	.	.	.	1	.	.	40
<i>Pseudomuscari pallens</i>	.	.	.	.	+	+	.	.	+	+	40
<i>Silene saxatilis</i>	.	.	1	1	.	+	.	+	.	.	40
<i>Thymus marschallianus</i>	1	1	1	.	.	.	.	.	.	+	40
<i>Crocus reticulatus</i>	.	.	.	.	+	.	.	+	+	.	30
<i>Festuca ovina</i>	.	.	.	.	1	1	.	.	.	1	30
<i>Gypsophila acutifolia</i>	.	.	1	.	+	.	.	.	+	.	30
<i>Linum alexeenkoanum</i>	.	1	2	+	.	.	.	.	.	.	30
<i>Lotus caucasicus</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	+	1	30
<i>Microthlaspi perfoliatum</i>	.	+	.	+	.	.	.	+	.	.	30
<i>Potentilla recta</i>	1	+	.	.	.	+	.	.	.	.	30
<i>Poterium polygamum</i>	.	+	.	.	.	.	+	+	.	.	30
<i>Pulsatilla albana</i>	.	.	.	.	+	+	.	.	.	1	30
<i>Thymus dimorphus</i>	.	.	.	.	+	1	.	1	.	.	30
<i>Th. pastoralis</i>	.	.	.	1	.	.	.	1	1	.	30
<i>Tragopogon brevisrostris</i>	.	.	.	.	+	+	.	.	+	.	30
<i>Amygdalus nana</i>	+	1	.	.	.	.	.	.	.	.	20
<i>Argyrolobium biebersteinii</i>	.	.	.	.	.	.	1	.	.	+	20
<i>Camelina sylvestris</i>	.	+	.	r	.	.	.	.	.	.	20
<i>Centaurea dealbata</i>	1	.	1	.	.	.	.	.	.	.	20
<i>Clematis integrifolia</i>	.	.	.	.	.	1	.	+	.	.	20
<i>Euphorbia condylocarpa</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	r	.	20
<i>Galium rubioides</i>	.	.	.	.	.	r	.	.	+	.	20
<i>Hylotelephium caucasicum</i>	1	.	.	+	.	.	.	.	.	.	20
<i>Melampyrum argyrocomum</i>	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	20
<i>Plantago lanceolata</i>	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	20
<i>P. urvillei</i>	.	.	.	.	.	1	.	.	+	.	20
<i>Pyrethrum corymbosum</i>	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	20
<i>Reseda lutea</i>	.	.	r	.	.	.	.	.	.	+	20
<i>Scorzonera taurica</i>	r	+	.	.	.	.	.	.	.	.	20

Примечание. Отмечены в одном описании: *Allium globosum* 6 (+), *Alyssum calycinum* 8 (+), *Anthemis rigescens* 6 (+), *Anthericum ramosum* 10 (1), *Asparagus officinalis* 2 (+), *Asperula lipskyana* 4 (+), *A. molluginoides* 7 (+), *Aster bessarabicus* 2 (+), *Astragalus brachycarpus* 2 (+), *Brachypodium rupestre* 4 (+), *Campanula sarmatica* 10 (+), *Cephalaria coriacea* 10 (+),

Clematis lathyrifolia 9 (+), *Crambe cordifolia* 3 (r), *Dianthus pseudarmeria* 4 (+), *Elytrigia trichophora* 4 (+), *Euphorbia petrophila* 7 (+), *Galium mollugo* 7 (1), *Geranium sanguineum* 10 (1), *Helictotrichon pubescens* 2 (+), *Hieracium echioides* 1 (+), *H. umbellatum* 10 (1), *Iris notha* 2 (+), *Melandrium album* 6 (+), *Meniocus linifolius* 4 (+), *Minuartia hybrida* 4 (+), *Neslia paniculata* 1 (+), *Padellus mahaleb* 8 (+), *Pedicularis chroorrhyncha* 10 (+), *Primula macrocalyx* 10 (+), *Pyrethrum coccineum* 10 (+), *Ranunculus oreophilus* 10 (1), *Rumex acetosa* 4 (+), *R. euxinus* 1 (1), *Seseli libanotis* 6 (+), *Spiraea crenata* 1 (2), *Stipa pontica* 6 (1), *Trifolium alpestre* 1 (+), *Trommsdorfia maculata* 10 (+), *Veronica gentianoides* 10 (+), *V. verna* 1 (r), *Viola arvensis* 1 (+), *V. somchetica* 10 (+).

Локализация описаний. Ставропольский край, Предгорный р-н: оп. 1 – в 1 км северо-восточнее п. Винсады, гор. Шелудивая, 26.05.2021; оп. 3 – в 5 км юго-восточнее г. Пятигорск, отроги гор. Юца, 27.05.2021; оп. 4 – в 5,5 км юго-восточнее г. Пятигорск, гор. Юца, 24.05.2021; оп. 5, 6, 10 – в 0,5 км южнее п. Белый Уголь, отроги Джинальского хребта, 22.05.2021; оп. 7 – в 2,5 км северо-восточнее п. Верхнеподкумский, Боргустанский хребет, 31.05.2021; оп. 8 – в 0,5 км севернее с. Юца, гор. Юца, 21.05.2021; оп. 9 – в 2 км восточнее п. Белый Уголь, отроги Джинальского хребта, 22.05.2021; Минераловодский р-н: оп. 2 – в 2,5 км северо-восточнее с. Канглы, гор. Кокуртлы, 18.05.2021.

Серой заливкой выделены диагностические виды синтаксонов. Постоянство видов (П) в синтаксонах в таблицах показано в процентах; верхний индекс у значений постоянства – моды проективного покрытия.

Принятые сокращения: **CB** – д. в. союза *Cirsio-Brachypodium pinnati*, **FB** – д. в. класса *Festuco-Brometea*.

Авторы описаний: оп. 1 – Т. М. Лысенко, Д. С. Шильников; оп. 2, 3, 7 – Т. М. Лысенко, К. В. Щукина, В. Ю. Нешатаева; оп. 4 – К. В. Щукина, В. Ю. Нешатаева; оп. 5, 6, 8 – Т. М. Лысенко, К. В. Щукина, В. Ю. Нешатаева, Д. С. Шильников; оп. 9 – Т. М. Лысенко, К. В. Щукина, Д. С. Шильников; оп. 10 – В. Ю. Нешатаева, Д. С. Шильников.

После проведения синтаксономического анализа асс. *Allio albidum-Dictamnion caucasici* отнесена к новому союзу *Allio albidum-Dictamnion caucasici* all. nov. hoc loco.

Союз *Allio albidum-Dictamnion caucasici* all. nov. hoc loco (табл. 1).

Д. в.: *Allium albidum*, *Dictamnus caucasicus*, *Rhamnus pallasii*, *Rosa pimpinellifolia*, *Vinca herbacea*, *Vincetoxicum hirundinaria*. Номенклатурный тип (*holotypus* hoc loco) – асс. *Allio albidum-Dictamnion caucasici* ass. nov. hoc loco.

Союз объединяет степные сообщества пологих и крутых склонов магматических гор Северного Кавказа и Джинальского и Боргустанского хребтов на слабокаменистых почвах с известняковыми субстратами.

Асс. *Helianthemum buschii-Elytrigietum stipifoliae* ass. nov. hoc loco (табл. 2, оп. 1–10; рис. 3).

Д. в.: *Androsace taurica*, *Asphodeline tenuior*, *Campanula sarmatica*, *Cephalaria coriacea*, *Elytrigia stipifolia*, *Euphorbia petrophila*, *Genista albida*, *Helianthemum buschii*, *Iris pontica*, *Pulsatilla albana*, *Thymus dimorphus*, *Vincetoxicum schmalhausenii*. Номенклатурный тип (*holotypus* hoc loco) – оп. 5* в табл. 2, Ставропольский край, Предгорный р-н, в 3 км северо-западнее г. Кисловодск, Боргустанский хребет; дата описания: 31.05.2021; авторы: В. Ю. Нешатаева, Д. С. Шильников.

В травостое выделяются 2–3 подъяруса. Первый подъярус, редкий, высотой 40–50 см, образован генеративными побегами



Рис. 3. Сообщество асс. *Helianthemum buschii-Elytrigietum stipifoliae* ass. nov. hoc loco (на переднем плане). Ставропольский край, Предгорный р-н, в 3 км северо-западнее г. Кисловодск, Боргустанский хребет, 31.05.2021. Фото: К. В. Щукина.

Fig. 3. Community of the ass. *Helianthemum buschii-Elytrigietum stipifoliae* ass. nov. hoc loco (in the foreground). Stavropol Territory, Predgorny district, 2 km northwest of Kislovodsk city, Borgustan ridge, 31.05.2021. Photo: K. V. Shchukina.

злаков: *Alopecurus vaginatus*, *Brachipodium pinnatum*, *B. rupestre*, *Elytrigia stipifolia*, *Stipa pulcherrima*; видами разнотравья: *Asphodeline taurica*, *A. tenuior*, *Bilacunaria microcarpa*, *Cephalaria coriacea*, *Galium biebersteinii*, *Laser trilobum*, *Vincetoxicum schmalhauseni* и др. Второй, негустой, имеющий высоту 20–30 см, сформирован *Campanula collina*, *C. sarmatica*, *Galatella linosyris*, *Iris aphylla*, *Scutellaria orientalis* и др. Третий подъярус, высотой 5–20 см, включает *Aster amellus*, *Carex humilis*, *Centaurea leucophylla*, *Helianthemum buschii*, *Iris pontica*, *Pulsatilla albana*, *Teucrium chamaedrys*, *T. polium* и др. Отмечены кустарник *Chamaecytisus ruthenicus* и кустарничек *Genista albida*. Доминируют *Carex humilis*, *Centaurea leucophylla*, *Cephalaria coriacea*, *Elytrigia stipifolia*, *Genista albida* и *Helianthemum buschii*.

Ценозы флористически богатые – число видов колеблется от 35 до 65, среднее число – 50. ОПП варьирует от 30 до 70%. Покровительство меняется от 3 до 20%.

Сообщества ассоциации встречаются на крутых склонах Боргустанского и Джинальского хребтов на сильнокаменистых почвах с известняковыми подстилающими субстратами. Они встречаются на высотах от 676 до 1160 м н. у. м. и занимают средние и верхние части склонов западных, юго-западных и южных экспозиций. Уклон поверхности варьирует от 20 до 40°.

Таблица 2

Ассоциация *Helianthemum buschii*–*Elytrigietum stipifoliae* ass. nov. hoc loco,
союз *Helianthemum buschii*–*Elytrigion stipifoliae* all. nov. hoc loco
и порядок *Galio biebersteinii*–*Bilacunarietalia microcarpae* ordo nov. hoc loco

Table 2

Association *Helianthemum buschii*–*Elytrigietum stipifoliae* ass. nov. hoc loco,
alliance *Helianthemum buschii*–*Elytrigion stipifoliae* all. nov. hoc loco
and ordo *Galio biebersteinii*–*Bilacunarietalia microcarpae* ordo nov. hoc loco

Номера описаний	1	2	3	4	5*	6	7	8	9	10	Π
Площадь, м ²	100	100	100	100	100	100	100	80	100	100	
ОПП, %	70	40	35	30	70	50	60	45	30	70	
Высота н. у. м., м	1094	775	1178	1122	1301	1501	1131	1160	676	1045	
Число видов в описании	65	48	35	39	62	37	56	48	55	58	

Диагностические виды (д. в.) асс. *Helianthemum buschii*–*Elytrigietum stipifoliae* ass. nov. hoc loco и союза *Helianthemum buschii*–*Elytrigion stipifoliae* all. nov. hoc loco

<i>Cephalaria coriacea</i>	+	1	1	1	1	1	1	1	+	1	100 ¹
<i>Elytrigia stipifolia</i>	1	+	1	1	1	1	1	1	1	1	100 ¹
<i>Genista albida</i>	+	+	2	2	1	2	2	1	1	+	100 ¹
<i>Helianthemum buschii</i>	+	1	1	1	1	1	1	1	+	1	100 ¹
<i>Pulsatilla albana</i>	+	+	+	+	1	+	1	1	+	1	100 ⁺
<i>Vincetoxicum schmalhauseni</i>	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	100 ⁺
<i>Iris pontica</i>	1	1	+	+	1	+	1	1	+	.	90 ⁺
<i>Thymus dimorphus</i>	.	+	1	1	1	1	1	1	1	.	80 ¹
<i>Euphorbia petrophila</i>	.	.	1	1	1	1	1	1	+	.	70 ¹
<i>Androsace taurica</i>	.	+	1	1	+	1	1	+	.	.	70 ⁺
<i>Asphodeline tenuior</i>	.	.	1	+	+	+	+	+	+	.	70 ⁺
<i>Campanula sarmatica</i>	.	+	.	1	+	.	+	+	1	+	70 ⁺

Д. в. порядка *Galio biebersteinii*–*Bilacunarietalia microcarpae* ordo nov. hoc loco

<i>Centaurea leucophylla</i>	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	100 ¹
<i>Bilacunaria microcarpa</i>	+	+	+	+	1	+	+	+	1	1	100 ⁺
<i>Galium biebersteinii</i>	+	+	1	1	1	+	+	+	+	1	100 ⁺
<i>Peucedanum ruthenicum</i>	+	+	+	+	1	+	+	+	.	1	90 ⁺
<i>Scutellaria orientalis</i>	.	+	1	1	1	1	1	.	1	1	80 ¹
<i>Astragalus demetrii</i>	.	1	1	1	.	+	1	1	+	.	80 ⁺
<i>Onobrychis ruprechtii</i>	+	1	1	+	.	1	.	1	+	1	80 ⁺
<i>Teucrium chamaedrys</i>	+	1	1	.	1	.	.	+	+	+	70 ⁺
<i>T. polium</i>	.	+	1	1	+	+	1	.	+	.	70 ⁺
<i>Asphodeline taurica</i>	.	1	+	+	.	+	.	+	+	.	60 ⁺
<i>Aster amellus</i>	.	+	.	+	.	.	+	+	+	.	50
<i>Campanula sibirica</i>	.	+	.	+	.	+	.	.	+	.	40
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i>	1	+	.	.	1	+	.	.	.	.	40
<i>Galatella linosyris</i>	1	.	1	.	1	.	.	.	.	1	40

Номера описаний		1	2	3	4	5*	6	7	8	9	10	Π
<i>Brachypodium pinnatum</i>	CB	1	.	.	.	2	.	.	.	+	.	30
<i>Bupleurum falcatum</i>	CB	+	.	.	.	.	.	+	+	.	.	30
<i>Iris aphylla</i>	FB CB	+	.	.	.	+	.	.	.	.	+	30
<i>Phlomis tuberosa</i>	FB CB	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	10
<i>Scabiosa ochroleuca</i>	FB CB	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	10
Д. в. союза <i>Festucion valesiacae</i>												
<i>Carex humilis</i>	FB CB	2	2	2	2	.	1	1	2	1	2	90 ²
<i>Stipa pulcherrima</i>	FB	2	1	1	1	1	1	1	1	.	2	90 ¹
<i>Salvia verticillata</i>	FB CB	1	1	1	1	1	+	1	+	.	.	80 ¹
<i>Medicago falcata</i>	FB CB	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	20
<i>Stipa capillata</i>	FB	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	10
Д. в. союза <i>Cirsio-Brachypodium pinnati</i>												
<i>Potentilla arenaria</i>		.	+	1	1	1	+	+	+	.	+	80 ⁺
<i>Polygala anatolica</i>	FB	+	.	+	.	+	.	+	+	.	+	60 ⁺
Д. в. класса <i>Festuco-Brometea</i>												
<i>Helianthemum nummularium</i>		+	+	+	.	1	+	+	.	+	1	70 ⁺
<i>Thesium arvense</i>		.	+	+	+	+	.	+	+	+	.	70 ⁺
<i>Stachys atherocalyx</i>		.	+	.	+	+	+	+	.	+	.	60 ⁺
<i>Jurinea arachnoidea</i>		.	+	.	.	+	+	+	+	.	.	50
<i>Dracocephalum austriacum</i>		1	.	.	+	1	.	.	+	.	.	40
<i>Iris pumila</i>		.	+	+	.	.	.	+	.	+	.	40
<i>Filipendula vulgaris</i>		1	.	.	.	1	.	.	.	.	1	30
<i>Alopecurus vaginatus</i>		+	.	.	.	.	.	.	+	.	+	30
<i>Galium verum</i>		.	.	.	.	.	.	+	.	+	1	30
<i>Onobrychis vassilczenkoi</i>		.	.	.	+	.	.	+	.	+	.	30
<i>Inula aspera</i>		.	.	.	.	+	.	.	.	1	.	20
<i>Amoria ambigua</i>		+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	10
<i>Viola hirta</i>		.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	10
<i>Centaurea orientalis</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	10
<i>Coronilla varia</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	10
<i>Leontodon hispidus</i>		+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	10
<i>Melampyrum arvense</i>		+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	10
<i>Vinca herbacea</i>		+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	10
Прочие виды												
<i>Brachypodium rupestre</i>		.	.	1	2	+	1	2	2	.	2	70 ¹
<i>Euphorbia stepposa</i>		+	+	.	1	+	.	+	.	+	1	70 ⁺
<i>Asperula biebersteinii</i>		.	+	.	.	.	+	+	+	+	+	60 ⁺
<i>Coronilla coronata</i>		1	+	.	.	1	.	1	+	.	+	60 ⁺
<i>Linum mucronatum</i>		.	1	.	.	+	+	+	.	+	+	60 ⁺
<i>Pseudomuscari pallens</i>		.	.	+	+	+	+	+	+	.	.	60 ⁺
<i>Bromopsis biebersteinii</i>		.	1	.	.	1	+	+	.	+	.	50
<i>Laser trilobum</i>		1	.	.	.	.	.	+	+	+	1	50
<i>Plantago atrata</i>		1	.	.	.	1	.	+	+	.	1	50
<i>Argyrolobium biebersteinii</i>		1	.	.	.	+	.	.	+	.	+	40
<i>Astragalus lasioglottis</i>		.	.	+	.	.	.	+	+	+	.	40
<i>Campanula collina</i>		1	.	.	.	+	.	.	+	.	+	40
<i>Echium russicum</i>		.	+	.	+	+	.	.	.	.	+	40
<i>Galium valantioides</i>		1	.	.	.	1	.	1	+	.	.	40
<i>Pedicularis chroorrhyncha</i>		+	.	.	.	+	.	+	.	.	+	40
<i>Seseli varium</i>		.	1	.	+	.	.	+	.	+	.	40
<i>Viola somchetica</i>		.	+	.	.	.	.	+	.	+	+	40
<i>Anthericum ramosum</i>		.	.	.	.	1	.	.	1	.	+	30
<i>Euphorbia condylocarpa</i>		+	.	.	.	+	.	.	.	.	+	30
<i>Festuca ovina</i>		.	+	+	.	.	.	.	.	.	1	30
<i>Galium mollugo</i>		1	.	.	.	1	.	.	1	.	.	30
<i>Lotus caucasicus</i>		1	.	.	.	+	.	.	+	.	.	30
<i>Melampyrum chlorostachyum</i>		.	.	.	.	+	.	+	.	.	+	30
<i>Muscari neglectum</i>		+	.	.	.	+	.	.	.	.	+	30
<i>Onobrychis inermis</i>		1	.	.	.	1	.	+	.	.	.	30
<i>Scabiosa caucasica</i>		+	.	.	.	1	.	.	.	.	+	30
<i>Pyrethrum coccineum</i>		1	.	.	.	+	.	.	.	.	+	30
<i>Ranunculus oreophilus</i>		1	.	.	.	+	.	.	.	.	+	30

Номера описаний	1	2	3	4	5*	6	7	8	9	10	П
<i>Rhamnus pallasii</i>	.	1	.	.	.	.	1	.	2	.	30
<i>Rosa pimpinellifolia</i>	.	1	.	.	.	.	.	.	1	1	30
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	r	1	30
<i>Alchemilla languida</i>	1	.	.	.	.	.	.	1	.	.	20
<i>Allium globosum</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	20
<i>Astrantia major</i>	1	.	.	.	.	.	.	+	.	.	20
<i>Bromopsis variegata</i>	1	.	.	.	+	.	.	.	.	.	20
<i>Dianthus fragrans</i>	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	20
<i>Diphelypaea coccinea</i>	.	.	+	.	.	r	.	.	.	.	20
<i>Ephedra procera</i>	.	.	.	1	.	.	1	.	.	.	20
<i>Euphorbia subtilis</i>	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	20
<i>Geranium sanguineum</i>	1	.	.	.	.	.	.	.	.	1	20
<i>Hedysarum biebersteinii</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	1	.	20
<i>Helictotrichon pubescens</i>	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	20
<i>Hieracium schmalhauseni</i>	.	.	.	.	1	.	.	.	.	+	20
<i>Poterium polygamum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	20
<i>Seseli libanotis</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	20
<i>Silene saxatilis</i>	.	.	.	.	1	.	+	.	.	.	20
<i>Thymus marschallianus</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.	1	20
<i>Tragopogon reticulatus</i>	1	.	.	.	+	.	.	.	.	.	20
<i>Trommsdorffia maculata</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	20
<i>Veronica gentianoides</i>	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	20

Примечание. Отмечены в одном описании: *Allium albidum* 2 (+), *Alyssum trichostachyum* 10 (+), *Anthemis sosnovskyana* 8 (+), *Asperula molluginoides* 1 (1), *Berberis vulgaris* 9 (1), *Cephalaria gigantea* 1 (+), *Crepis caucasigena* 1 (+), *Crocus reticulatus* 9 (r), *Dictamnus caucasicus* 9 (+), *Erucastrum armoracioides* 6 (+), *Galium rubioides* 10 (+), *Gladiolus tenuis* 10 (+), *Gymnadenia conopsea* 8 (+), *Helianthemum ciscaucasicum* 9 (1), *Hieracium umbellatum* 1 (+), *Hypericum perforatum* 10 (r), *H. polygonifolium* 1 (+), *Microthlaspi perfoliatum* 1 (r), *Onobrychis petraea* 7 (1), *Onosma caucasica* 9 (+), *Orobanchе colorata* 7 (+), *Polygala sibirica* 9 (+), *Primula macrocalyx* 1 (1), *Serratula coronata* 1 (1), *Stipa pontica* 9 (1).

Локализация описаний. Ставропольский край, Предгорный р-н: оп. 1, 3–8 – в 3 км северо-западнее г. Кисловодск, Боргустанский хребет, 31.05.2021; оп. 2 – в 2,5 км северо-восточнее п. Верхнеподкумский, Боргустанский хребет, 31.05.2021; оп. 9 – в 0,5 км южнее п. Белый Уголь, отроги Джинальского хребта, 22.05.2021; оп. 10 – в 2,5 км юго-западнее п. Верхнеподкумский, Боргустанский хребет, 31.05.2021.

Серой заливкой выделены диагностические виды синтаксонов.

Принятые сокращения: **CB** – д. в. союза **Cirsio-Brachypodium pinnati**, **FB** – д. в. класса **Festuco-Brometea**.

Авторы описаний: оп. 1, 3, 4, 8 – Т. М. Лысенко, К. В. Щукина; оп. 2, 5, 6, 7, 10 – В. Ю. Нешатаева, Д. С. Шильников; оп. 9 – Т. М. Лысенко, К. В. Щукина, В. Ю. Нешатаева, Д. С. Шильников.

Акк. *Helianthemum buschii-Elytrigietum stipifoliae* ass. nov. hoc loco отнесена к новому союзу *Helianthemum buschii-Elytrigion stipifoliae* all. nov. hoc loco.

Союз *Helianthemum buschii-Elytrigion stipifoliae* all. nov. hoc loco (табл. 2).

Д. в.: *Androsace taurica*, *Asphodeline tenuior*, *Campanula sarmatica*, *Cephalaria coriacea*, *Elytrigia stipifolia*, *Euphorbia petrophila*, *Genista albida*, *Helianthemum buschii*, *Iris pontica*, *Pulsatilla albana*, *Thymus dimorphus*, *Vincetoxicum schmalhauseni*. Номенклатурный тип (*holotypus* hoc loco) – акк. *Helianthemum buschii-Elytrigietum stipifoliae* ass. nov. hoc loco.

Союз объединяет степные сообщества, распространённые на крутых склонах Боргустанского и Джинальского хребтов на сильнокаменистых почвах с известняковыми подстилающими породами.

Союзы *Allio albidii-Dictamnion caucasicum* all. nov. hoc loco и *Helianthemum buschii-Elytrigion stipifoliae* all. nov. hoc loco объединены в порядок *Galio biebersteinii-Bilacunarietalia microcarpa* ordo nov. hoc loco (табл. 1–3).

Д. в.: *Asphodeline taurica*, *Astragalus demetrii*, *Bilacunaria microcarpa*, *Centaurea leucophylla*, *Galium biebersteinii*, *Onobrychis ruprechtii*, *Peucedanum ruthenicum*, *Scutellaria orientalis*, *Teucrium chamaedrys*, *T. polium*. Номенклатурный тип (*holotypus* hoc loco) – союз *Allio albidii-Dictamnion caucasicum* all. nov. hoc loco.

В Крыму описаны растительные сообщества (Didukh, 1992), сходные с охарактеризованными нами выше по флористическому составу и экологическим характеристикам местообитаний.

Порядок *Galio biebersteinii–Bilacunarietalia microcarpae* объединяет степные сообщества склонов магматических гор и хребтов Северного Кавказа и Крыма на каменистых почвах.

Таблица 3

Синоптическая таблица союзов *Allio albid–Dictamnion caucasic* all. nov. hoc loco (a), *Helianthemo buschii–Elytrigion stipifoliae* all. nov. hoc loco (b) и порядка *Galio biebersteinii–Bilacunarietalia microcarpae* ordo nov. hoc loco

Table 3

Synoptic table of the alliances *Allio albid–Dictamnion caucasic* all. nov. hoc loco (a), *Helianthemo buschii–Elytrigion stipifoliae* all. nov. hoc loco (b) and ordo *Galio biebersteinii–Bilacunarietalia microcarpae* ordo nov. hoc loco

Синтаксоны	a	b	Синтаксоны	a	b
Число описаний	10	10	<i>Galatella linosyris</i> FB	40	40
Среднее число видов в описании	52	50	<i>Iris aphylla</i> FB	40	30
Диагностические виды (д. в.) союза <i>Allio albid–Dictamnion caucasic</i> all. nov. hoc loco			<i>Festuca rupicola</i> FB	40	.
<i>Dictamnus caucasicus</i>	100 ⁺	10	<i>F. valesiaca</i> FB	40	.
<i>Allium albidum</i>	100 ⁺	10	<i>Polygala anatolica</i> FB	30	60 ⁺
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	80 ⁺	30	<i>Campanula sibirica</i> FB	30	40
<i>Rosa pimpinellifolia</i>	60 ¹	30	<i>Chamaecytisus ruthenicus</i> FB	30	40
<i>Vinca herbacea</i> FB	60 ⁺	10	<i>Phlomoidea tuberosa</i> FB	30	10
<i>Rhamnus pallasii</i>	60 ⁺	30	<i>Bupleurum falcatum</i>	20	30
Д. в. союза <i>Helianthemo buschii–Elytrigion stipifoliae</i> all. nov. hoc loco			<i>Elytrigia intermedia</i> FB	20	.
<i>Pulsatilla albana</i>	30	100 ⁺	<i>Aster amellus</i> FB	10	50
<i>Cephalaria coriacea</i>	10	100 ¹	<i>Adonis vernalis</i> FB	10	.
<i>Elytrigia stipifolia</i> FB	.	100 ¹	<i>Astragalus onobrychis</i> FB	10	.
<i>Genista albida</i>	.	100 ¹	<i>Bromopsis riparia</i> FB	10	.
<i>Helianthemum buschii</i>	.	100 ¹	<i>Scabiosa ochroleuca</i> FB	.	10
<i>Vincetoxicum schmalhauseni</i>	.	100 ⁺	Д. в. класса <i>Festuco–Brometea</i>		
<i>Iris pontica</i> FB	40	90 ⁺	<i>Stachys atherocalyx</i>	100 ⁺	60 ⁺
<i>Thymus dimorphus</i>	30	80 ¹	<i>Jurinea arachnoidea</i>	80 ⁺	50
<i>Campanula sarmatica</i>	10	70 ⁺	<i>Filipendula vulgaris</i>	70 ⁺	30
<i>Euphorbia petrophila</i>	10	70 ¹	<i>Viola hirta</i>	70 ⁺	10
<i>Androsace taurica</i>	.	70 ⁺	<i>Galium verum</i>	60 ⁺	30
<i>Asphodeline tenuior</i>	.	70 ⁺	<i>Inula aspera</i>	60 ⁺	20
Д. в. порядка <i>Galio biebersteinii–Bilacunarietalia microcarpae</i> ordo nov. hoc loco			<i>Helianthemum nummularium</i>	40	70 ⁺
<i>Bilacunaria microcarpa</i>	100 ¹	100 ⁺	<i>Iris pumila</i>	40	40
<i>Galium biebersteinii</i>	100 ⁺	100 ⁺	<i>Onobrychis vassilczenkoi</i>	40	30
<i>Centaurea leucophylla</i>	90 ¹	100 ¹	<i>Centaurea orientalis</i>	40	10
<i>Scutellaria orientalis</i>	90 ¹	80 ¹	<i>Thalictrum minus</i>	40	.
<i>Teucrium chamaedrys</i> FB	90 ⁺	70 ⁺	<i>Verbascum lychnitis</i>	40	.
<i>Peucedanum ruthenicum</i> FB	80 ⁺	90 ⁺	<i>Bothriochloa ischaemum</i>	30	.
<i>Onobrychis ruprechtii</i>	70 ⁺	80 ⁺	<i>Paeonia tenuifolia</i>	30	.
<i>Teucrium polium</i>	70 ⁺	70 ⁺	<i>Thesium arvense</i>	20	70 ⁺
<i>Asphodeline taurica</i>	70 ⁺	60 ⁺	<i>Dracocephalum austriacum</i>	20	40
<i>Astragalus demetrii</i>	60 ⁺	80 ⁺	<i>Ajuga genevensis</i>	20	.
Д. в. союза <i>Festucion valesiaca</i>			<i>Nepeta parviflora</i>	20	.
<i>Carex humilis</i> FB CB	80 ¹	90 ²	<i>Coronilla varia</i>	10	10
<i>Stipa pulcherrima</i> FB	80 ¹	90 ¹	<i>Melampyrum arvense</i>	10	10
<i>Koeleria cristata</i> FB	50	.	<i>Bromopsis erecta</i>	10	.
<i>Astragalus austriacus</i> FB	40	.	<i>Camelina microcarpa</i>	10	.
<i>Salvia verticillata</i> FB CB	30	80 ¹	<i>Conringia austriaca</i>	10	.
<i>Stipa pennata</i> FB	30	.	<i>Dianthus capitatus</i>	10	.
<i>Medicago falcata</i> FB CB	30	20	<i>Eremurus spectabilis</i>	10	.
<i>Artemisia marschalliana</i>	10	.	<i>Erysimum cuspidatum</i>	10	.
<i>Stipa capillata</i> FB	.	10	<i>Galatella villosa</i>	10	.
Д. в. союза <i>Cirsio–Brachypodium pinnati</i>			<i>Hypericum elegans</i>	10	.
<i>Inula ensifolia</i> FB	80 ¹	100 ¹	<i>Linaria genistifolia</i>	10	.
<i>Linum nervosum</i> FB	80 ⁺	80 ⁺	<i>Melica transsilvanica</i>	10	.
<i>Brachypodium pinnatum</i>	70 ¹	30	<i>Phleum phleoides</i>	10	.
<i>Potentilla arenaria</i>	40	80 ⁺	<i>Phlomis pungens</i>	10	.
			<i>Ranunculus illyricus</i>	10	.
			<i>Silene densiflora</i>	10	.
			<i>Thalictrum foetidum</i>	10	.
			<i>Veronica jacquinii</i>	10	.

Синтаксоны	a	b
<i>Alopecurus vaginatus</i>	.	30
<i>Amoria ambigua</i>	.	10
<i>Leontodon hispidus</i>	.	10
<i>Potentilla crantzii</i>	.	.
Прочие виды		
<i>Seseli varium</i>	80+	40
<i>Euphorbia stepposa</i>	60+	70+
<i>Linum mucronatum</i>	50	60+
<i>Asperula biebersteinii</i>	40	60+
<i>Plantago atrata</i>	50	50
<i>Muscari neglectum</i>	50	30
<i>Serratula coronata</i>	50	10
<i>Euphorbia iberica</i>	50	.
<i>Veronica teucrium</i>	50	.
<i>Coronilla coronata</i>	40	60+
<i>Pseudomuscari pallens</i>	40	60+
<i>Echium russicum</i>	40	40
<i>Silene saxatilis</i>	40	20
<i>Thymus marschallianus</i>	40	20
<i>Alyssum hirsutum</i>	40	.
<i>Arabis recta</i>	40	.
<i>Festuca ovina</i>	30	30
<i>Lotus caucasicus</i>	30	30
<i>Poterium polygamum</i>	30	20
<i>Crocus reticulatus</i>	30	10
<i>Microthlaspi perfoliatum</i>	30	10
<i>Onosma caucasica</i>	30	10
<i>Gypsophila acutifolia</i>	30	.
<i>Linum alexeenkoanum</i>	30	.
<i>Potentilla recta</i>	30	.
<i>Thymus pastoralis</i>	30	.
<i>Tragopogon brevirostris</i>	30	.
<i>Argyrolobium biebersteinii</i>	20	40
<i>Euphorbia condylocarpa</i>	20	30
<i>Galium rubioides</i>	20	10
<i>Amygdalus nana</i>	20	.
<i>Camelina sylvestris</i>	20	.
<i>Centaurea dealbata</i>	20	.
<i>Clematis integrifolia</i>	20	.
<i>Hylotelephium caucasicum</i>	20	.
<i>Melampyrum argyromum</i>	20	.
<i>Plantago lanceolata</i>	20	.
<i>P. urvillei</i>	20	.
<i>Pyrethrum corymbosum</i>	20	.
<i>Reseda lutea</i>	20	.
<i>Scorzonera taurica</i>	20	.
<i>Brachypodium rupestre</i>	10	70 ¹
<i>Pedicularis chroorrhyncha</i>	10	40
<i>Viola somchetica</i>	10	40
<i>Anthericum ramosum</i>	10	30
<i>Galium mollugo</i>	10	30
<i>Pyrethrum coccineum</i>	10	30
<i>Ranunculus oreophilus</i>	10	30
<i>Allium globosum</i>	10	20
<i>Geranium sanguineum</i>	10	20
<i>Helictotrichon pubescens</i>	10	20
<i>Seseli libanotis</i>	10	20
<i>Trommsdorffia maculata</i>	10	20
<i>Veronica gentianoides</i>	10	20
<i>Asperula molluginoides</i>	10	10

Синтаксоны	a	b
<i>Hieracium umbellatum</i>	10	10
<i>Primula macrocalyx</i>	10	10
<i>Stipa pontica</i>	10	10
<i>Alyssum calycinum</i>	10	.
<i>Anthemis rigescens</i>	10	.
<i>Asparagus officinalis</i>	10	.
<i>Asperula lipskyana</i>	10	.
<i>Aster bessarabicus</i>	10	.
<i>Astragalus brachycarpus</i>	10	.
<i>Clematis lathyrifolia</i>	10	.
<i>Crambe cordifolia</i>	10	.
<i>Dianthus pseudarmeria</i>	10	.
<i>Elytrigia trichophora</i>	10	.
<i>Hieracium echioides</i>	10	.
<i>Iris notha</i>	10	.
<i>Melandrium album</i>	10	.
<i>Meniocus linifolius</i>	10	.
<i>Minuartia hybrida</i>	10	.
<i>Neslia paniculata</i>	10	.
<i>Padellus mahaleb</i>	10	.
<i>Rumex acetosa</i>	10	.
<i>R. euxinus</i>	10	.
<i>Spiraea crenata</i>	10	.
<i>Trifolium alpestre</i>	10	.
<i>Veronica verna</i>	10	.
<i>Viola arvensis</i>	10	.
<i>Bromopsis biebersteinii</i>	.	50
<i>Laser trilobum</i>	.	50
<i>Astragalus lasioglottis</i>	.	40
<i>Campanula collina</i>	.	40
<i>Galium valantioides</i>	.	40
<i>Melampyrum chlorostachyum</i>	.	30
<i>Onobrychis inermis</i>	.	30
<i>Scabiosa caucasica</i>	.	30
<i>Alchemilla languida</i>	.	20
<i>Astrantia major</i>	.	20
<i>Bromopsis variegata</i>	.	20
<i>Dianthus fragrans</i>	.	20
<i>Diphelypaea coccinea</i>	.	20
<i>Ephedra procera</i>	.	20
<i>Euphorbia subtilis</i>	.	20
<i>Hedysarum biebersteinii</i>	.	20
<i>Hieracium schmalhausianum</i>	.	20
<i>Tragopogon reticulatus</i>	.	20
<i>Alyssum trichostachyum</i>	.	10
<i>Anthemis sosnovskyana</i>	.	10
<i>Berberis vulgaris</i>	.	10
<i>Crepis caucasigena</i>	.	10
<i>Erucastrum armoracioides</i>	.	10
<i>Gladiolus tenuis</i>	.	10
<i>Helianthemum ciscaucasicum</i>	.	10
<i>Hypericum perforatum</i>	.	10
<i>H. polygonifolium</i>	.	10
<i>Onobrychis petraea</i>	.	10
<i>Orobanche colorata</i>	.	10
<i>Gymnadenia conopsea</i>	.	10
<i>Cephalaria gigantea</i>	.	10
<i>Polygala sibirica</i>	.	10

Примечание. Серой заливкой выделены диагностические виды синтаксонов.

Принятые сокращения: **CB** – д. в. союза **Cirsio-Brachypodium pinnati**, **FB** – д. в. класса **Festuco-Brometea**.

Заключение

Геоботанические исследования степной растительности Северного Кавказа и последующий синтаксономический анализ, осуществлённый с позиций подхода J. Braun-Blanquet (1964), позволил установить 2 новых ассоциации (*Allio albidii–Dictamnnetum caucasicum* ass. nov. hoc loco, *Helianthemo buschii–Elytrigietum stipifoliae* ass. nov. hoc loco), 2 новых союза (*Allio albidii–Dictamnnetum caucasicum* all. nov. hoc loco, *Helianthemo buschii–Elytrigietum stipifoliae* all. nov. hoc loco) и 1 новый порядок *Galio biebersteinii–Bilacunarietalia microcarpae* ordo nov. hoc loco. Они включены в состав класса *Festuco–Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947. Полученные нами новые данные о фитоценоотическом разнообразии степной растительности Северного Кавказа являются важным дополнением к созданию обобщающего обзора «Растительности России» (Plugatar et al., 2020).

Исследования выполнены в рамках госзадания БИН РАН 121032500047-1.

Список литературы

- [Agroklimaticheskie] Агроклиматические ресурсы Ставропольского края. 1971. Л.: Гидрометеиздат. 239 с.
- [Aleksandrova] Александрова В. Д. 1969. Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л. 275 с.
- [Antonov] Антонов С. А. 2018. Изменение агроклиматического районирования территории Ставропольского края для повышения продуктивности агроландшафтов // Изв. Оренбургского аграрного ун-та. Сер.: Агрономия и лесное хозяйство. № 3 (71). С. 8–11.
- Bohn U., Neuhausl R., Gollub G., Hettwer C., Neuhauslová Z., Raus Th., Schlüter H., Weber H. 2000/2003. Karte der natürlichen Vegetation Europas. Maßstab 1 : 2 500 000. Münster: Landwirtschaftsverlag.
- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensociologie. Wien; New-York. 865 S. <https://doi.org/10.1007/978-3-7091-8110-2>
- [Cherosov] Черосов М. М. 2006. Синантропная растительность Якутии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск. 32 с.
- [Chibilev] Чибилёв А. А. 1998. Степи Северной Евразии. Эколого-географический очерк и библиография. Екатеринбург. 191 с.
- [Cherepanov] Черепанов С. К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 992 с.
- [Demina et al.] Дёмина О. Н., Руцук А. Д., Рогова Л. Л., Дмитриев П. А., Борлакова Ф. М. 2020. Ассоциация *Galio biebersteinii–Cephalarietum coriaceae* Demina ass. nov. prov. в пределах Карачаево-Черкессии // Живые и биосферные системы. № 31. С. 2.
- [Didukh] Дидух Я. П. 1992. Растительный покров горного Крыма (структура, динамика, эволюция и охрана). Киев: Наукова думка. 256 с.
- [Dzybov] Дзыбов Д. С. 2018. Растительность Ставропольского края. Ставрополь: Агрус. 492 с.
- [Fizicheskaja...] Физическая география Ставропольского края. 2009 / Шальнев В. А., Щитов Н. А. Ставрополь: Сервисшкола. 176 с.
- [Gannibal, Dutova] Ганнибал Б. К., Дутова З. В. 2017. Чужеродные виды растений памятника природы «Гора Бештау» (Ставропольский край) // Сорные растения в изменяющемся мире: актуальные вопросы изучения разнообразия, происхождения, эволюции. Тез. докл. Всерос. науч. конф. с междунар. участием. Санкт-Петербург, 27–28 ноября 2017 г. С. 45–46.
- [Godzevich] Годзевич Б. Л. 1996. Строение и история формирования магматических гор Пятигорья // Проблемы естественных наук: Мат. науч. конф. «Университетская наука – региону». Ставрополь. С. 130–133.
- [Gorshkova et al.] Горшкова А. А., Гринёва Н. Ф., Журавлёва Н. А., Копытова Л. Д., Лукина И. А., Спивак А. И. 1977. Экология и пастбищная депрессия степных сообществ Забайкалья. Новосибирск: Наука. 192 с.
- [Grossgeim] Гроссгейм А. А. 1948. Растительный покров Кавказа. М. 268 с.
- Hennekens S. M. 1996. TURBO(VEG). Software package for input, processing, and presentation of phytosociological data. Users guide. Version July 1996. Lancaster: IBN-DLO. 52 p.
- [Iaroshenko] Ярошенко П. Д. 1969. Геоботаника: пособие для студентов пед. вузов. М. 200 с.
- [Ivanov, Kovaleva] Иванов А. Л., Ковалёва О. А. 2014. Анализ флоры петрофитов Российского Кавказа. Ставрополь: Изд-во СКФУ. 184 с.
- [Ivanov, Utenkova] Иванов А. Л., Утёноква С. Н. 2003. Эндемики и реликты меловых хребтов и лакколитов Кавказских Минеральных Вод и их значение для построения модели флорогенеза центральной части Северного Кавказа. Ставрополь: Изд-во СГУ. 204 с.
- [Klassifikaciia...] Классификация и диагностика почв СССР. 1977 / Егоров В. В., Фридланд Е. Н., Иванова Е. Н., Розов Н. Н., Носин В. А., Фриев Т. А. (сост.). М.: Колос. 224 с.
- [Kuprichenkov] Куприченков М. Т. 2005. Почвы Ставрополя. Ставрополь. 424 с.
- [Levykin] Левыкин С. В. 2005. Стратегия сохранения и восстановления эталонных плакорных ландшафтов степной зоны Южного Урала // Охрана окружающей среды Оренбургской области. Оренбург: ОГУ. С. 270–280.

[Lysenko et al.] Лысенко Т. М., Щукина К. В., Дутова З. В., Ликсакова Н. С., Кессель Д. С., Шильников Д. С. 2020а. Новые данные о степной растительности магматических гор Северного Кавказа // Разнообразие растительного мира. № 4 (7). С. 37–51.

[Lysenko et al.] Лысенко Т. М., Дутова З. В., Шильников Д. С., Щукина К. В., Кессель Д. С., Абдурахманова З. И., Гаджиатаев М. Г., Серебряная Ф. К. 2020б. Опыт создания и перспективы базы данных растительных сообществ гор-лакколитов Центрального Кавказа // Информационные технологии в исследовании биоразнообразия. Мат. III Национальной науч. конф. с междунар. участием, посвященной 100-летию со дня рождения акад. П. Л. Горчаковского. Екатеринбург, 5–10 октября 2020 г. С. 358–60.

[Mikheev] Михеев А. Д. 2000. Флора района Кавказских Минеральных Вод и прилегающих территорий (анализ и вопросы охраны): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб. 54 с.

[Mordkovich] Мордкович В. Г. 2014. Степные экосистемы. Новосибирск: Наука. 170 с.

Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Jakushenko D., Pallas J., Daniëls F. J. A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J. H. J., Lysenko T., Didukh Y. P., Pignatti S., Rodwell J. S., Capelo J., Weber H. E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S. M., Tichý L. 2016. Vegetation of Europe: Hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Appl. Veg. Sci. Vol. 19 (1). P. 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>

Onipchenko V. G. 2002. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, the Northwest Caucasus // Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH. Stiftung Rübel. Zürich. 168 p.

Pallas P. S. 1784. 1788. 1815. Flora Rossica, seu stirpium Imperii Rossici per Europam et Asiam indigenarum descriptiones et icones. Jussu et auspiciis Catharinae II augustae edidit: 2 tomi. T. 1, ps 1. Petropoli, 1784. 80 s., 52 s. ill.; T. 1, ps 2. Petropoli. 1788. 114 s. 50 s. ill. T. 2. Petropoli. 1815. 25 s. ill.

[Plugatar et al.] Plugатар Ю. В., Ермаков Н. Б., Крестов П. В., Матвеева Н. В., Мартыненко В. Б., Голуб В. Б., Нешиатаева В. Ю., Нешиатаев В. Ю., Аненхонов О. А., Лавриненко И. А., Лавриненко О. В., Чепинога В. В., Синельникова Н. В., Морозова О. В., Белоновская Е. А., Тишков А. А., Черненко Т. В., Кривообоков Л. В., Телятников М. Ю., Лапишина Е. Д., Онипченко В. Г., Королева Н. Е., Черосов М. М., Семищенков Ю. А., Абрамова Л. М., Лысенко Т. М., Полякова М. А. 2020. Концепция классификации растительности России как отражение современных задач фитоценологии // Растительность России. № 38. С. 3–12.

[Ryabinina] Рябинина З. Н. 2003. Растительный покров степей Южного Урала (Оренбургская область). Оренбург. 224 с.

[Shalnev] Шальнев В. А. 1995. Ландшафты Ставропольского края. Ставрополь. 52 с.

[Shiffers] Шифферс Е. В. 1953. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья // М.; Л.: Изд-во АН СССР. 400 с.

[Shilnikov] Шильников Д. С. 2016. Обзор рода *Rochelia* Rchb. (*Boraginaceae*) флоры Кавказа // Новости систематики высших растений. Т. 47. С. 95–98.

[Smelyanskii] Смельянский И. Е. 2012. Сколько в степном регионе России залежей? // Степной Бюллетень. № 36. С. 4–7.

Theurillat J.-P., Willner W., Fernández-González F., Bültmann H., Čarni A., Gigante D., Mucina L., Weber H. 2021. International Code of Phytosociological Nomenclature. 4th edition // Appl. Veg. Sci. Vol. 24 (1). e12491. <https://doi.org/10.1111/avsc.12491>.

Tichý L. 2002. JUICE, software for vegetation classification // Journ. Veg. Sci. Vol. 13. P. 451–453.

[Tserkova] Цепкова Н. Л. 2005. К синтаксономии высокогорных луговых степей Центрального Кавказа (Россия) // Растительность России. № 7. С. 93–96.

[Tserkova] Цепкова Н. Л. 2018. К синтаксономии некоторых сообществ горных и предгорных экосистем Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарской Республики) // Поволжский экологический журн. № 1. С. 87.

[Vernander] Вернандер Т. Б. 1946. Растительный покров Бештаугорского лесопарка // Уч. зап. Московского ун-та. Вып. 97. С. 99–214.

[Zernov] Зернов А. С. 2006. Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Тов. науч. изд. КМК. 664 с.

[Zernov et al.] Зернов А. С., Алексеев Ю. Е., Онипченко В. Г. 2015. Определитель сосудистых растений Карачаево-Черкесской Республики. М.: Тов. науч. изд. КМК. 459 с.

References

Agroklimaticheskie resursy Stavropol'skogo kraia [Agroclimatic resources of the Stavropol Territory]. 1971. Leningrad: Gidrometeoizdat. 239 p. (In Russian)

Aleksandrova V. D. 1969. Klassifikatsiia rastitel'nosti. Obzor printsipov klassifikatsii i klassifikatsionnykh sistem v raznykh geobotanicheskikh shkolakh [Vegetation classification. Overview of classification principles and classification systems in different geobotanical schools]. Leningrad: Nauka. 275 p. (In Russian)

Antonov S. A. 2018. Izmenenie agroklimaticheskogo raionirovaniia territorii Stavropol'skogo kraia dlia povysheniia produktivnosti agrolandshaftov [Changing the agroclimatic zoning of the territory of the Stavropol Territory to increase the productivity of agricultural landscapes] // Izvestia Orenburgskogo agrarnogo universita. Ser.: Agronomiya i lesnoe khozyaistvo. № 3 (71). P. 8–11. (In Russian)

Bohn U., Neuhausl R., Gollub G., Hettwer C., Neuhauslová Z., Raus Th., Schlüter H., Weber H. 2000/2003. Karte der natürlichen Vegetation Europas. Maßstab 1 : 2 500 000. Münster: Landwirtschaftsverlag.

Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie. Wien; New-York. 865 S. <https://doi.org/10.1007/978-3-7091-8110-2>

- Cherosov M.M. 2006. Sinantropnaia rastitel'nost' Iakutii: Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk [Synanthropic vegetation of Yakutia: Abstract of the thesis ... doct. biol. sci. Novosibirsk. Sciences]. 32 p. (In Russian)
- Chibilev A.A. 1998. Stepi Severnoi Evrazii. Ekologo-geograficheskii ocherk i bibliografiia [Steppes of Northern Eurasia. Ecology-geographic essay and bibliography]. Ekaterinburg. 191 p. (In Russian)
- Cherepanov S. K. 1995. Sosudistye rasteniia Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) [Vascular plants of Russia and neighboring states (within the former USSR)]. Saint-Petersburg. 992 p. (In Russian)
- Demina O. N., Ruschuk A. D., Rogal L. L., Dmitriev P. A., Borlakova F. M. 2020. Assotsiatsiia *Galio biebersteinii-Cephalarietum coriaceae* Demina ass. nov. prov. v predelakh Karachaevo-Cherkessii [Association *Galio biebersteinii-Cephalarietum coriaceae* Demina ass. nov. prov. within Karachay-Cherkessia] // Zhivye i biokosnye sistemy. № 31. P. 2. (In Russian)
- Didukh Ya. P. 1992. Rastitel'nyi pokrov gornogo Kryma (struktura, dinamika, evoliutsiia i okhrana) [Vegetation cover of mountain Crimea (structure, dynamics, evolution and protection)]. Kiev: Naukova dumka. 256 p. (In Russian)
- Dzybov D. S. 2018. Rastitel'nost' Stavropol'skogo kraia [Vegetation of the Stavropol Territory]. Stavropol: Agrus. 492 p. (In Russian)
- Fizicheskaiia geografiia Stavropol'skogo kraia [Physical geography of the Stavropol Territory]. Stavropol: Servishkola. 176 p. (In Russian)
- Gannibal B. K., Dutova Z. V. 2017. Chuzherodnye vidy rastenii pamiatnika prirody «Gora Beshtau» (Stavropol'skii krai) [Alien species of plants of the nature monument «Mount Beshtau» (Stavropol kray)] // Sornye rasteniia v izmeniaiushechiesia mire: aktual'nye voprosy izucheniia raznoobrazii, proiskhozhdeniia, evoliutsii. Tez. dokl. Vseros. nauch. konf. s mezhdunar. uchastiem. Sankt-Peterburg, 27–28 noiabria 2017 g. 2017. P. 45–46. (In Russian)
- Godzevich B. L. 1996. Stroenie i istoriia formirovaniia magmaticheskikh gor Piatigor'ia [The structure and history of the formation of the magmatic mountains of Pyatigorye] // Problemy estestvennykh nauk: Mat. nauch. konf. «Universitetskaiia nauka – regionu». Stavropol. P. 130–133. (In Russian)
- Gorshkova A. A., Grineva N. F., Zhuravleva N. A., Kopytova L. D., Lukina I. A., Spivak A. I. 1977. Ekologiia i pastbishchnaia degressiia stepnykh soobshchestv Zabaikal'ia [Ecology and pasture degression of the steppe communities of Transbaikalia]. Novosibirsk: Nauka. 192 p. (In Russian)
- [Grossgeim] Grossgeim A. A. 1948. Rastitel'nyi pokrov Kavkaza [Vegetation cover of Caucasus]. Moscow. 268 p. (In Russian)
- Hennekens S. M. 1996. TURBO(VEG). Software package for input, processing, and presentation of phytosociological data. Users guide. Version July 1996. Lancaster: IBN-DLO. 52 p.
- Iaroshenko P. D. 1969. Geobotanika: posobie dlia studentov ped. vuzov [Geobotany: a guide for students of pedagogical universities]. Moscow. 200 p. (In Russian)
- Ivanov A. L., Kovaleva O. A. 2014. Analiz flory petrofitov Rossiiskogo Kavkaza [Analysis of the flora of petrophytes in the Russian Caucasus]. Stavropol: Izd-vo SKFU. 184 p. (In Russian)
- Ivanov A. L., Utenkova S. N. 2003. Endemiki i relikt melovykh khrebtov i lakkolitov Kavkazskikh Mineral'nykh Vod i ikh znachenie dlia postroeniia modeli florogeneza tsentral'noi chasti Severnogo Kavkaza [Endemics and relics of Cretaceous ridges and laccoliths of the Caucasian Mineral Waters and their significance for constructing a model of florogenesis in the central part of the North Caucasus]. Stavropol: Izd-vo SKFU. 204 p. (In Russian)
- Klassifikatsiia i diagnostika pochv SSSR. 1977 / Egorov V. V., Fridland E. N., Ivanova E. N., Rozov N. N., Nosin V. A., Frieve T. A. (comp.) Moscow: Kolos. 224 p. (In Russian)
- Kuprichenkov M. T. 2005. Pochvy Stavropol'ia [Soils of Stavropol]. Stavropol. 424 p. (In Russian)
- Levykin S. V. 2005. Strategiia sokhraneniia i vosstanovleniia etalonnnykh plakornykh landshaftov stepnoi zony luzhnogo Urala [Strategy for the preservation and restoration of standard upland landscapes of the steppe zone of the Southern Urals] // Okhrana okruzhaiushchei sredy Orenburgskoi oblasti. Orenburg: OGU. P. 270–280. (In Russian)
- Lysenko T. M., Shchukina K. V., Dutova Z. V., Likakova N. S., Kessel' D. S., Shil'nikov D. S. 2020a. Novye dannye o stepnoi rastitel'nosti magmaticheskikh gor Severnogo Kavkaza // Raznoobrazie rastitel'nogo mira. № 4 (7). P. 37–51. (In Russian)
- Lysenko T. M., Dutova Z. V., Shil'nikov D. S., Shchukina K. V., Kessel' D. S., Abdurakhmanova Z. I., Gadzhiaev M. G., Serebrianaia F. K. 2020b. Opyt sozdaniia i perspektivy bazy dannykh rastitel'nykh soobshchestv gor-lakkolitov Tsentral'nogo Kavkaza [Experience creation and prospects of a database of plant communities of mountain laccoliths of the Central Caucasus] // Informatsionnye tekhnologii v issledovanii bioraznoobrazii. Mat. III Natsional'noi nauch. konf. S mezhdunar. uchastiem, posviashchennoi 100-letiiu so dnia rozhdeniia akad. P. L. Gorchakovskogo. Ekaterinburg, 5–10 oktiabria 2020 g. P. 358–360. (In Russian)
- Mikheev A. D. 2000. Flora raiona Kavkazskikh Mineral'nykh Vod i prilegaiushchikh territorii (analiz i voprosy okhrany): Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. [Flora of the region of the Caucasian Mineral Waters and adjacent territories (analysis and issues of protection)]: Abstract of the thesis ... doct. biol. sci. Saint-Peterburg. 54 p. (In Russian)
- Mordkovich V. G. 2014. Stepnye ekosistemy [Steppe ecosystems]. Novosibirsk: Nauka. 170 p. (In Russian)
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Carni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavi-lán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F. J. A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J. H. J., Lysenko T., Didukh Y. P., Pignatti S., Rodwell J. S., Capelo J., Weber H. E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S. M., Tichý L. 2016. Vegetation of Europe: Hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Appl. Veg. Sci. Vol. 19 (1). P. 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
- Onipchenko V. G. 2002. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, the Northwest Caucasus // Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH. Stiftung Rübel. Zürich. 168 p.

Pallas P. S. 1784. 1788. 1815. Flora Rossica, seu stirpium Imperii Rossici per Europam et Asiam indigenarum descriptiones et icones. Jussu et auspiciis Catharinae II augustae edidit: 2 tomi. T. 1, ps 1. Petropoli, 1784. 80 s., 52 s. ill.; T. 1, ps 2. Petropoli. 1788. 114 s. 50 s. ill. T. 2. Petropoli. 1815. 25 s. ill.

Plugatar Iu. V., Ermakov N. B., Krestov P. V., Matveeva N. V., Martynenko V. B., Golub V. B., Neshataeva V. Iu., Neshataev V. Iu., Anenkhonov O. A., Lavrinenko I. A., Lavrinenko O. V., Chepinoga V. V., Sinelnikova N. V., Morozova O. V., Belonovskaia E. A., Tishkov A. A., Chernenkova T. V., Krivobokov L. V., Teliatnikov M. Iu., Lapshina E. D., Onipchenko V. G., Koroleva N. E., Cherosov M. M., Semenishchenkov Iu. A., Abramova L. M., Lysenko T. M., Polyakova M. A. 2020. Konzeptsia klassifikatsii rastitel'nosti Rossii kak otrazhenie sovremennykh zadach fitocenologii [The concept of vegetation classification of Russia as an image of contemporary tasks of phytocenology] // *Vegetation of Russia*. № 38. P. 3–12. (In Russian)

Riabina Z. N. 2003. Rastitel'nyi pokrov stepei luzhnogo Urala [Vegetation cover of the steppes of the Southern Urals (Orenburg Region)]. Orenburg. 224 p. (In Russian)

Shal'nev V. A. 1995. Landshafty Stavropol'skogo kraia [Landscapes of the Stavropol Territory]. Stavropol. 52 p. (In Russian)

Shiffers E. V. 1953. Rastitel'nost' Severnogo Kavkaza i ego prirodnye kormovye ugod'ia [Vegetation of the North Caucasus and its natural forage lands]. Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR. 400 p. (In Russian)

Shil'nikov D. S. 2016. Obzor roda *Rochelia* Rchb. (*Boraginaceae*) flory Kavkaza [Survey of the genus *Rochelia* Rchb. (*Boraginaceae*) in the Caucasus flora] // *Novosti sistematiki vysshihkh rastenii*. V. 47. P. 95–98. (In Russian)

Smelianskii I. E. 2012. Skol'ko v stepnom regione Rossii zalezhei? // [How many deposits are there in the steppe region of Russia?] // *Stepnoi Biulleten'*. № 36. P. 4–7. (In Russian)

Theurillat J.-P., Willner W., Fernández-González F., Bültmann H., Čarni A., Gigante D., Mucina L., Weber H. 2021. International Code of Phytosociological Nomenclature. 4th edition // *Appl. Veg. Sci.* Vol. 24 (1). e12491. <https://doi.org/10.1111/avsc.12491>.

Tichý L. 2002. JUICE, software for vegetation classification // *Journ. Veg. Sci.* V. 13. P. 451–453.

Tsepkova N. L. 2005. K sintaksononii vysokogornyykh lugovykh stepei Tsentral'nogo Kavkaza (Rossiia) // *Vegetation of Russia*. № 7. P. 93–96. (In Russian)

Tsepkova N. L. 2018. K sintaksononii nekotorykh soobshchestv gornyykh i predgornyykh ekosistem Tsentral'nogo Kavkaza (v predelakh Kabardino-Balkarskoi Respubliki) [On the syntaxonomy of some phytocoenoses in mountain and piedmont ecosystems of the Central Caucasus (within Kabardino-Balkaria)] // *Povolzhskii ekologicheskii zhurn.* № 1. P. 87–100. (In Russian)

Vernander T. B. 1946. Rastitel'nyi pokrov Beshtaugorskogo lesoparka [Vegetation cover of the Beshtaugorsky forest park] // *Uch. zap. Moskovskogo un-ta*. Vyp. 97. P. 99–214. (In Russian)

Zernov A. S. 2006. Flora Severo-Zapadnogo Kavkaza. Moscow: Tov. nauch. izd. KMK. 664 p. (In Russian)

Zernov A. S., Alekseev Iu. E., Onipchenko V. G. 2015. Opredelitel' sosudistykh rastenii Karachaevsko-Cherkesskoi Respubliki [Keys to vascular plants of the Karachay-Cherkess Republic]. Moscow: Tov. nauch. izd. KMK. 459 p. (In Russian)

Сведения об авторах

Лысенко Татьяна Михайловна

д. б. н., ведущий научный сотрудник лаборатории Общей геоботаники
ФГБУН Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
E-mail: TLysenko@binran.ru

Шукина Ксения Владимировна

к. б. н., научный сотрудник лаборатории Общей геоботаники
ФГБУН Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
E-mail: Schukina@binran.ru

Нешатаева Валентина Юрьевна

д. б. н., заведующая лабораторией Общей геоботаники
ФГБУН Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
E-mail: VNeshataeva@binran.ru

Шильников Дмитрий Сергеевич

к. б. н., заведующий Перкальского дендрологического парка
ФГБУН Ботанического института
им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
E-mail: Shilnikov@binran.ru

Дутова Зоя Викторовна

главный агроном Перкальского дендрологического парка
ФГБУН Ботанического института
им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
E-mail: dutova@binran.ru

Lysenko Tatiana Mikhailovna

Sc. D. in Biological Sciences,
Leading Researcher of the Laboratory of Vegetation Science
Komarov Botanical Institute of the RAS, St. Petersburg
E-mail: TLysenko@binran.ru

Shchukina Kseniia Vladimirovna

Ph. D. in Biological Sciences,
Researcher of the Laboratory of Vegetation Science
Komarov Botanical Institute of the RAS, St. Petersburg
E-mail: Schukina@binran.ru

Neshataeva Valentina Yuryevna

Sc. D. in Biological Sciences,
Head of the Laboratory of Vegetation Science
Komarov Botanical Institute of the RAS, St. Petersburg
E-mail: VNeshataeva@binran.ru

Shilnikov Dmitry Sergeevich

Ph. D. in Biological Sciences,
Director of the Perkalsky Dendrological Park
Komarov Botanical Institute of the RAS, Pyatigorsk
E-mail: Shilnikov@binran.ru

Dutova Zoya Viktorovna

Chief Agronomist of the Perkalsky Dendrological Park
Komarov Botanical Institute of the RAS, St. Petersburg
E-mail: dutova@binran.ru

ГЕОБОТАНИКА

УДК 581.526.425

ТИПИФИКАЦИЯ И КОРРЕКЦИЯ СИНТАКСОНОВ ЛУГОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ КЛАССА *MOLINIO–ARRHENATHERETEA* Tx. 1937 ЮЖНОГО НЕЧЕРНОЗЕМЬЯ РОССИИ

© Ю. А. Семенищенков
Yu. A. Semenishchenkov

Typification and correction of the meadow vegetation syntaxa
of the class *Molinio–Arrhenatheretea* Tx. 1937 in the Southern Nechernozemye of Russia

ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского»
241050, Россия, г. Брянск, ул. Бежицкая, д. 14. Тел.: +7 (4832) 66-68-34, e-mail: yuricek@yandex.ru

Аннотация. В статье проведена типификация и коррекция синтаксонов травяной растительности, установленных в разное время для Южного Нечерноземья России. 3 ассоциации и 5 субассоциаций валидизированы согласно требованиям Международного кодекса фитосоциологической номенклатуры (Theurillat et al., 2021). Описание синтаксонов даётся по плану: название, синонимы, номенклатурный тип (голотип или лектотип), диагностические виды (использованы их единые блоки без разделения на характерные, дифференциальные и константные), дефиниция (словесный диагноз). Указана принадлежность ассоциаций и субассоциаций к высшим единицам классификации в соответствии с современной иерархической системой флористической классификации растительности Европы (Mucina et al., 2016). Все перечисленные единицы относятся к группе интразональных борео-температных травяных сообществ и пустошей.

Ключевые слова: синтаксономия, травяная растительность, Южное Нечерноземье России.

Abstract. The article presents the typification and correction of the syntaxa of grass vegetation, established at different times for the Southern Nechernozemye of Russia. 3 associations and 5 subassociations are validated according to the requirements of the International Code of Phytosociological Nomenclature (Theurillat et al., 2021). The description of syntaxa is given according to the plan: name, synonyms, nomenclature type (holotype or lectotype), diagnostic species (their single blocks were used without dividing into characteristic, differential and constant), definition (verbal diagnosis). The belonging of associations and subassociations to the highest classification units is indicated in accordance with the modern hierarchical system of floristic classification of vegetation in Europe (Mucina et al., 2016). All of these units belong to the group of Intrazonal boreo-temperate grasslands and heath.

Keywords: syntaxonomy, grass vegetation, Southern Nechernozemye of Russia.

DOI: 10.22281/2686-9713-2021-2-76-83

Введение

В настоящее время имеются достаточно обширные сведения по флористической классификации травяной растительности Южного Нечерноземья России. Современная трактовка низших синтаксономических единиц на уровне региона отражена в монографиях (Bulokhov, 2001; Bulokhov, Kharin, 2008; Semenishchenkov, 2009; Averinova, 2010; Poluyanov, Averinova, 2012) и многочисленных прочих публикациях, посвящённых разнообразию типов травяных сообществ отдельных модельных территорий (Rastitel'nyi..., 2019).

Основой современной синтаксономии травяной растительности данного региона стала обзорная работа А. Д. Булохова (Bulokhov, 2001), которой предшествовала серия депонированных публикаций (Bulokhov, 1990 a–f). В последующие годы к данной схеме классификации были сделаны дополнения. Невозможность признания валидными многочисленных синтаксонов, установленных в литературе на правах рукописи (депонированные работы, диссертации) не позволяла до настоящего времени создать актуальную классификационную схему в масштабах региона.

В данной статье проводится типификация и коррекция по разным причинам невалидно установленных синтаксонов флористической классификации травяной растительности в Южном Нечерноземье России. Проведена валидизация синтаксонов согласно требованиям Международного кодекса фитосоциологической номенклатуры (Theurillat et al., 2021).

Описание синтаксонов даётся по плану: название, синонимы, номенклатурный тип (голотип или лектотип), диагностические виды (использованы их единые блоки без разделения на характерные, дифференциальные и константные), дефиниция (словесный диагноз). Указана принадлежность ассоциаций и субассоциаций к высшим единицам (классам, порядкам, союзам) в соответствии с современной иерархической системой флористической классификации растительности Европы (Mucina et al., 2016). Все перечисленные в статье единицы относятся к группе интразональных борео-температных травяных сообществ и пустошей (Intrazonal boreo-temperate grasslands and heath) и классу *Molinio–Arrhenatheretea* Tx. 1937, объединяющему антропогенные пастбища, луга и высокотравные луговые опушки на плодородных глубоких почвах на низких и средних высотах (редко также на больших высотах) Европы (Anthropogenic managed pastures, meadows and tall-herb meadow fringes on fertile deep soils at low and mid-altitudes (rarely also high altitudes) of Europe). Порядок расположения высших единиц соответствует таковому в указанной выше сводке. Отмечены спорные вопросы синтаксономии.

Названия сосудистых растений даны по базе Euro+Med PlantBase (<https://www.emplantbase.org>); в скобках приведены синонимы, если они были указаны в оригинале при публикации синтаксона. Названия видов выделены курсивом, синтаксонов – жирным курсивом. Сокращения, принятые в статье: *табл.* – таблица, *оп.* – описание, *асс.* – ассоциация, *субасс.* – субассоциация. Количественное участие видов в описаниях дано с использованием комбинированной шкалы обилия-покрытия Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964). Учитывая, что для травяной растительности обсуждаемых типов не характерна ярусная структура, ярусы для видов не указаны. При указании синонимов синтаксонов в скобках даны ссылки на статьи Международного кодекса фитосоциологической номенклатуры (Theurillat et al., 2021); при необходимости даются пояснения.

Типификация и коррекция синтаксонов травяной растительности

Класс *MOLINIO–ARRHENATHERETEA* Tx. 1937

Порядок *Galietalia veri* Mirkin et Naumova 1986

Союз *Scabioso ochroleucae–Poion angustifoliae* Bulokhov 2001

Данный союз в актуальном обзоре для Европы (Mucina et al., 2016) отнесён к синонимам союза остепнённых лугов периодически заливаемых пойм бассейна Днепра *Agrostion vinealis* Sipailova et al. 1985, что мы считаем некорректным. Союз *Scabioso ochroleucae–Poion angustifoliae* объединяет внепойменную растительность остепнённых лугов, что неоднократно было продемонстрировано в литературе (Bulokhov, 2001; Semenishchenkov, 2009; Averinova, 2010; Poluyanov, Averinova; и др.). Номенклатурный тип союза: *асс. Agrimonio eupatoriae–Poetum angustifoliae* Bulokhov 2001.

Асс. *Agrimonio eupatoriae–Agrostietum capillaris* Semenishchenkov ass. nov. hoc loco

Синонимы. *Agrimonio eupatoriae–Agrostietum tenuis* Semenishchenkov 2006 prov. (Art. 1, 3b), *Agrimonio eupatoriae–Agrostietum tenuis* Semenishchenkov 2009 prov. (Art. 3b).

Ассоциация опубликована невалидно в диссертации на правах рукописи (Semenishchenkov, 2006 а), затем предварительно (Semenishchenkov, 2009). Принято решение о коррекции названия синтаксона для адаптации к таксономической номенклатуре. В связи с тем, что ассоциация была установлена невалидно, дополнений к названию в соответствии с Art. 45 не приводим.

Номенклатурный тип (*holotypus* hoc loco). Источник: Semenishchenkov, 2009, Приложение 1 : 313–315; табл. 78, оп. 8* (порядковый номер 8 в таблице). Локализация описа-

ния: Брянская область, Жирятинский р-н, у д. Макарово, коренной склон долины р. Судость. Дата описания: 1.08.2005. Автор Ю. А. Семенищенков. Флористический состав: *Achillea millefolium* +, *Agrimonia eupatoria* +, *Agrostis capillaris* (= *A. tenuis*) 5, *Allium oleraceum* +, *Artemisia absinthium* +, *A. vulgaris* +, *Berteroa incana* +, *Centaurea jacea* +, *Cichorium intybus* +, *Convolvulus arvensis* +, *Daucus carota* +, *Deschampsia cespitosa* +, *Erigeron acris* +, *Festuca pratensis* +, *Galium mollugo* +, *Knautia arvensis* +, *Leontodon autumnalis* +, *Lotus corniculatus* +, *Medicago falcata* +, *M. sativa* +, *Pastinaca sylvestris* +, *Phleum pratense* +, *Pimpinella saxifraga* +, *Poa pratensis* +, *Potentilla argentea* +, *Prunella vulgaris* r, *Rhinanthus angustifolius* (= *R. vernalis*) +, *Rumex thyrsiflorus* (в оригинале – *R. acetosa*) +, *Senecio jacobaea* +, *Stellaria graminea* +, *Taraxacum officinale* aggr. +, *Trifolium arvense* (= *Chrysaspis arvensis*) +, *T. pratense* +, *Vicia cracca* +, *V. tetrasperma* +.

Диагностические виды. *Agrostis capillaris*, *Agrimonia eupatoria*, *Festuca pratensis*.

Д е ф и н и ц и я . Остепнённые разнотравно-полевищевые луга на склонах балок и речных долин в Южном Нечерноземье России.

Асс. *Agrimonia eupatoriae*–*Poetum angustifoliae* Bulokhov 2001

С и н о н и м ы . *Agrimonia eupatoriae*–*Poetum angustifoliae* Radchenko 1999 (Art. 1), *Dauco carotae*–*Agrostietum tenuis* Bulokhov 1990 (Art. 1).

Диагностические виды. *Agrimonia eupatoria*, *Genista tinctoria*, *Poa angustifolia*.

Д е ф и н и ц и я . Остепнённые разнотравно-узколистномятликовые луга на склонах балок и речных долин в Южном Нечерноземье России.

Субасс. *Agrimonia eupatoriae*–*Poetum angustifoliae typicum* Bulokhov subass. nov. hoc loco

Номенклатурный тип (*holotypus* hoc loco). Источник: Bulokhov, 2001, Приложение II : 247–249; табл. 45, оп. 1* (порядковый номер 1 в таблице). Локализация описания: Брянская область, Комаричский р-н (в оригинале – Севский р-н), у с. Ольгино, склон балки южной экспозиции. Дата описания: 3.07.1987. Автор А. Д. Булохов. Флористический состав: *Acinos arvensis* r, *Agrimonia eupatoria* +, *Agrostis capillaris* (= *A. tenuis*) 3, *Allium oleraceum* r, *Artemisia campestris* +, *Carex muricata* +, *Centaurea jacea* +, *Cerastium fontanum* (= *C. holosteoides*) +, *Cichorium intybus* +, *Daucus carota* +, *Deschampsia cespitosa* r, *Equisetum arvense* +, *Erigeron acris* +, *Euphorbia virgata* (в оригинале – *E. esula*) +, *Festuca pratensis* +, *F. rubra* +, *Fragaria viridis* +, *Galium verum* +, *Genista tinctoria* r, *Hieracium umbellatum* +, *Hypericum perforatum* +, *Knautia arvensis* +, *Leontodon autumnalis* +, *Leucanthemum vulgare* +, *Lotus corniculatus* +, *Medicago falcata* +, *Phleum pratense* +, *Pilosella bauhini* (= *Hieracium bauhini*) r, *Pilosella officinarum* (= *H. pilosella*) +, *Plantago media* +, *Poa angustifolia* 2, *Polygala comosa* +, *Potentilla argentea* +, *Prunella vulgaris* +, *Ranunculus polyanthemus* +, *Senecio jacobaea* +, *Trifolium montanum* +, *Trifolium pratense* +, *Viola canina* +.

Диагностические виды. Субассоциация представляет типичные сообщества ассоциации и не имеет собственных диагностических видов.

Д е ф и н и ц и я . Остепнённые разнотравно-узколистномятликовые луга на склонах балок и речных долин в Южном Нечерноземье России.

Субасс. *Agrimonia eupatoriae*–*Poetum angustifoliae helichrysetosum arenarii* Semenishchenkov subass. nov. hoc loco

С и н о н и м ы . *Agrimonia eupatoriae*–*Poetum angustifoliae helichrysetosum arenarii* Semenishchenkov 2006 prov. (Art. 1, 3b), *Agrimonia eupatoriae*–*Poetum angustifoliae helichrysetosum arenarii* Semenishchenkov 2009 prov. (Art. 3b, 5).

Субассоциация опубликована невалидно в диссертации на правах рукописи (Semenishchenkov, 2006 а), затем предварительно (Semenishchenkov, 2009); некорректно указана локализация и дата описания номенклатурного типа.

Номенклатурный тип (*holotypus* hoc loco). Источник: Semenishchenkov, 2009, Приложение 1 : 316–321; табл. 79, оп. 18* (порядковый номер 18 в таблице). Локализация описания: Брянская область, Трубчевский р-н, у п. Высокий Ключ, склон балки восточной

экспозиции. Дата описания: 14.07.2005. Автор Ю. А. Семенищников. Флористический состав: *Agrimonia eupatoria* г, *Anthyllis macrocephala* 2, *Artemisia campestris* +, *Calamagrostis epigeios* +, *Carex montana* г, *Carlina biebersteinii* +, *Centaurea jacea* +, *Cichorium intybus* +, *Convolvulus arvensis* +, *Daucus carota* +, *Equisetum arvense* +, *Erigeron acris* +, *Galium mollugo* +, *Genista tinctoria* +, *Helichrysum arenarium* +, *Hieracium umbellatum* +, *Jasione montana* г, *Plantago media* +, *Poa angustifolia* +, *Potentilla argentea* +, *Ranunculus acris* +, *Scabiosa ochroleuca* г, *Solidago virgaurea* +, *Stachys recta* +, *Thymus pulegioides* (= *Th. ovatus*) 2, *Trifolium arvense* (= *Chrysaspis arvensis*) +, *Veronica chamaedrys* +, *Vincetoxicum hirundinaria* г.

Диагностические виды. *Helichrysum arenarium*, *Potentilla argentea*, *Solidago virgaurea*, *Thymus pulegioides*.

Дефиниция. Остепнённые разнотравно-узколистномятликовые луга на склонах балок и речных долин в Южном Нечерноземье России.

Асс. *Astragalo ciceris–Salvietum verticillatae* Semenishchenkov ass. nov. hoc loco

Синонимы: *Astragalo ciceris–Salvietum verticillatae* Semenishchenkov 2006 prov. (Art. 1, 3b), *Astragalo ciceris–Salvietum verticillatae* Semenishchenkov 2009 prov. (Art. 3b).

Ассоциация опубликована невалидно в диссертации на правах рукописи (Semenishchenkov, 2006 а), затем предварительно (Semenishchenkov, 2009).

Номенклатурный тип (*holotypus* hoc loco). Источник: Semenishchenkov, 2009, Приложение 1 : 321–325; табл. 80, оп. 16 (порядковый номер 16 в таблице). Локализация описания: Брянская область, Брянский р-н, у с. Супонево, коренной склон долины р. Десна южной экспозиции. Дата описания: 7.07.2005. Автор Ю. А. Семенищников. Флористический состав: *Achillea millefolium* +, *Agrimonia eupatoria* +, *Anthemis tinctoria* г, *Arctium tomentosum* г, *Artemisia absinthium* +, *Astragalus cicer* 2, *Campanula rapunculoides* +, *Centaurea jacea* +, *C. scabiosa* +, *Convolvulus arvensis* +, *Daucus carota* +, *Erigeron acris* +, *Fragaria viridis* +, *Hypericum perforatum* +, *Plantago lanceolata* +, *Polygala comosa* +, *Pyrus* sp. (в оригинале – *P. communis*) +, *Ranunculus polyanthemus* +, *Salvia pratensis* г, *S. verticillata* 3, *Senecio jacobaea* +, *Sonchus arvensis* +, *Taraxacum officinale* aggr. +, *Trifolium medium* +, *T. pratense* +.

Диагностические виды. *Astragalus cicer*, *Salvia verticillata*.

Дефиниция. Остепнённые разнотравные луга на склонах балок и речных долин с близким залеганием и выходом на поверхность карбонатных пород в Южном Нечерноземье России.

Субасс. *Astragalo ciceris–Salvietum verticillatae typicum* Semenishchenkov subass. nov. hoc loco

Синонимы. *Astragalo ciceris–Salvietum verticillatae typicum* Semenishchenkov 2006 prov. (Art 1, 3b), *Astragalo ciceris–Salvietum verticillatae typicum* Semenishchenkov 2009 prov. (Art. 3b, 5).

Субассоциация опубликована невалидно в диссертации на правах рукописи (Semenishchenkov, 2006 а), затем невалидно при одновременном установлении трёх субассоциаций в составе ассоциации, предварительно (Semenishchenkov, 2009).

Номенклатурный тип (*holotypus* hoc loco) совпадает с таковым для асс. *Astragalo ciceris–Salvietum verticillatae* Semenishchenkov ass. nov. hoc loco. Источник: Semenishchenkov, 2009, Приложение 1 : 321–325; табл. 80, оп. 16 (порядковый номер 16 в таблице). Локализация описания: Брянская область, Брянский р-н, у с. Супонево, коренной склон долины р. Десна южной экспозиции. Дата описания: 7.07.2005. Автор Ю. А. Семенищников. Флористический состав: *Achillea millefolium* +, *Agrimonia eupatoria* +, *Anthemis tinctoria* г, *Arctium tomentosum* г, *Artemisia absinthium* +, *Astragalus cicer* 2, *Campanula rapunculoides* +, *Centaurea jacea* +, *C. scabiosa* +, *Convolvulus arvensis* +, *Daucus carota* +, *Erigeron acris* +, *Fragaria viridis* +, *Hypericum perforatum* +, *Plantago lanceolata* +, *Polygala comosa* +, *Pyrus* sp. (в оригинале – *P. communis*) +, *Ranunculus polyanthemus* +, *Salvia pratensis* г, *S. verticillata* 3, *Senecio jacobaea* +, *Sonchus arvensis* +, *Taraxacum officinale* aggr. +, *Trifolium medium* +, *T. pratense* +.

Диагностические виды. Представляет собой типичные сообщества ассоциации и не имеет собственных диагностических видов.

Д е ф и н и ц и я . Остепнённые разнотравные луга на склонах балок и речных долин с близким залеганием и выходом на поверхность карбонатных пород в Южном Нечерноземье России.

Субасс. *Astragalo ciceris–Salvietum verticillatae falcarietosum vulgaris* Semenishchenkov subass. nov. hoc loco

С и н о н и м ы . *Astragalo ciceris–Salvietum verticillatae falcarietosum vulgaris* Semenishchenkov 2006 prov. (Art. 1, 3b), *Astragalo ciceris–Salvietum verticillatae falcarietosum vulgaris* Semenishchenkov 2009 prov. (Art. 3b, 5).

Субассоциация опубликована невалидно в диссертации на правах рукописи (Semenishchenkov, 2006 a), затем невалидно при одновременном установлении трёх субассоциаций в составе ассоциации, предварительно (Semenishchenkov, 2009).

Н о м е н к л а т у р н ы й т и п (*holotypus* hoc loco). Источник: Semenishchenkov, 2009, Приложение 1 : 321–325; табл. 80, оп. 1 (порядковый номер 1 в таблице). Локализация описания: Брянская область, Трубчевский р-н, у д. Красное, коренной склон долины р. Десна юго-восточной экспозиции. Дата описания: 13.07.2005. Автор Ю. А. Семенищенков. Флористический состав: *Allium oleraceum* +, *Astragalus cicer* +, *Bromopsis inermis* 2, *Calamagrostis epigeios* 1, *Centaurea scabiosa* +, *Convolvulus arvensis* +, *Dianthus fischeri* +, *Elytrigia repens* 1, *Euphorbia virgata* +, *Falcaria vulgaris* 1, *Hypericum perforatum* +, *Lavatera thuringiaca* 2, *Medicago falcata* +, *Onobrychis arenaria* +, *Phlomis tuberosa* (= *Phlomoides tuberosa*) 1, *Poa angustifolia* +, *Salvia pratensis* +, *S. verticillata* +.

Диагностические виды. *Falcaria vulgaris*, *Lavatera thuringiaca*, *Onobrychis arenaria*, *Phlomis tuberosa*.

Д е ф и н и ц и я . Остепнённые разнотравные луга на склонах балок и речных долин с близким залеганием и выходом на поверхность карбонатных пород в Южном Нечерноземье России.

Асс. *Thymo ovati–Poetum compressae* Semenishchenkov 2006

Диагностические виды. *Euphrasia stricta*, *Linaria vulgaris*, *Pastinaca sylvestris*, *Poa compressa*, *Thymus pulegioides*, *Valeriana rossica*.

Д е ф и н и ц и я . Остепнённые разнотравные кальцефитно-рудеральные сообщества на склонах балок и речных долин с близким залеганием и выходом на поверхность карбонатных пород в Южном Нечерноземье России.

Ранее (Semenishchenkov, 2006 b) были установлены валидно асс. *Thymo ovati–Poetum compressae* Semenishchenkov 2006 с двумя субассоциациями: *Thymo ovati–Poetum compressae typicum* Semenishchenkov 2006, *Thymo ovati–Poetum compressae polygaletosum comosae* Semenishchenkov 2006.

Субасс. *Thymo ovati–Poetum compressae typicum* Semenishchenkov 2006

Н о м е н к л а т у р н ы й т и п (*holotypus*). Источник: Semenishchenkov, 2006 b : 27–29; табл. 1, оп. 7 (порядковый номер 7 в таблице, авторский номер 1083*). Локализация описания: Брянская область, Трубчевский р-н, у д. Нижние Новосёлки, склон балки. Дата описания: 15.07.2005. Автор Ю. А. Семенищенков.

Диагностические виды. Субассоциация представляет типичные сообщества ассоциации и не имеет собственных диагностических видов.

Д е ф и н и ц и я . Остепнённые разнотравные кальцефитно-рудеральные сообщества на склонах балок и речных долин с близким залеганием и выходом на поверхность карбонатных пород в Южном Нечерноземье России.

Субасс. *Thymo ovati–Poetum compressae polygaletosum comosae* Semenishchenkov 2006

Н о м е н к л а т у р н ы й т и п (*holotypus*). Источник: Semenishchenkov, 2006 b : 27–29; табл. 1, оп. 12 (порядковый номер 12 в таблице, авторский номер 1310**). Локализация описания: Брянская область, Брянский р-н, у д. Добрунь, коренной склон долины р. Десна. Дата описания: 15.08.2005. Автор Ю. А. Семенищенков.

Диагностические виды. *Abietinella abietina*, *Echium vulgare*, *Medicago lupulina*, *Polygala comosa*.

Д е ф и н и ц и я . Остепнённые разнотравные кальцефитно-рудеральные сообщества на склонах балок и речных долин с близким залеганием и выходом на поверхность карбонатных пород в Южном Нечерноземье России.

Субасс. *Thymo ovati–Poetum compressae anthemetosum tinctoriae* Semenishchenkov subass. nov. hoc loco

С и н о н и м ы . *Thymo ovati–Poetum compressae anthemetosum tinctoriae* Semenishchenkov 2006 prov. (Art. 1, Art 3b), *Thymo ovati–Poetum compressae anthemetosum tinctoriae* Semenishchenkov 2009 prov. (Art. 3b).

Субассоциация была установлена невалидно в диссертации на правах рукописи (Semenishchenkov, 2006 а), затем предварительно (Semenishchenkov, 2009).

Номенклатурный тип (*holotypus* hoc loco). Источник: Semenishchenkov, 2009, Приложение 1 : 330–332; табл. 82, оп. 2* (порядковый номер 2 в таблице). Локализация описания: Брянская область, Брянский р-н, у с. Супонево, коренной склон долины р. Десна южной экспозиции. Дата описания: 7.07.2005. Автор Ю. А. Семенищенков. Флористический состав: *Abietinella abietina* г, *Anthemis tinctoria* +, *Campanula rapunculoides* +, *Centaurea scabiosa* 1, *Cichorium intybus* +, *Daucus carota* +, *Echium vulgare* г, *Leucanthemum vulgare* г, *Pastinaca sylvestris* +, *Pimpinella saxifraga* +, *Poa compressa* +, *Ranunculus acris* 1, *Salvia pratensis* +, *Senecio jacobaea* г, *Sonchus arvensis* 1, *Taraxacum officinale* aggr. +, *Thymus pulegioides* (= *Th. ovatus*) +.

Д и а г н о с т и ч е с к и е в и д ы . *Anthemis tinctoria*, *Centaurea scabiosa*, *Salvia pratensis*.

Д е ф и н и ц и я . Остепнённые разнотравные кальцефитно-рудеральные сообщества на склонах балок и речных долин с близким залеганием и выходом на поверхность карбонатных пород в Южном Нечерноземье России.

Порядок *Molinietalia caeruleae* Koch 1926

Союз *Calthion palustris* Tüxen 1937

Акк. *Festuco pratensis–Equisetum palustris* Semenishchenkov ass. nov. hoc loco

С и н о н и м ы . *Cirsio arvensis–Equisetum palustris* Semenishchenkov 2006 prov. (Art. 1, 3b), *Cirsio arvensis–Equisetum palustris* Semenishchenkov 2009 prov. (Art. 3b).

Ассоциация была установлена невалидно в диссертации на правах рукописи (Semenishchenkov, 2006 а), затем предварительно (Semenishchenkov, 2009). Принято решение об изменении названия синтаксона и его диагностических видов.

Номенклатурный тип (*holotypus* hoc loco). Источник: Semenishchenkov, 2009, Приложение 1 : 295–297; табл. 70, оп. 1 (порядковый номер 1 в таблице). Локализация описания: Брянская область, Жирятинский р-н, у д. Колычево, пойма р. Судость. Дата описания: 7.08.2005. Автор Ю. А. Семенищенков. Флористический состав: *Achillea millefolium* +, *Anthriscus sylvestris* +, *Carex contigua* +, *C. hirta* +, *Centaurea jacea* +, *Cirsium arvense* 2, *Deschampsia cespitosa* +, *Equisetum palustre* 2, *Festuca pratensis* +, *Filipendula ulmaria* +, *Galium aparine* +, *G. mollugo* +, *Geum rivale* 2, *Lathyrus pratensis* +, *Poa pratensis* +, *Sonchus arvensis* +, *Vicia cracca* +, *V. tetrasperma* +.

Д и а г н о с т и ч е с к и е в и д ы . *Equisetum palustre*, *Festuca pratensis*.

Д е ф и н и ц и я . Сырые злаково-разнотравные луга с преобладанием *Equisetum palustre* в заторфованных поймах рек, ручьев и межбалочных низинах в Южном Нечерноземье России.

Акк. *Scirpetum sylvatici* Ralski 1931

С и н о н и м ы . *Scirpetum sylvatici* Schwickerath 1944 prov., *Scirpetum sylvatici* Knapp 1946, *Junco filiformis–Scirpetum* Oberdorfer 1957, *Polygono–Scirpetum* (Schwickerath 1944) Oberdorfer 1957. О р и г и н а л . *Scirpetum silvaticae* (Ralski, 1931).

Субасс. *Scirpetum sylvatici eupatorietosum cannabini* Semenishchenkov subass. nov. hoc loco

С и н о н и м ы . *Scirpetum sylvatici eupatorietosum cannabini* Semenishchenkov 2006 prov. (Art. 1, 3b), *Scirpetum sylvatici eupatorietosum cannabini* Semenishchenkov 2009 prov. (Art. 3b).

Субассоциация была установлена невалидно в диссертации на правах рукописи (Semenishchenkov, 2006 а), затем предварительно (Semenishchenkov, 2009).

Номенклатурный тип (*holotypus hoc loco*). Источник: Semenishchenkov, 2009, Приложение 1 : 292–294; табл. 69, оп. 1 (порядковый номер 1 в таблице). Локализация описания: Брянская область, Выгоничский р-н, у с. Полужье, пойма р. Рудка. Дата описания: 12.07.2005. Автор Ю. А. Семенищенков. Флористический состав: *Calystegia sepium* г, *Carex acuta* +, *Cirsium arvense* +, *Deschampsia cespitosa* г, *Echinocystis lobata* +, *Elytrigia repens* +, *Eupatorium cannabinum* 1, *Galium aparine* 1, *Lycopus europaeus* г, *Poa palustris* г, *Scirpus sylvaticus* 5, *Scrophularia umbrosa* +, *Sonchus arvensis* +, *Urtica dioica* +.

Диагностические виды. *Eupatorium cannabinum*, *Scrophularia umbrosa*.

Дефиниция. Сырые разнотравные посконниково-леснокамышовые луга.

Автор выражает благодарность доктору биологических наук, ведущему научному сотруднику лаборатории Общей геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН Татьяне Михайловне Лысенко (Россия, г. Санкт-Петербург) за консультации по вопросам валидации синтаксонов.

Список литературы

- [Averinova] Аверинова Е. А. 2010. Травяная растительность бассейна реки Сейм (в пределах Курской области). Брянск: РИО БГУ. 351 с.
- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie. Wien; New-York, 1964. 865 S.
- [Bulokhov] Булохов А. Д. 1990 а. Синтаксономия травяной растительности Южного Нечерноземья. 2. Порядок *Galietalia veri* Mirkin et Naumova 1986 // Ред. журн. «Биологические науки». М. 56 с. Деп. в ВИНТИ, 1.08.1990, № 4430-B90.
- [Bulokhov] Булохов А. Д. 1990 b. Синтаксономия травяной растительности Южного Нечерноземья. 3. Порядок *Arrhenatheretalia* Pawl. 1928 // Ред. журн. «Биологические науки». М. 56 с. Деп. в ВИНТИ, 1.08.1990, № 4431-B90.
- [Bulokhov] Булохов А. Д. 1990 c. Синтаксономия травяной растительности Южного Нечерноземья. 4. Порядок *Molinetalia* Koch. 1926, союз *Alopecurion pratensis* // Ред. журн. «Биологические науки». М. 42 с. Деп. в ВИНТИ, 1.08.1990, № 4432-B90.
- [Bulokhov] Булохов А. Д. 1990 d. Синтаксономия травяной растительности Южного Нечерноземья. 5. Порядок *Molinetalia* Koch. 1926, союзы *Calthion*, *Filipendulion* // Ред. журн. «Биологические науки». М. 39 с. Деп. в ВИНТИ, 1.08.1990, № 4433-B90.
- [Bulokhov] Булохов А. Д. 1990 e. Синтаксономия травяной растительности Южного Нечерноземья. 6. Классы *Nardo-Callunetea* Preising 1949, *Sedo-Scleranthetea* Br.-Bl. 1945, *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. 1945 // Ред. журн. «Биологические науки». М. 23 с. Деп. в ВИНТИ, 1.08.1990, № 4434-B90.
- [Bulokhov] Булохов А. Д. 1990 f. Синтаксономия травяной растительности Южного Нечерноземья. 7. Классы *Trifolio-Geranietea sanguinei* Th. Mull. 1961, *Plantaginetea majoris* Tx. et Pass. 1950 // Ред. журн. «Биологические науки». М. 23 с. Деп. в ВИНТИ, 1.08.1990, № 4435-B90.
- [Bulokhov] Булохов А. Д. 2001. Травяная растительность Юго Западного Нечерноземья России. Брянск: Изд. БГУ. 296 с.
- [Bulokhov, Kharin] Булохов А. Д., Харин А. В. 2008. Растительный покров Брянска и его пригородной зоны (синтаксономия и мониторинг) / под ред. Л. М. Ахромеева. Брянск: РИО БГУ. 311 с.
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F. J. A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J. H. J., Lysenko T., Didukh Y. P., Pignatti S., Rodwell J. S., Capelo J., Weber H. E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S. M., Tichý L. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Appl. Veg. Sci. 19 (Suppl. 1). P. 3–264.
- [Poluyanov, Averinova] Полюянов А. В., Аверинова Е. А. 2012. Травяная растительность Курской области (синтаксономия и вопросы охраны). Курск: Курский гос. ун-т. 276 с.
- Ralski E. 1931. Łąki, polany i hale Pasma Babiej Góry. Prace Rolniczo-Leśne PAU 4. 88 s.
- [Rastitel'nyi...] Растительный покров Средней России (библиография научной школы профессора А. Д. Булохова). 2019. Сост. Ю. А. Семенищенков, Н. Н. Панасенко, А. В. Харин. Брянск: РИСО БГУ. 84 с.
- [Semenishchenkov] Семенищенков Ю. А. 2006 а. Эколого-флористическая классификация как основа охраны флористического и фитоценотического разнообразия (на примере Судость-Деснянского междуречья): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Брянск. 24 с.
- [Semenishchenkov] Семенищенков Ю. А. 2006 b. Остепнённые луга долины реки Десны // Мат. междунар. науч.-практ. конф. «Молодые исследователи – ботанической науке – 2006», Гомель, 21–22 сентября 2006 г. / Под ред. Н. М. Дайнеко. Гомель, ГГУ им. Ф. Скорины. С. 26–30.
- [Semenishchenkov] Семенищенков Ю. А. 2009. Фитоценотическое разнообразие Судость-Деснянского междуречья. Брянск: РИО БГУ. 400 с.
- The Euro+Med PlantBase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity [Electronic resource]. URL: <http://www.emplantbase.org>. Date of access: 8.08.2020.
- Theurillat J.-P., Willner W., Fernández- González F., Bültmann H., Čarni A., Gigante D., Mucina L., Weber H. 2021. International Code of Phytosociological Nomenclature. 4th ed. // Appl. Veg. Sci. Vol. 24. Iss. 1. e12491. <https://doi.org/10.1111/avsc.12491>.

References

- Averinova E. A. 2010. Travianaia rastitel'nost' basseina reki Seim (v predelakh Kurskoi oblasti) [Grass vegetation of the Seim River basin (within the Kursk Region)]. Bryansk: RIO BGU. 351 p. (In Russian)
- Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Wien; New-York, 1964. 865 S.
- Bulokhov A. D. 1990 a. Sintaksonomiia travianoj rastitel'nosti luzhnogo Nechemozem'ia. 2. Poriadok *Galietaia veri* Mirkin et Naumova 1986 [Syntaxonomy of grass vegetation in the Southern Nechemozemye of Russia. 2. The order *Galietaia veri* Mirkin et Naumova 1986] // Red. zhurn. «Biologicheskije nauki». Moscow. 56 p. Dep. v VINITI, 1.08.1990, № 4430-V90. (In Russian)
- Bulokhov A. D. 1990 b. Sintaksonomiia travianoj rastitel'nosti luzhnogo Nechemozem'ia. 3. Poriadok *Arrhehatheretalia* Pawl. 1928 [Syntaxonomy of grass vegetation in the Southern Nechemozemye of Russia. 3. The order *Arrhehatheretalia* Pawl. 1928] // Red. zhurn. «Biologicheskije nauki». Moscow. 56 p. Dep. v VINITI, 1.08.1990, № 4431-V90. (In Russian)
- Bulokhov A. D. 1990 c. Sintaksonomiia travianoj rastitel'nosti luzhnogo Nechemozem'ia. 4. Poriadok *Molinietalia* Koch. 1926, soiuz *Alopecurion pratensis* [Syntaxonomy of grass vegetation in the Southern Nechemozemye of Russia. 4. The order *Molinietalia* Koch. 1926, alliance *Alopecurion pratensis*] // Red. zhurn. «Biologicheskije nauki». Moscow. 42 p. Dep. v VINITI, 1.08.1990, № 4432-V90. (In Russian)
- Bulokhov A. D. 1990 d. Sintaksonomiia travianoj rastitel'nosti luzhnogo Nechemozem'ia. 5. Poriadok *Molinietalia* Koch. 1926, soiuzy *Calthion*, *Filipendulion* [Syntaxonomy of grass vegetation in the Southern Nechemozemye of Russia. 5. The order *Molinietalia* Koch. 1926, alliances *Calthion*, *Filipendulion*] // Red. zhurn. «Biologicheskije nauki». Moscow. 39 p. Dep. v VINITI, 1.08.1990, № 4433-V90. (In Russian)
- Bulokhov A. D. 1990 e. Sintaksonomiia travianoj rastitel'nosti luzhnogo Nechemozem'ia. 6. Klassy *Nardo-Callunetea* Preising 1949, *Sedo-Scleranthetea* Br.-Bl. 1945, *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. 1945 [Syntaxonomy of grass vegetation in the Southern Nechemozemye of Russia. 6. The classes *Nardo-Callunetea* Preising 1949, *Sedo-Scleranthetea* Br.-Bl. 1945, *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. 1945] // Red. zhurn. «Biologicheskije nauki». Moscow. 23 p. Dep. v VINITI, 1.08.1990, № 4434-V90. (In Russian)
- Bulokhov A. D. 1990 f. Sintaksonomiia travianoj rastitel'nosti luzhnogo Nechemozem'ia. 7. Klassy *Trifolio-Geranietea sanguinei* Th. Mull. 1961, *Plantaginetea majoris* Tx. et Pass. 1950 [Syntaxonomy of grass vegetation in the Southern Nechemozemye of Russia. 7. The classes *Trifolio-Geranietea sanguinei* Th. Mull. 1961, *Plantaginetea majoris* Tx. et Pass. 1950] // Red. zhurn. «Biologicheskije nauki». Moscow. 23 p. Dep. v VINITI, 1.08.1990, № 4435-V90. (In Russian)
- Bulokhov A. D. 2001. Travianaia rastitel'nost' luga Zapadnogo Nechemozem'ia Rossii [Grass vegetation of the Southern Nechemozemye of Russia]. Bryansk: Izd. BGU. 296 p. (In Russian)
- Bulokhov A. D., Kharin A. V. 2008. Rastitel'nyi pokrov Brianska i ego priгородnoi zony: (sintaksonomiia i monitoring) [Vegetation cover of Bryansk and its suburban area: (syntaxonomy and monitoring)] / pod red. L. M. Akhmeeva. Bryansk: RIO BGU. 311 p. (In Russian)
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Jakushenko D., Pallas J., Daniëls F. J. A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J. H. J., Lysenko T., Didukh Y. P., Pignatti S., Rodwell J. S., Capelo J., Weber H. E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S. M., Tichý L. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Appl. Veg. Sci. 19 (Suppl. 1). P. 3–264.
- Poluyanov A. V., Averinova E. A. 2012. Travianaia rastitel'nost' Kurskoi oblasti (sintaksonomiia i voprosy okhrany) [Grass vegetation of the Kursk Region (syntaxonomy and protection issues)]. Kursk: Kurskii gos. un-t. 276 p. (In Russian)
- Ralski E. 1931. Łąki, polany i hale Pasma Babiej Góry. Prace Rolniczo-Leśne PAU 4. 88 s.
- Rastitel'nyi pokrov Srednei Rossii (bibliografiia nauchnoi shkoly professora A. D. Bulokhova) [Vegetation cover of Central Russia (bibliography of the scientific school of Professor A. D. Bulokhov)]. 2019. Sost. Iu. A. Semenishchenkov, N. N. Panasenkov, A. V. Kharin. Bryansk: RISO BGU. 84 p. (In Russian)
- Semenishchenkov Yu. A. 2006 a. Ekologo-floristicheskaja klassifikatsiia kak osnova okhrany floristicheskogo i fitotsenoticheskogo raznoobrazia (na primere Sudost'-Desnianskogo mezhdurech'ia) [Ecologico-floristic classification as the basis for the protection of floristic and phytocoenotic diversity (on the example of the Sudost'-Desna interfluvium)]: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Bryansk. 24 p. (In Russian)
- Semenishchenkov Yu. A. 2006 b. Ostepennyye luga doliny reki Desny [Steppe meadows of the Desna River valley] // Mat. mezhdunar. nauch.-prakt. konf. «Molodye issledovately – botanicheskoi nauke – 2006», Gomel', 21–22 sentiabria 2006 g. / Pod red. N. M. Daineko. Gomel', GGU im. F. Skoriny. P. 26–30. (In Russian)
- Semenishchenkov Yu. A. 2009. Fitotsenoticheskoe raznoobrazie Sudost'-Desnianskogo mezhdurech'ia [Phytocoenotic diversity of the Sudost'-Desna interfluvium]. Bryansk: RIO BGU. 400 p. (In Russian)
- The Euro+Med PlantBase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity [Electronic resource]. URL: <http://www.emplantbase.org>. Date of access: 8.08.2020.
- Theurillat J.-P., Willner W., Fernández-González F., Bültmann H., Čarni A., Gigante D., Mucina L., Weber H. 2021. International Code of Phytosociological Nomenclature. 4th ed. // Appl. Veg. Sci. Vol. 24. Iss. 1. e12491. <https://doi.org/10.1111/avsc.12491>.

Сведения об авторах

Семенешенков Юрий Алексеевич
д. б. н., профессор кафедры биологии
ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет
имени академика И. Г. Петровского», Брянск
E-mail: yuricek@yandex.ru

Semenishchenkov Yuriy Alexeevich
Sc. D. in Biological Sciences, Professor of the Dpt. of Biology
Bryansk State University
named after Acad. I. G. Petrovsky, Bryansk
E-mail: yuricek@yandex.ru

ХРОНИКА

УДК 581+929

ПАМЯТИ ГЕННАДИЯ ФЕОДОСЬЕВИЧА РЫКОВСКОГО (1936–2021)

© А. А. Сакович¹, М. С. Малько², О. М. Масловский³
A. A. Sakovich¹, M. S. Mal'ko², O. M. Maslovsky³

To the memory of Gennady Feodosievich Rykovsky
(1936–2021)

¹ УО «Гродненский государственный университет им. Я. Купалы»

230012, Республика Беларусь, г. Гродно, пер. Доватора, д. 3, корп. 1. Tel.: +375 295-81-61-13, e-mail: anastasia_pryaz@inbox.ru

² ГНПО «Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам»

220072, Республика Беларусь, г. Минск, ул. Академическая, д. 27. Tel.: +375 291-56-30-20, e-mail: Zentsova2009@gmail.com

³ ГНУ «Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси»

220072, Республика Беларусь, г. Минск, ул. Академическая, д. 27. Tel.: +375 293-28-16-88, e-mail: oleg.maslovsky@tut.by

1 июля 2021 года ушёл из жизни Геннадий Феодосьевич Рыковский – выдающийся учёный – ботаник-эволюционист, бриолог, доктор биологических наук, профессор, лауреат премии НАН Беларуси, почётный член Ботанического белорусского общества.

Геннадий Феодосьевич родился 23 сентября 1936 г. в г. Кувшиново Калининской области России в семье инженера. Отец его родом из крестьянской семьи, всю свою жизнь проработал инженером-технологом. Мать – из дворянского рода Вересоцких. В семье она занималась воспитанием детей. Смутные 1930-е годы для семьи Рыковских ознаменовались скитаниями по России и Украине – отец часто менял место работы. Так, в один из переездов родился Геннадий Феодосьевич. Ситуация усугубилась начавшейся Великой Отечественной войной. Семья встретила её в рабочем поселке вблизи д. Савино Киржачского района Владимирской области (Россия). Как и многие, они пережили тяжёлые и голодные военные годы.

В Минск семья переехала в 1945 г., где встретила День Победы. В связи с постоянными переездами, болезнью и тяжёлым военным временем практически все младшие классы школы Геннадий Феодосьевич пропустил. Однако неимоверное упорство, терпеливость и трудолюбие позволили ему на отлично окончить школу. Всё время тяготел к биологическим наукам, Геннадий Феодосьевич после школы поступает на биологический факультет Белорусского государственного университета. Он пробует себя в научной работе в разных ботанических направлениях. Активно изучает фитопатологию под руководством академика Н. А. Дорошкина, а несколько позже пишет работу по геоботанике под руководством Н. О. Циттерман.



Геннадий Феодосьевич Рыковский.

Gennady Feodosievich Rykovsky.

В 1961 г. Геннадий Феодосьевич с отличием окончил Белорусский государственный университет. По приглашению академика Н. В. Турбина он был распределён в Институт биологии АН БССР, позже – Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича, где неутомимо и добросовестно трудится шестьдесят долгих лет.

В 1960-е годы лабораторией флоры и систематики растений руководила флорист и геоботаник кандидат биологических наук Вера Арсеньевна Михайловская, которая и пригласила Геннадия Феодосьевича к себе в лабораторию. Она стала одной из ключевых фигур, участвовавших в выборе направления исследовательской работы Г. Ф. Рыковского. В первые годы в институте Геннадий Феодосьевич активно занимается изучением сосудистых растений, а В. А. Михайловская подталкивает его к работе над очень сложной и узкой группой высших растений – мохообразных. С 1962 г. он принимает участие в экспедициях по изучению бриофлоры Березинского биосферного заповедника. Спустя несколько лет, в 1964 г., Геннадий Феодосьевич поступает в аспирантуру. Академик И. Д. Юркевич, будучи президентом Белорусского ботанического общества, отправляет Геннадия Феодосьевича в г. Киев к заслуженному деятелю науки Украины, академику, профессору, доктору биологических наук Д. К. Зерову. Позже Геннадий Феодосьевич посвящает рукопись своей докторской диссертации памяти первого учителя-бриолога. Вспоминая то время, Геннадий Феодосьевич говорил: *«Наши отношения с Д. К. Зеровым были очень философскими, впрочем, именно он мне позволил раскрыть свой талант исследователя, несомненно, влияя на моё становление как бриолога»*. Поражает то, что он обучался определению этой невероятно сложной группы высших растений самостоятельно, днями пребывая в гербарии Ботанического института имени В. Л. Комарова РАН во время своих отпусков. Его консультантом в Ленинграде в то время была доктор биологических наук Л. И. Савич-Любичкая.

В 1971 г. он блестяще защищает кандидатскую диссертацию «Бриофлора Березинского биосферного заповедника». Многие методики географического и экологического анализа бриофлоры в этой работе явились пионерными. После опубликованная одноименная монография на многие годы становится настольной книгой для многих белорусских учёных, аспирантов и студентов.

Центральное место в исследованиях Г. Ф. Рыковского занимали вопросы эволюции мохообразных и всего растительного мира. Интерес к этой проблеме у него появился в середине 1980-х годов как естественное продолжение работ по изучению фитогеографического генезиса различных бриофлор и филогении отдельных таксономических групп бриофитов. С присущей ему основательностью в исследованиях Геннадий Феодосьевич глубоко и всесторонне погрузился в эту сложную тематику, проработав сотни литературных источников и предложив оригинальные филогенетические схемы и концептуальные модели происхождения мохообразных, формирования исходных форм, становления типовых признаков, базирующихся как на эколого-биологических особенностях самих мохообразных, так и на закономерностях развития органического мира.

Впоследствии во время подготовки докторской диссертации ему удалось соединить вопросы эволюции мохообразных и проблемы флорогенеза в единую концепцию на примере своеобразного природного региона – Полесья – на территории трёх государств (Беларуси, России и Украины).

В 1995 г. великолепно проходит защита его докторской диссертации «Происхождение и эволюция мохообразных с оценкой современного состояния и генезиса бриофлоры», за которой стоят годы titанической и кропотливой работы. Геннадий Феодосьевич не умел работать вполсилы, если он брался за дело, то усердно прорабатывал каждую деталь в своём исследовании, вкладывал всю душу. Оппонируя его докторскую диссертацию, заслуженный деятель науки и техники Украины, доктор биологических наук М. Ф. Бойко, а также Заслуженный деятель науки Российской Федерации, доктор биологических наук Л. В. Бардунов отметили масштабность диссертационной работы, включающей в себя детальную проработку механизмов и направлений эволюционного развития не только брио-

фитов, но и сосудистых растений, развивающихся коэволюционно. Позже на основе докторской диссертации была подготовлена книга «Происхождение и эволюция мохообразных» (2011), которую Геннадий Феодосьевич считал главным достижением своей жизни.

Важной вехой в истории бриологических исследований в Беларуси останется фундаментальная «Флора Беларуси. Мохообразные». Её первые два тома (2004, 2009) написаны Геннадием Феодосьевичем в соавторстве с его учеником О. М. Масловским, причём сводка печёночников была подготовлена впервые для страны.

Геннадий Феодосьевич, являясь специалистом широкого профиля, имел работы, не связанные с мохообразными. Волею судьбы ему пришлось обобщить результаты многолетних исследований лекарственных растений, которые отражены в работе «Лекарственные растения и их применение» (1967). Не потеряли актуальности также многочисленные исследования по охране природы: «Национальная стратегия и план действий по сохранению и устойчивому использованию биологического разнообразия Республики Беларусь» (1997), «Состояние и использование биологического разнообразия Республики Беларусь» (1998) и др. Он являлся одним из авторов сети особо охраняемых природных территорий в республике, а также концепции «миграционных русел», которая очень популярна и активно используется ботаниками в настоящее время.

Г. Ф. Рыковский курировал раздел по мохообразным в нескольких изданиях Красной книги Беларуси. Также он является основателем современного бриологического гербария в Институте экспериментальной ботаники НАН Беларуси. После Второй мировой войны ему пришлось восстанавливать вывезенный из страны гербарий и практически заново формировать коллекционные фонды.

Во время многочисленных ботанических экспедиций он стойко переносил тяготы многокилометровых переходов по болотным и лесным массивам и бесконечно радовался новым ботаническим находкам. Благодаря своим исследованиям, Геннадий Феодосьевич стал уникальным, авторитетным и широко известным специалистом в своей научной области не только в Беларуси, но также и за рубежом, внося огромный вклад в развитие бриологии и ботанической науки в целом. Будучи невероятным эрудитом и мыслителем, Геннадий Феодосьевич вычитал огромное количество диссертаций (более 100), выступал в качестве редактора

и рецензента многих монографий, учебных программ и методических разработок вузов страны. Он являлся активным членом Совета по защите докторских и кандидатских диссертаций. Его незаурядный талант великолепного наставника и учёного снискали глубокое уважение



Геннадий Феодосьевич Рыковский с учениками после защиты диссертации А. А. Сакович (слева направо: М. С. Малько, О. М. Масловский, А. А. Сакович, Г. Ф. Рыковский).

Gennady Feodosievich Rykovsky with his disciples after defending the thesis by A. A. Sakovich (from the left to the right: M. S. Mal'ko, O. M. Maslovsky, A. A. Sakovich, G. F. Rykovsky).

и любовь коллег, молодых и уже опытных специалистов. Геннадий Феодосьевич стал основателем белорусской биологической школы. Наиболее известные ученики, которые под его руководством защитили кандидатские диссертации, — О. М. Масловский, М. С. Малько, А. А. Сакович. Он был прекрасным научным руководителем и консультантом для молодых учёных, всячески, с присущей ему истинной интеллигентностью, помогая им проводить свои исследования и повышать качество научных публикаций. В его понимании каждое слово должно быть выверено и направлено на раскрытие сущности исследования. Геннадий Феодосьевич был очень скромным человеком с добрым, чутким, отзывчивым сердцем. Он искренне и от всей души помогал людям, писал рецензии, консультировал по научным работам, поддерживал добрым словом, радовался успехам, он был опорой и поддержкой для своих учеников, коллег, друзей и знакомых. Из-под его пера вышли более 200 научных трудов, в том числе 17 монографий.

Геннадий Феодосьевич посвятил всю свою жизнь науке. Он не был женат и не познал радость отцовства. Многие годы ухаживал за своей больной матерью, к которой был очень привязан. После её кончины свою боль, отчаяние и любовь он изливал в поэтических строках. Так появились его первые сборники стихов «Лісце клёнаў залатое» (2001) и «Звёздная россыпь» (2002). Геннадий Феодосьевич находил красоту в каждом человеке и воодушевлённо воспевал в своих стихах. Особенно с огромным трепетом и нежностью относился к прекрасной половине человечества. Так рождались сборники его стихов. Сам он о них говорил: «... *В них мои чувства, моя душа — это мои дети*». Всего им опубликованы 11 сборников стихов, включающих в себя около 4000 произведений. На его стихи писали песни, романсы и хоры белорусские композиторы (члены Белорусского союза композиторов): Е. В. Атрашкевич, Э. В. Андреев, А. И. Безенсон, Д. Н. Долгалёв, В. И. Каретников, В. И. Каризна, В. М. Кожухарь, В. Н. Савчик и др. Исполняли эти произведения как в Белорусской государственной филармонии, так и в различных музыкальных учебных заведениях и на других концертных площадках талантливые певцы: В. С. Дайнеко, П. П. Елфимов, О. М. Семёнов, О. Колесникова, А. В. Яковлев, Г. Сокольник, В. Г. Данилович, «Хор Турецкого» — российский музыкальный коллектив, молодёжный хор Барановичского музыкального колледжа (руководитель Ю. Масибут), образцовый хор «Tutti» ДМШИ № 8 им. Ширмы г. Минска (руководитель И. Резанова), хор мальчиков ДШИ № 1 г. Минска (руководитель А. Дробышевский) и другие коллективы.

В качестве эпилога, приводим строки одного из последних стихотворений Геннадия Феодосьевича, посвящённых Беларуси, — стране в которой он прожил все свои сознательные годы.

Мая Беларусь

*Твае палі, твае лясы,
Азёры, рэк твае і стужкі...
Няма нідзе такой красы
У летні час і ў завірушкі!
Няпросты шлях твой ў вачах —
Ён праз стагоддзі пранікае,
А зоркі ззяюць па начах,
Святло іх з вечнасцю злучае!*

*О, Беларусь, мой родны край,
Цябе я сэрцам абдымаю!
Ты для мяне — нібыта рай
І я цябе благаслаўляю!
Квітней, квітней, мне любы кут!
Я так табою ганаруся!
Ад промяню хмары знікнуць тут —
За гэта я душой малюся!*

*Даўно мінуў вайны праклён,
Зямля так дыхае прывольна!
Ды не забыць святых імен
Тых ваяроў, іх страта больна!
Яго вялікасць — чалавек
Сваёю працай храм будзе —
Усё вышэй — ад веку ў век
Таму, што існасць патрабуе!*

*Заўжды адзінству вучыць час,
Бо не знайсці яго мацнее!
Нішто не адалее нас,
Калі і нават свет цямнее!
Зара ўранку ўстае
І з ёю звязана надзея...
Салоўка голас падае —
Вясна — чароўная падзея!*

4.05.2021

Генадзій Рыкоўскі

Геннадий Феодосьевич Рыковский останется для многих из нас добродушным, отзывчивым и великолепным человеком, истинным образцом настоящего учёного, глубоко мыслящим профессионалом, понимающим и любящим другом. Память о нём будет жить долгие годы и навсегда сохранится в наших сердцах! Дело, начатое им в Беларуси, продолжается.

Magister at studiosum continues

Сведения об авторах

Сакович Анастасия Александровна

к. б. н., преподаватель кафедры ботаники
УО «ГрГУ им. Я. Купалы», Гродно
E-mail: anastasia_pryaz@inbox.ru

Малько (Шабета) Марина Сергеевна

к. б. н., доцент, учёный секретарь
ГНПО «НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам», Минск
E-mail: Zentsova2009@gmail.com

Масловский Олег Мечиславович

к. б. н., заведующий сектором кадастра
ГНУ «Институт экспериментальной ботаники
им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси», Минск
E-mail: oleg.maslovsky@tut.by

Sakovich Anastasia Alexandrovna

Ph. D. in Biological Sciences, Lecturer of the Dpt. of Botany
Yanka Kupala State University of Grodno, Grodno
E-mail: anastasia_pryaz@inbox.ru

Mal'ko (Shabeta) Marina Sergeevna

Ph. D. in Biological Sciences, Ass. Professor,
Scientific Secretary of the SSPA «SPC NAS of Belarus for Bioresources»
State Scientific and Production Association «Scientific and Practical Center
of the NAS of Belarus on Bioresources», Minsk
E-mail: Zentsova2009@gmail.com

Maslovsky Oleg Mechislavovich

Ph.D. in Biological Sciences, Head of the Dpt. of the Plant Cadaster
V. F. Kuprevich institute of experimental botany of the NAS of Belarus, Minsk
E-mail: oleg.maslovsky@tut.by

АННОТАЦИИ НОВЫХ КНИГ



Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные. Саратов: Папирус, 2021. 496 с.

Red Data Book of the Saratov Region: Fungi. Lichens. Plants. Animals. Saratov: Papirus. 496 p.

Третье издание Красной книги Саратовской области (первое вышло в 1996 г., второе – в 2006 г.) содержит данные о современном состоянии популяций редких и находящихся под угрозой исчезновения видов растительного и животного мира региона, требующих особой охраны. В новое издание включены 578 видов. Список рекомендуемых к охране видов, по сравнению со вторым изданием, дополнен 6 новыми представителями лишайников, 5 видами мхов, 1 видом водорослей, 34 видами сосудистых растений, 10 видами беспозвоночных, по одному виду рыб и амфибий, 10 видами птиц и 5 видами

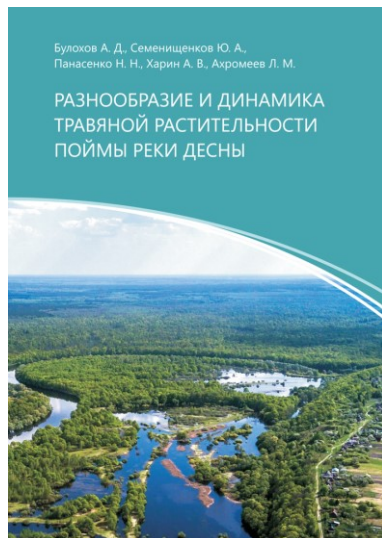
млекопитающих; у некоторых видов изменены категория и статус охраны. Видовые очерки иллюстрированы цветными рисунками и картами распространения.

Предназначена учёным-биологам, специалистам природоохранных и законодательных организаций, фармацевтам, учителям, студентам, учащимся школ и вузов, широкому кругу любителей природы Поволжского региона.

Булохов А. Д., Семенищенков Ю. А., Панасенко Н. Н., Харин А. В., Ахромеев Л. М. Разнообразие и динамика травяной растительности поймы реки Десны. Брянск: РИСО БГУ, 2021. 240 с.

Bulokhov A. D., Semenishchenkov Yu. A., Panasencko N. N., Kharin A. V., Akhromeev L. M. Diversity and dynamics of grass vegetation of the Desna River floodplain. Bryansk: RISO BGU, 2021. 240 p.

В книге представлены результаты исследования разнообразия травяной растительности поймы реки Десны в условиях ксерофитизации и изменения режима природопользования в последние десятилетия. Охарактеризованы установленные методом Ж. Браун-Бланке синтаксоны травяной растительности, которые впервые отмечены в деснинской долине и сформировались в результате указанных выше климатических и антропогенных процессов, фитоценоотическое разнообразие модельных синтаксонов, играющих наибольшую роль в формировании растительности ксерофитизированной поймы. Книга адресована фитоценологам, специалистам в сфере охраны природы, преподавателям, студентам и аспирантам вузов биологических направлений, любителям природы.



СОДЕРЖАНИЕ

Анатомия и морфология растений

Стаменов М. Н. Архитектура кроны дуба черешчатого (<i>Quercus robur</i> L.) в генеративном периоде онтогенеза в фитоценозах северной лесостепи Тульской области	5–39
--	------

Флористика

Яцына А. П. Лишайники и близкородственные грибы дубрав Петриковского района Гомельской области (Республика Беларусь)	40–47
--	-------

Геоботаника

Голуб В. Б. От инвентаризации земель к их паспортизации (взгляды Л. Г. Раменского и их развитие в СССР)	48–58
Лысенко Т. М., Щукина К. В., Нешатаева В. Ю., Шильников Д. С., Дутова З. В. Новые высшие синтаксоны степной растительности Северного Кавказа	59–75
Семенищенков Ю. А. Типификация и коррекция синтаксонов луговой растительности класса <i>Molinio-Arrhenatheretea</i> Tx. 1937 Южного Нечерноземья России	76–83

Хроника

Сакович А. А., Малько М. С., Масловский О. М. Памяти Геннадия Феодосьевича Рыковского (1936–2021)	84–88
Аннотации новых книг	89

CONTENTS

Anatomy and morphology of plants

Stamenov M. N. Crown architecture of <i>Quercus robur</i> L. in the reproductive period of ontogenesis in phytocoenoses of the northern forest-steppe in the Tula Region	5–39
--	------

Flora studying

Yatsyna A. P. Lichens and related fungi of oak forests of the Petrikovsky district, Gomel Region (Republic of Belarus)	40–47
--	-------

Geobotany

Golub V. B. From land inventory to their certification (views of L. G. Ramenskii and their development in the USSR)	48–58
Lysenko T. M., Shchukina K. V., Neshataeva V. Yu., Shilnikov D. S., Dutova Z. V. New higher syntaxa of the steppe vegetation in the North Caucasus	59–75
Semenishchenkov Yu. A. Typification and correction of the meadow vegetation syntaxa of the class <i>Molinio-Arrhenatheretea</i> Tx. 1937 in the Southern Nechernozemye of Russia	76–83

Chronicle

Sakovich A. A., Malko M. S., Maslovsky O. M. To the memory of Gennady Feodosievich Rykovsky (1936–2021)	84–88
Book review	89

Сетевое издание
Разнообразие растительного мира

Свидетельство о регистрации средства массовой информации
ЭЛ № ФС 77-76536 от 9 августа 2019 г.
выдано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций

Главный редактор сетевого издания:
доктор биологических наук, профессор
А. Д. Булохов

Оригинал-макет – *Ю. А. Семенищенков*
Редактор англоязычного текста – *А. В. Грачёва*
Художник – *М. А. Астахова*

На обложке – *Quercus robur* L.

Адрес учредителя:
ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского»
241036, Российская Федерация, г. Брянск, ул. Бежицкая, д. 14

Адрес редакции:
РИСО ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского»
241036, Российская Федерация, г. Брянск, ул. Бежицкая, д. 20

Дата размещения сетевого издания в сети Интернет
на официальном сайте <http://dpw-brgu.ru>: 20.08.2021