

high diversity of vascular plant species and the presence of rare orchid species, partly associated with increased groundwater mineralization. This is particularly well expressed in herb moss and tall-grass fir-spruce forests and woodlands, and on tall-grass plots located at brook sources and gentle slopes with groundwater inflow. Of great value are also undisturbed short-grass moss dark coniferous forests with a high diversity of wood-destroying fungi. No doubt these forests maintain the conditions for the existence of rare species and communities with a high diversity of vascular plants on adjacent flat areas. Orchid species listed in the Red Data Books are found: *Ephippianthus sachalinensis*, *Galearis cyclochila*, *Cypripedium guttatum*, *Calypso bulbosa*, the first two occurring there at the northern limit of their ranges.

The surveyed forestland is assigned to the forests of high conservation value within the framework of voluntary forest certification, and this allowed to reach an agreement with a timber company on the preservation of its most valuable parts.

УДК 581.4 + 581.524 (433 + 34)

Бот. журн., 2015 г., т. 100, № 10

© А. В. Горнов

**ВЛИЯНИЕ СЕНОКОШЕНИЯ НА СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ  
*FILIPENDULA ULMARIA (ROSACEAE)* — ДОМИНАНТА  
ВЛАЖНЫХ ЛУГОВ БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ**

A. V. GORNOV. INFLUENCE OF MOWING ON THE STATE OF COENOPOPULATIONS  
OF *FILIPENDULA ULMARIA (ROSACEAE)*, A DOMINANT OF WET MEADOWS  
IN BRYANSK REGION

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН

117997 Москва, ул. Профсоюзная, 84/32, стр. 14

Факс (499) 7430014

E-mail: aleksey-gornov@yandex.ru

Поступила 27.07.2015

Изучен онтогенез *Filipendula ulmaria*. Описана размерная поливариантность онтогенеза особей генеративного периода, связанная с сенокошением. Выявлены биоморфологические особенности, определяющие существенные черты популяционной жизни таволги. Установлен режим сенокошения, при котором ценопопуляции таволги характеризуются полночленным онтогенетическим спектром и высокой плотностью особей всех онтогенетических состояний.

Ключевые слова: *Filipendula ulmaria*, онтогенез, ценопопуляция, онтогенетический спектр, сенокошение.

Таволга вязолистная (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.) — широкораспространенный вид, который часто занимает доминирующее положение в травяном покрове как в лесных (Морозова, 1999; Булохов, Соломеш, 2003; Заугольнова и др., 2009, и др.), так и в луговых (Булохов, 2001; Васильевич, Беляев, 2005; Ипатов и др., 2007; Васильевич, 2015, и др.) сообществах европейской части России. Особенно ярко свои конкурентные позиции вид реализует на оставленных влажных сенокосах и пастбищах. Здесь таволга разрастается и формирует высокотравные монодоминантные заросли (Regnell, 1980; Falinska, 1995; Горнов, 2013а). В связи с этим в работе поставлена цель — описать онтогенез *Filipendula ulmaria* и выявить влияние сено-кошение на состояние ее ценопопуляций.

**Материал и методика**

Материал собран в течение 2009—2014 гг. на влажных внутрилесных лугах Неруско-Деснянского полесья (НДП). НДП расположено в бассейне среднего течения р. Десна в юго-восточной части Брянской обл. В ботанико-географическом плане

Биометрические показатели онтогенетических состояний *Filipendula ulmaria* на ежегодно косимых (К) и некосимых (Н) лугах

Биометрические показатели	Онтогенетические состояния таволги взолистной											
	<i>j</i> <sub>1</sub>	<i>j</i> <sub>2</sub>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> <sub>1</sub>	<i>g</i> <sub>2</sub>	<i>g</i> <sub>3</sub>	K	H	K	H	K
Высота побега, см	2—5	5—11	10—25	25—50	50—70	100—125	70—100	130—180	100—125	170—250	10—20	25—50
Длина соцветия, см	—	—	—	—	2—4	7—15	5—12	15—30	10—20	25—50	—	—
Число цветков	—	—	—	—	80—150	300—600	150—250	600—1000	250—500	1000—1700	—	—
Число листьев ювенильного типа	1	1—2	—	2—3	—	—	—	—	—	—	—	—
Число листьев полу взрослого типа	—	—	—	—	2—4	3—5	2—4	3—5	2—6	3—8	2—5	—
Число листьев взрослого типа	—	—	—	—	—	4—11	4—11	4—6	5—16	5—12	6—11	—
Длина пластинки листа, см	0.5—0.8	0.7—2.0	4—11	16—23	10—14	14—21	11—17	7—26	13—18	19—30	—	—
Ширина пластинки листа, см	0.5—0.8	0.7—2.0	2.5—6.0	6—14	7—11	10—18	8—11	12—20	9—15	13—26	—	—
Длина черешка листа, см	2.0—4.5	3—10	6—15	14—24	2—7	2.0—5.5	3—6	4—12	2.5—8.0	2—10	—	—
Число сегментов листа	1	1	3—5	7—9	9	9	9	9	9	9	9	9
Длина сегмента листа, см	—	—	1.5—3.5	3—7	3.5—5.5	4.5—10.0	4.0—6.5	6—10	4.5—7.0	7—13	—	—
Ширина сегмента листа, см	—	—	1.0—6.5	2.0—3.5	1.5—3.0	2.0—3.5	2.0—3.5	3.5—3.5	2.0—3.5	3.0—5.0	—	—
Глубина погружения корневища, см	—*	1.0—1.5	1.5—2.0	2.0—2.5	2.5—3.0	3.5—4.5	3.0—4.5	4.5—6.0	3.5—5.0	4.0—8.0	—	—
Длина корневища, см	—*	1.0—2.0	2.5—4.5	4.0—10.0	6.0—12.0	9.0—14.0	12.0—18.0	9.0—13.0	15.0—20.0	—	—	—
Диаметр корневища, см	0.2—0.4	0.4—0.6	0.7—1.0	0.8—0.9	1.0—1.2	1.0—1.2	1.5—2.0	1.0—1.3	2.0—2.5	—	—	—
Число гидатных приростов	—*	1	2—3	2—3	2—3	3—4	2—4	3—5	2—4	4—6	—	—
Длина гидатного прироста, см	—*	1—2	2—3	2—4	2.5—4.5	3.5—5.0	4—6	4—6	4.5—6.0	5.0—7.0	—	—
Число корней	—*	2—9	7—16	14—21	16—25	30—50	19—31	55—123	25—35	90—140	—	—
Длина корня, см	—*	2—8	11—22	21—35	21—48	60—80	57—70	70—100	65—75	90—100	—	—
Число почек возобновления	—*	1—2	2—3	3—4	3—4	3—5	3—5	5—9	3—5	7—10	—	—
Длина почки возобновления, см	—*	0.1	0.1—0.3	0.4—0.8	0.5—1.0	1.5—2.5	0.6—1.2	1—2.5	0.6—1.2	2.0—3.0	—	—
Диаметр почки возобновления, см	—*	0.1	0.1—0.2	0.2—0.5	0.4—0.7	0.7—0.9	0.5—0.9	0.8—1.0	0.5—0.9	1.0—1.5	—	—
Число парциальных побегов	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5—10	—	—
Число измерений	33	33	33	33	33	33	21	33	21	21	33	—

Примечание. *j*<sub>1</sub> — ювенильное первое группы, *j*<sub>2</sub> — ювенильное второе группы, *im* — имматурное, *v* — виргинильное, *g*<sub>1</sub> — молодое генеративное, *g*<sub>2</sub> — зрелое генеративное, *g*<sub>3</sub> — старое генеративное. \* — у *j*<sub>1</sub> нет сформированного корневища и органов, формирующихся на нем.

район принадлежит Полесской подпровинции Восточноевропейской широколиственной провинции (Растительность..., 1980).

До начала 90-х годов XX в. большую часть исследуемых сообществ интенсивно косили. В последующие годы одни луга косили регулярно, а другие — забросили. К моменту исследования сформировалось несколько вариантов сообществ с разными режимами сенокошения: ежегодно косимые луга; луга, косимые раз в 2—3 года; луга, заросшие высокотравьем; луга, заросшие кустарником и подростом деревьев; луга, заросшие деревьями.

Таволга вязолистная — длиннокорневищное растение, летне-зеленый гемикриптофит. Для особей этого вида во взрослом неугнетенном состоянии свойствен явнополицентрический тип биоморфы. Такой тип характеризуется несколькими четко выраженным центрами разрастания особи — самостоятельными источниками воздействия на среду (Смирнова, 1987). В работе использованы онтогенетические, популяционные и статистические методы. Применена периодизация онтогенеза, предложенная Т. А. Работновым (1950), учтены дополнения, разработанные другими авторами (Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1988; Жукова, 1995, и др.). Онтогенетические состояния выделены на основе биометрических показателей и биологических признаков (см. таблицу). При оценке влияния разных режимов сенокошения на состояние ценопопуляций таволги исследовалась экологическая плотность. Экологическая плотность — число особей на единицу обитаемого пространства (Одум, 1986). Определена счетная единица, наиболее целесообразная для проведения ценопопуляционных исследований: на начальных этапах развития счетная единица — особь, а затем — парциальный побег. В работе парциальный побег рассматривается как аналог особи. При изучении ценопопуляций закладывались квадратные площадки размером 1 м<sup>2</sup> в 20-кратной повторности в каждом варианте исследуемых сообществ. На площадках выявлялось число особей (парциальных побегов) каждого онтогенетического состояния. При анализе состояния ценопопуляций сравнивали их онтогенетические спектры по набору особей разных онтогенетических состояний и по их плотности. Для выделения сходных групп ценопопуляционных площадок, принадлежащих разным сукцессионным стадиям, применялась ординация. Для ординации применен метод бестрендового анализа соответствий (DCA, Detrended Correspondence Analysis) (Джонгман и др., 1999).

## Результаты и обсуждение

### Онтогенез *Filipendula ulmaria*

В онтогенетическом развитии *Filipendula ulmaria* выделено 6 онтогенетических состояний. Особи генеративного периода изучены в сообществах с разными режимами природопользования: на косимых и некосимых лугах. Растения постгенеративного периода в исследуемых сообществах не были отмечены.

**Семена (se)** таволги 2—3 мм дл. и 1—2 мм шир. расположены по одному в орешках неправильной полулунно-ланцетной формы (рис. 1, 1). Они защищены околоплодником, который одревесневает по мере их созревания. Диссеминация начинается во второй половине лета и продолжается до полегания генеративных побегов. Семена опадают вблизи материнских особей. Часть семян прорастает на месте. Это происходит следующей весной после схода талых вод (Работнов, 1974). Остальные семена разносятся водой (Vogt et al., 2004) или ветром (Левина, 1987). Семена таволги могут распространяться тетеревиными птицами (Борщевский,

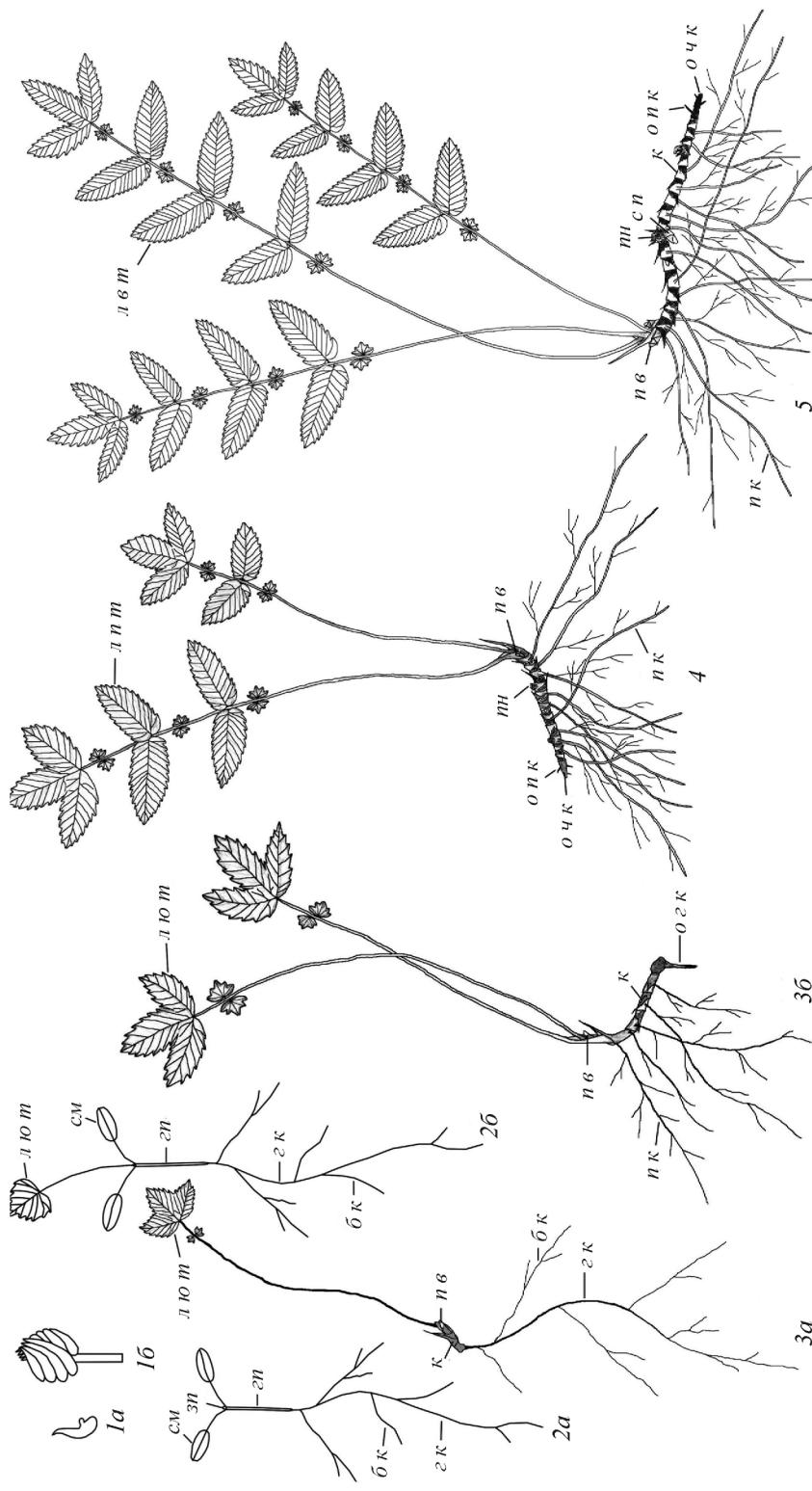


Рис. 1. Онтогенетические состояния *Filipendula ulmaria*.

Прегенеративный период. 1а — орешек, 1б — многоорешек, 2а — проросток возрастаом 1 недели, 2б — проросток возрастаом 2 недели. 3а — ювенильное перво группы, 3б — ювенильное второй группы; 4 — имматурное, 5 — виргинальное. сн — семядоля; зп — зародышевая почка; 2п — гипокотиль; 2к — главный корень; бк — боковой корень; л. 10 м — лист ювенильного типа; л. n м — лист полувзрослого типа; л. 6 м — лист взрослого типа; к — лист взрослое типа; н. 6 — почка возобновления; нк — корневище; н. к — придаточный корень, нн — «пленко», или базальная часть отмершей надземной части побега; огк — отмерший главный корень; обк — отмерший придаточный корень; очк — отмерший главный корень; обк — отмерший придаточный корень.

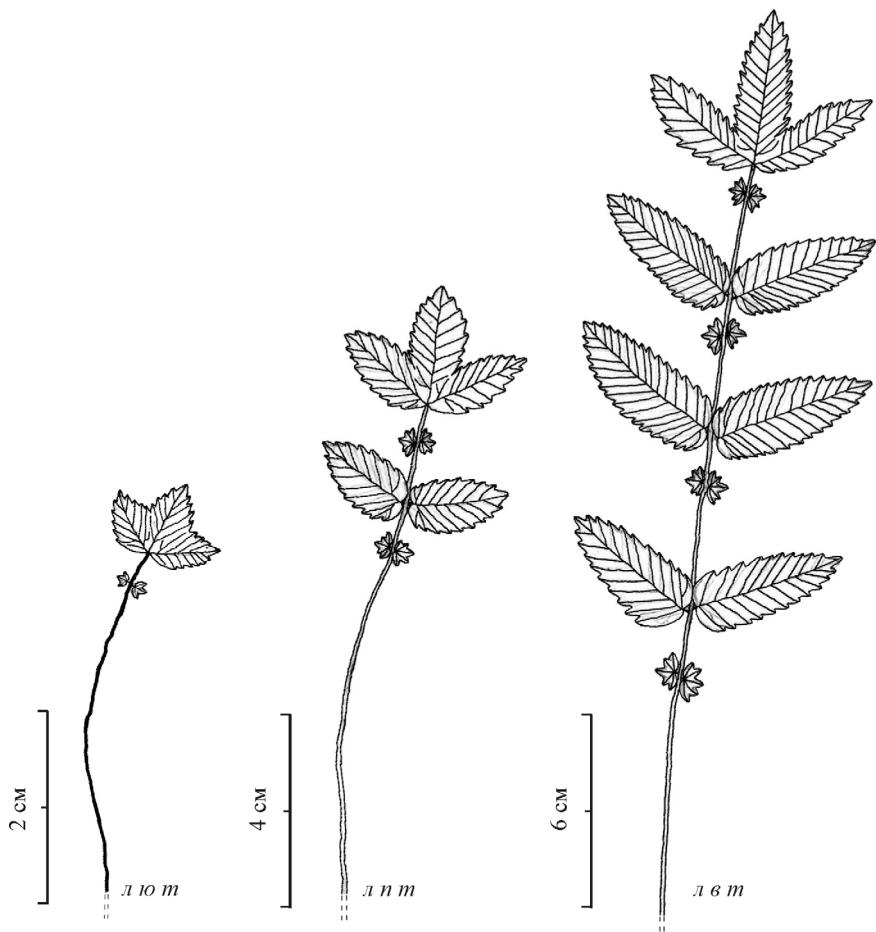


Рис. 2. Типы листьев *Filipendula ulmaria*.

*л ю т* — лист ювенильного типа, *л п т* — лист полуувзрослого типа, *л в т* — лист взрослого типа.

1986), дикими копытными (Корочкина, 1974; Русаков, Тимофеева, 1984) и бобрами (Ерофеев, 2005).

**Проростки (р)** формируются в ходе надземного прорастания и представляют собой небольшие растения высотой до 2.0 см (рис. 1, 2). Побег состоит из гипокотиля, несущего две супротивно расположенных семядоли. Пластиинки семядолей овальные, сидят на коротких черешках, между которыми находится верхушечная почка. Корневая система образована ветвящимся главным корнем. Продолжительность состояния одна—две недели.

**Ювенильное (j)** состояние разделяется на две группы с общей продолжительностью один вегетационный период.

**Ювенильные растения первой группы (*j<sub>1</sub>*)** развиваются в год прорастания: семядоли отмирают, из верхушечной почки проростка формируется розеточный побег с одним листом ювенильного типа (рис. 1, 3; 2, *л ю т*). Лист ювенильного типа состоит из темно-зеленой трехлопастной (рассеченной менее чем до половины) в очертании широкояйцевидной пластиинки. Черешок в 5 раз длиннее пластиинки (см. таблицу). Возможно, это адаптивное приспособление для выноса листовой

пластинки в ярусы травяного покрова с большей освещенностью. Подземная часть растений представлена коротким ортотропным корневищем, которое состоит из нескольких междуузлий и ветвящегося главного корня.

**Ювенильные растения второй группы (*j<sub>2</sub>*)** появляются через месяц после прорастания. Для *j<sub>2</sub>*-особей характерен розеточный побег с 1—2 листьями ювенильного типа, отличающихся от листьев *j<sub>1</sub>*-особей трехраздельной, рассеченной глубже половины пластинкой. Подземная часть растений состоит из корневища и ветвящихся придаточных корней. Они втягивают корневище в почву на 1.0—1.5 см, и оно начинает расти плахиотропно. Главный корень отмирает. В основании надземного побега в пазухах чешуевидных листьев корневища формируются 1—2 почки возобновления. На следующий год наиболее развитая из них сформирует побег с коротким плахиотропным базальным участком, который войдет в состав многолетнего корневища, и дистальным участком, несущим розетку листьев. Розетка текущего года отмирает в конце вегетационного периода. На ее месте остается «пенек» — распадающееся основание.

Растения *j<sub>2</sub>*-состояния также могут сформироваться в результате вегетативного размножения — из спящих почек, возникающих на подземных органах (корнях, участках корневищ) особей последующих онтогенетических состояний, поврежденных роющими животными. Надземная часть вегетативных особей аналогична семенным, а подземная — состоит или из части корня, или из участка корневища с придаточными корнями.

Розеточный побег **имматурных особей (*im*)** несет листья полуувзрослого типа. Лист полуувзрослого типа всегда перистосложный. Он состоит из одной или двух пар боковых листочков и конечного трехраздельного листочка (рис. 2, *л n m*). Между крупными листочками расположены промежуточные мелкие. Длина черешка превышает длину общей оси листа в 1.5 раза. Подземная часть растения представлена неветвящимся симподиально нарастающим корневищем. На исследованных корневищах отмечено 2—3 годичных прироста, границы которых определяются по «пенькам», остающимся на месте розеток прошлых лет. Длина годичного прироста корневища 2—3 см. В основании розеточного побега в пазухах чешуевидных листьев формируется 2—3 почки возобновления. Наиболее развитая из них на следующий год продолжает нарастание побеговой системы, остальные становятся спящими или отмирают. Продолжительность состояния 2—3 года.

Растения *im*-состояния также могут быть вегетативного происхождения. В этом случае они формируются из спящих почек, возникающих на подземных органах (корнях, участках корневищ) особей последующих онтогенетических состояний. Надземная часть вегетативных особей аналогична семенным, а подземная — состоит или из части материнского корня, или из участка материнского корневища с придаточными корнями.

**Виргинильные растения (*v*)** формируют розеточный побег с листьями взрослого типа. Лист взрослого типа всегда перистосложный. Он отличается большим числом пар боковых листочков и их крупными размерами (рис. 2, *л в m*). В основании розеточного побега в пазухах чешуевидных листьев развивается 3—4 почки возобновления. Наиболее развитая из них формирует побег следующего года, а остальные увеличиваются запас спящих почек. Отмечены случаи, когда у *v*-особи из почки возобновления развивается омоложенный побег с признаками *im* (чаще) или *j* (иногда) состояния. Годичные приросты, расположенные на базальном конце корневища, наполовину отмершие. Поэтому, начиная с *v*-состояния, нельзя определить абсолютный возраст особей по числу годичных приростов, а также их происхождения (семенное или вегетативное).

**Генеративный (*g*)** период представлен тремя онтогенетическими состояниями:  $g_1$ ,  $g_2$  и  $g_3$ . Начиная с  $g_1$ -состояния на рост и развитие особей таволги оказывает влияние сенокошение. В связи с этим генеративные растения описываются на ежегодно косимых лугах и на лугах, где сенокошение отсутствует 4—10 лет. Генеративные особи цветут в июне—июле. Многочисленные желтовато-белые цветки собраны в метельчатые соцветия. Плодоносит таволга начиная с июля и до глубокой осени. Плод — многоорешек (рис. 1, 1). Он состоит из 7—10 орешков, которые характеризуются неправильной полулуно-ланцетной формой, спирально закрученны, голые, одревесневают по мере созревания.

**У молодых генеративных особей ( $g_1$ )**, произрастающих на ежегодно косимых лугах, формируется один удлиненный побег 50—70 см выс. (см. таблицу). Он несет 3—5 листьев взрослого типа и 2—4 полувзрослого. Из апикальной меристемы побега формируется верхушечное соцветие — многоцветковая метелка, состоящая из 80—150 цветков (рис. 3,  $g_1$ ). Подземная часть растения представлена корневищем, которое погружено в почву на 2.5—3.0 см. На исследованных корневищах отмечено 2—3 годичных прироста 2.5—4.5 см дл. Прирост, расположенный на базальном конце корневища, наполовину отмерший. На корневище расположено 16—25 ветвящихся придаточных корней 21—48 см дл. В основании побега в пазухах чешуевидных листьев развивается 3—4 почки возобновления. Наиболее развитая из них формирует надземный побег, а остальные пополняют запас спящих почек.

**Молодые генеративные особи ( $g_1$ )**, обитающие на лугах, где сенокошение отсутствует 4—10 лет, характеризуется 2—3 удлиненными парциальными побегами 100—125 см выс. На каждом побеге расположено 4—11 листьев взрослого типа и 2—4 полувзрослого. Соцветие состоит из 300—600 цветков. Корневище погружено в почву на 3.5—4.5 см, длина его годичных приростов составляет 3.5—5.0 см. Прирост, расположенный на базальном конце корневища, наполовину отмерший. От междуузлий корневища отходят 30—50 ветвящихся придаточных корней 60—80 см дл. В верхнем слое почвы на глубине 5—10 см они плотно переплетаются друг с другом и создают мощный, практически непроницаемый для семян слой корней и корневищ. Это препятствует прорастанию семян и приживанию молодого поколения как таволги, так и особей других видов. В основании каждого парциального побега в пазухах чешуевидных листьев формируется 3—5 почек возобновления. Одна или две наиболее развитые почки развиваются на следующий год новые парциальные побеги, а остальные становятся спящими. В случае, если трогаются в рост две почки возобновления, корневище становится разветвленным: начинает формироваться полицентрическая биоморфа. Отмечены случаи, когда у  $g_1$ -особи из почки возобновления развивается омоложенный парциальный побег с признаками  $v$  состояния.

Причиной меньших размеров таволги при скашивании может быть дефицит азота, возникающий в ходе удаления из фитоценоза минеральных веществ в составе скошенной травы (Рожанская, 1982, 1983). Кроме того, у таволги срезается практически вся фотосинтетическая поверхность, для восстановления которой требуются не только запасные вещества подземных органов, но и минеральные вещества почвы (Работнов, 1974; Осецкий, Макаренко, 1982).

**Средневозрастные генеративные растения ( $g_2$ )**, растущие на ежегодно косимых лугах, формируют 1—2 удлиненных парциальных побега 70—100 см. выс. На каждом побеге расположено 4—6 листьев взрослого типа и 3—5 полувзрослого. Соцветие состоит из 150—240 цветков (рис. 3,  $g_2$ ). Корневище погружено в почву на 3.0—4.5 см. На исследованных корневищах отмечено 2—4 годичных прироста 4—6 см дл. На корневище расположено 19—31 придаточных корней 57—70 см дл.

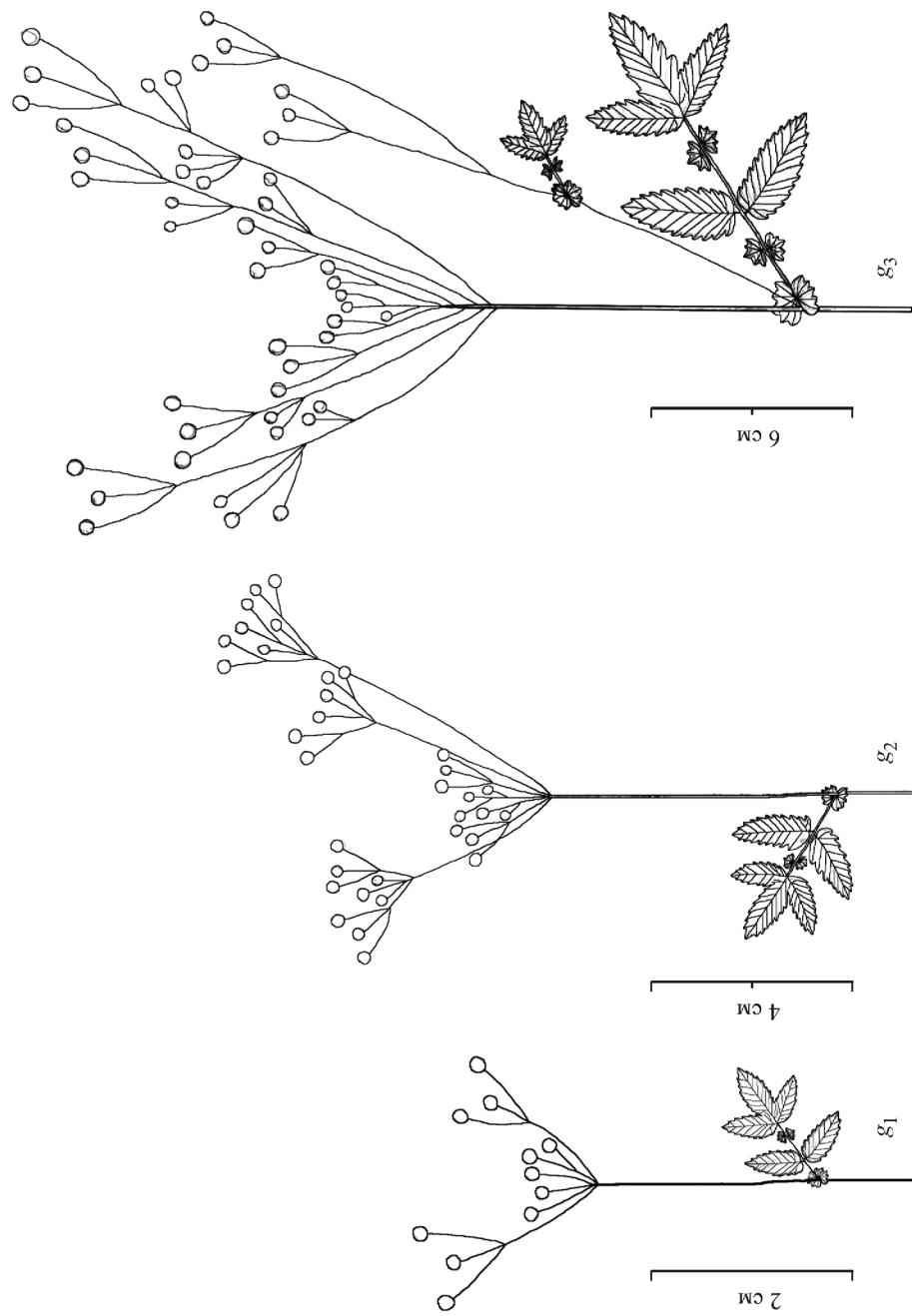


Рис. 3. Схема строения соцветий генеративных особей *Filipendula ulmaria*.  
g<sub>1</sub> — молодое генеративное, g<sub>2</sub> — зрелое генеративное, g<sub>3</sub> — старое генеративное.

В основании каждого парциального побега из пазух чешуевидных листьев междуузлий корневища развивается 3—5 почек возобновления. Одна или две наиболее развитые почки формируют новые надземные побеги, а остальные увеличивают запас спящих почек. Прирост, расположенный на базальном конце корневища, наполовину отмерший. Отмечены случаи, когда у  $g_2$ -особи из почки возобновления развивается омоложенный парциальный побег с признаками  $g_1$ - или  $v$ -состояния.

**Средневозрастные генеративные растения ( $g_2$ )**, сформировавшиеся на лугах, где сенокошение отсутствует 4—10 лет, характеризуются 3—5 удлиненными парциальными побегами 130—180 см выс. На каждом побеге расположено 5—16 листьев взрослого типа и 2—6 полувзрослого. Соцветие состоит из 600—1000 цветков. Корневище погружено в почву на 4.5—6.0 см, на нем у исследованных растений отмечено 3—5 годичных приростов 4—6 см дл. От него отходит 55—123 придаточных корня 70—100 см дл. Прирост, расположенный на базальном конце корневища, наполовину отмерший. В основании каждого побега в пазухах чешуевидных листьев формируется 5—9 почек возобновления. Две или три наиболее развитые почки формируют новые надземные побеги, а остальные пополняют запас спящих почек. Отмечены случаи, когда у  $g_2$ -особи из почки возобновления развивается омоложенный парциальный побег с признаками  $g_1$ - или  $v$ -состояния. В результате многократного ветвления и быстрого нарастания корневища в течение ряда лет окончательно формируется полицентрическая биоморфа.

**Для старых генеративных особей ( $g_3$ )**, растущих на ежегодно косимых лугах, характерно 1—2 удлиненных парциальных побега 100—125 см выс. Каждый побег несет 5—12 листьев взрослого типа и 3—8 полувзрослого. Соцветие состоит из 250—500 цветков (рис. 3,  $g_3$ ). Подземная часть растения состоит из корневища, которое погружено в почву на 3.5—5.0 см, на нем расположено 25—35 придаточных корней 65—75 см дл. На исследованных корневищах отмечено 2—4 годичных прироста 4.5—6.0 см дл. (рис. 4, 1). Из пазух чешуевидных листьев междуузлий корневища развивается 3—5 почки возобновления в основании каждого парциального побега. Одна или две наиболее развитые почки формируют новые надземные побеги, а остальные увеличивают запас спящих почек. Прирост, расположенный на базальном конце корневища, наполовину отмерший.

**Старые генеративные особи ( $g_3$ )**, обитающие на лугах, где сенокошение отсутствует 4—10 лет, формируют 5—10 удлиненных парциальных побегов 170—250 см выс. Каждый побег несет 6—11 листьев взрослого типа и 2—5 полувзрослого. Соцветие состоит из 1000—1700 цветков. Корневище погружено в почву на 4—8 см. На исследованных корневищах отмечено по 4—6 живых годичных прироста 5—7 см дл. (рис. 4, 2). Большинство приростов корневища отмершие и наполовину распавшиеся. Всего на корневище расположено 90—140 придаточных корня не менее 90—100 см дл. В основании каждого парциального побега формируется в пазухах чешуевидных листьев 7—10 почек возобновления. Две или три наиболее развитые почки формируют новые надземные побеги, а остальные пополняют запас спящих почек. Отмечены случаи, когда у  $g_3$ -особи из почки возобновления развивается омоложенный парциальный побег с признаками предшествующих (кроме  $j$  и  $im$ ) онтогенетических состояний.

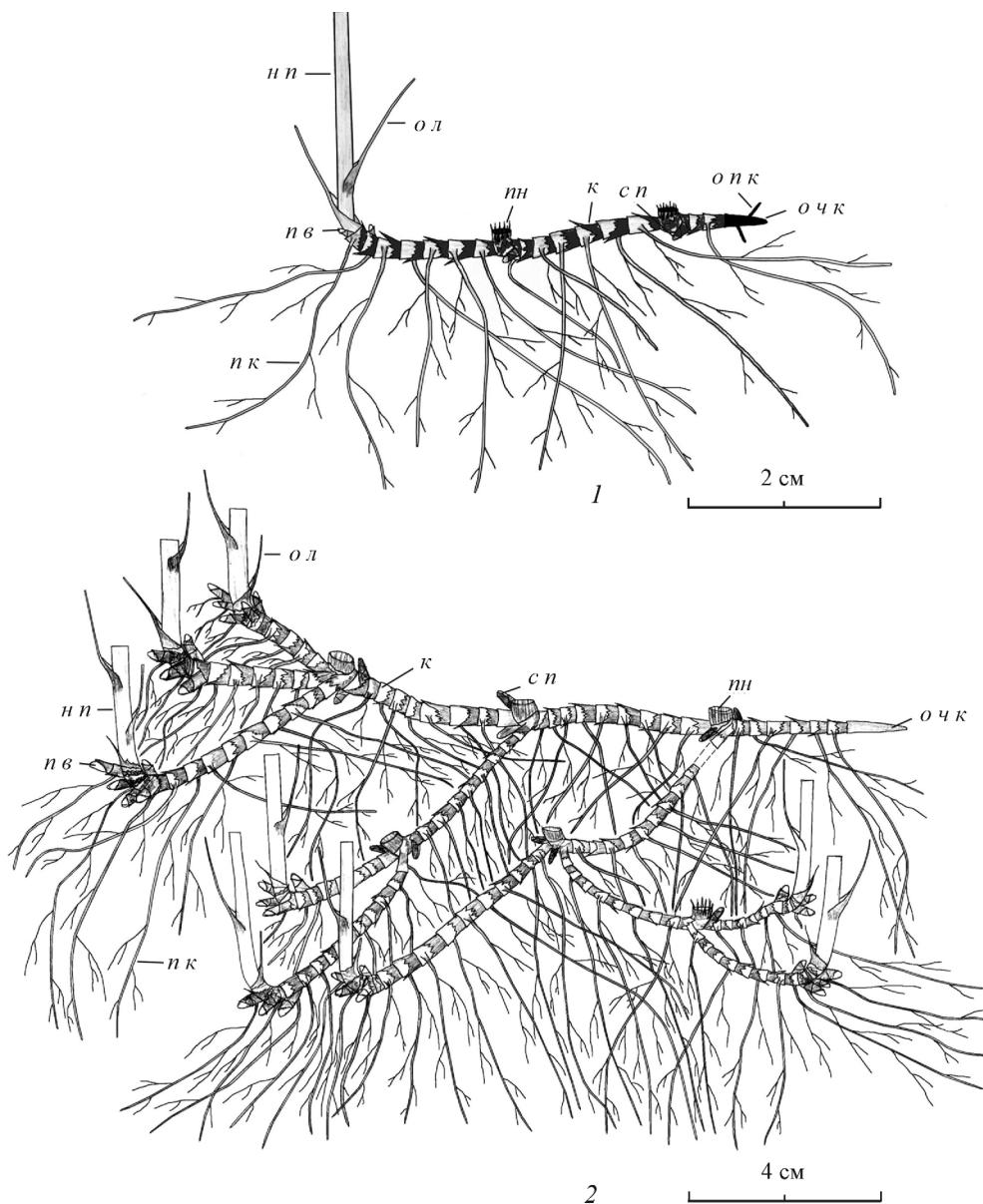


Рис. 4. Строение подземных органов зрелых генеративных особей *Filipendula ulmaria* на регулярно косимом (1) и некосимом (2) лугах.

нп — надземный побег, к — корневище, нв — почка возобновления, сп — спящая почка, нк — придаточный корень, нн — пенек, очк — отмершая часть корневища, онк — отмерший придаточный корень, ол — отмерший лист.

## Влияние разных режимов сенокошения на ценопопуляции *Filipendula ulmaria*

Известно, что таволга вязолистная реагирует на сенокошение (Работнов, 1974; Рожанская, 1982. 1983; Горчаковский, 1999; Grevilliot, Muller, 2002). Ниже рассмотрено влияние сенокошения на состояние ценопопуляций *Filipendula ulmaria* в НДП. Здесь таволга отмечена в следующих сообществах: 1) на ежегодно косимых лугах; 2) на лугах, косимых раз в два—три года; 3) на лугах, заросших высокотравьем; 4) на лугах, заросших кустарником и подростом деревьев; 5) на лугах, заросших деревьями. Ординация популяционных площадок с таволгой из этих местообитаний, проведенная при помощи программы PC-ORD, четко разделила их на группы (рис. 5).

**Ежегодно косимые луга.** Плотность ценопопуляции таволги — 25 счетных единиц на 1 м<sup>2</sup>. Онтогенетический спектр — полночленный одновершинный с максимумом на *v*-особях (рис. 6, а). Преобладание в онтогенетическом спектре *v*-особей и низкая плотность цветущих растений, возможно, объясняются тем, что при ежегодном скашивании таволга не накапливает достаточное количество пластических веществ, которое необходимо для формирования генеративных органов. Кроме того, ежегодное сенокошение препятствует формированию семян у генеративных растений. При этом, ежегодное сенокошение препятствует формированию семян у генеративных растений. При этом относительно высокая плотность *j*- и *im*-особей, вероятно, обусловлена двумя причинами. Во-первых, семена заносятся с некосимых участков луга. Ценотические условия не препятствуют приживанию этих семян: на лугах многочисленны свежи порои кабанов с обнаженной поверхностью почвы. Во-вторых, взрослые особи таволги могут размножаться вегетативно с омоложением до *j*- и *im*-онтогенетических состояний. Вегетативное размножение обычно происходит при нарушении подземных органов (корней и корневищ) роющими животными, например, кабанами.

**Луга, косимые раз в 2—3 года.** В отличие от лугов с ежегодным сенокошением здесь таволга вязолистная местами преобладает в травостое. Плотность ее ценопопуляции максимальна для изучаемых лугов — 42 счетных единицы на 1 м<sup>2</sup>. Это в

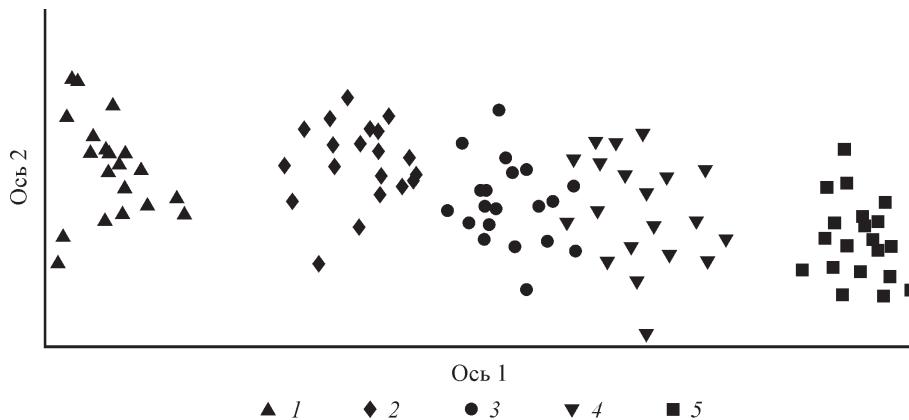


Рис. 5. Положение популяционных площадок с *Filipendula ulmaria* в двух первых осиях DCA.  
По оси абсцисс — первая ось DCA, по оси ординат — вторая ось DCA. 1 — ежегодный косимый луг; 2 — луг, косимый раз в 2—3 года; 3 — луг, заросший кустарником и подростом деревьев; 4 — луг, заросший деревьями; 5 — луг, заросший высокотравьем.

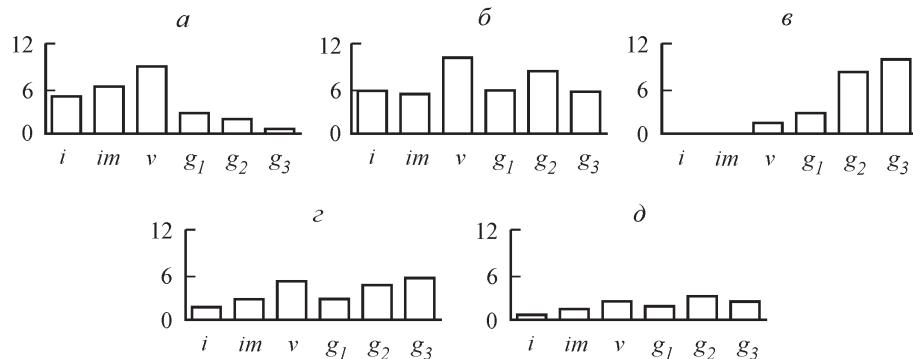


Рис. 6. Влияние сенокошения на состояние ценопопуляций *Filipendula ulmaria*.

По оси абсцисс — онтогенетические состояния, по оси ординат — средняя плотность особей на 1 м<sup>2</sup>. *a* — ежегодно косимый луг; *б* — луг, косимый раз в 2—3 года; *в* — луг, заросший высокотравьем; *г* — луг, заросший кустарниками и подростом деревьев; *д* — луг, заросший деревьями.

большей степени определяется высокой плотностью генеративных побегов. Онтогенетический спектр — полночленный двувершинный с максимумами на *v*- и *g<sub>2</sub>*-растениях (рис. 6, *б*). Большое участие плодоносящих особей, вероятно, связано с тем, что при отсутствии сенокошения в течение 2—3 лет таволга успевает накопить достаточное количество пластических веществ для цветения и плодоношения. В этом проявляется размерная поливариантность онтогенеза таволги, обусловленная сенокошением. Более крупные размеры обеспечивают особям таволги повышение конкурентной мощи и усиление ценотических позиций. Плотность растений прегенеративного периода несколько иная по сравнению с ежегодно косимыми лугами: немного меньше *im*-растений, а *j* и *v* — больше

Роющая деятельность кабанов на лугах, косимых раз в 2—3 года, регулярна (как и на ежегодно косимых). На поросях приживается семенное поколение деревьев и кустарников, из которого далее могут формироваться скопления древесной растительности (Горнов, 2013б). В зависимости от количества таких скоплений из косимых лугов при отсутствии сенокошения могут формироваться сообщества с разной структурой. Параметры ценопопуляций таволги в этих сообществах могут быть различны. Следует отметить, что при отсутствии сенокошения роющая деятельность кабанов становится менее активной.

**Луга, заросшие высокотравьем.** При отсутствии сенокошения в течение 4—10 лет таволга может разрастаться и формировать сомкнутый травяной покров, который не дает прижиться новому поколению кустарников и деревьев и полностью вытесняет их *j*- и *im*-особи, внедрившиеся в ценоз раньше. Подобным образом таволга проявляет свои позиции и в других регионах (Falinska, 1995; Falinska et al., 2010). Плотность ценопопуляции таволги в сплошных зарослях высокотравья — 22 счетных единицы на 1 м<sup>2</sup>. Это почти в 2 раза меньше чем на лугах, косимых раз в два—три года. Онтогенетический спектр неполночленный, правосторонний с максимумом на *g<sub>2</sub>*- и *g<sub>3</sub>*-растениях (рис. 6, *в*). Их господством и объясняется снижение общей популяционной плотности: в таких ценотических условиях взрослые особи таволги достигают наиболее крупных размеров. Особи *j*- и *im*-состояний отсутствуют. Это вызвано несколькими причинами. Во-первых, таволга разрастается и формирует слой из плотно переплетающихся многочисленных корней и корневищ. Во-вторых, такие заросли редко перекапываются кабанами и другими животными. При низкой интенсивности нарушений семена не могут попасть в почву и прорас-

ти, а вегетативное размножение происходит с неглубоким омоложением (всего лишь до  $v$ -состояния), так что пополнение ценопопуляций таволги  $j$ - и  $im$ -особями семенного и вегетативного происхождения прекращается. В-третьих, если семена все же прорастают, то выживание молодого поколения под уже развитым к этому времени пологом высокотравья лимитируется низкой освещенностью (2—3 % полной). Растения генеративного периода представлены всеми онтогенетическими состояниями:  $g_1$ ,  $g_2$  и  $g_3$ . Особи  $g_2$  и  $g_3$ -состояний осуществляют вегетативное размножение с неглубоким омоложением, но появляющиеся при этом  $v$ - и  $g_1$ -растения не создают высокой плотности. Вместе с тем благодаря наличию такого размножения наряду с большой продолжительностью жизни  $g_2$ - и  $g_3$ -особей, заросли таволги способны длительно удерживать за собой территорию.

**Луга, заросшие кустарниками и подростом деревьев.** Эти сообщества формируются при отсутствии сенокошения в течение 4—10 лет, если возобновление древесных видов на предшествующих поросях кабанов было многочисленным. Общее проективное покрытие деревьев и кустарников за этот срок достигает 30—50 %, их кроны в скоплениях сомкнуты очень плотно, а пространства между скоплениями находятся в условиях частичного бокового затенения. Между скоплениями кустарников и подроста деревьев плотность ценопопуляции таволги составляет 23 счетных единицы на 1 м<sup>2</sup>. Это почти в 2 раза меньше, чем на лугах, косимых раз в два—три года; разница заключается в снижении плотности  $v$ - и  $g$ -особей. Причина этого та же, что на лугах, заросших высокотравьем: крупные размеры и сильное конкурентное воздействие  $g_2$ - и  $g_3$ -особей. Онтогенетический спектр — полночленный двувершинный с максимумами на  $v$ - и  $g_3$ -растениях (рис. 6,  $\varepsilon$ ). В отличие от лугов с высокотравьем, здесь в ценопопуляциях таволги присутствуют  $j$ - и  $im$ -особи. Их присутствие, видимо, определяется тем, что боковое затенение со стороны кустарников и деревьев препятствует формированию замкнутых зарослей высокотравья, и молодое поколение таволги находит себе условия для приживания. Однако развитие этого поколения до состояний  $v$ - и  $g_1$  затруднено.

**Луга, заросшие деревьями,** формируются на месте тех лугов, где ранее смогли сформироваться скопления подроста и кустарников, при отсутствии сенокошения 11—20 и более лет. За этот срок сомкнутость крон выросших деревьев достигает 30—80 %. Плотность ценопопуляции таволги под деревьями и кустарниками минимальна — 11 счетных единиц на 1 м<sup>2</sup>. Это почти в 4 раза меньше, чем на лугах, косимых раз в два—три года, и определяется низкой освещенностью под пологом древостоя (5—7 % полной). Онтогенетический спектр — полночленный двувершинный с максимумом на  $v$ - и  $g_2$ -растениях (рис. 6,  $\delta$ );  $j$ - и  $im$ -особи единичны.

## Заключение

Среди исследованных в онтогенезе *Filipendula ulmaria* биоморфологических особенностей некоторые определяют существенные черты ее популяционной жизни. К таким особенностям следует отнести смену в ходе онтогенеза моноцентрической биоморфы на поликентрическую, размножение не только семенным, но и вегетативным способом, а также способность к глубокому омоложению при вегетативном размножении. Видимо, вследствие того, что такое омоложение происходит постоянно, в исследованных ценопопуляциях не обнаружены особи постгенеративного периода. Для особей генеративного периода отмечена размерная поливариантность онтогенеза, связанная с режимом сенокошения. Растения, обитающие на лугах, где сенокошение отсутствует 4—10 лет, отличаются более крупными раз-

мера, большим числом парциальных побегов, в основании которых формируется вдвое больше почек возобновления, и значительной семенной продуктивностью.

Сенокошение раз в 2—3 года — наиболее подходящий режим для устойчивого существования таволги: здесь плотность максимальна не только для ее ценопопуляции в целом, но и для особей каждого онтогенетического состояния. Здесь таволга в наибольшей степени выступает как эдификатор травостоя, создает его высокую ценотическую замкнутость. Отклонения от этого режима ухудшают состояние ценопопуляций таволги, что обычно проявляется в снижении общей плотности. При этом нередко все же сохраняется полночленность онтогенетического спектра, причем в самых контрастных условиях — как при ежегодном сенокошении, так и при длительном отсутствии сенокошения и зарастания лугов древесной растительностью. Даже когда в ценопопуляциях таволги на давно некошеных лугах появляются регressive тенденции (формируются сомкнутые слабо омолаживающиеся заросли), то сохраняется возможность самоподдержания и высокая конкурентная мощь растений (крупные размеры). Все это указывает на пластичность биологических свойств и большую устойчивость этого эдификаторного вида.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борщевский В. Г. О растительных кормах глухаря // Вопросы охотничьей орнитологии. М., 1986. С. 109—128.
- Булохов А. Д. Травянистая растительность Юго-Западного Нечерноземья России. Брянск, 2001. 296 с.
- Булохов А. Д., Соломец А. И. Эколо-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья. Брянск, 2003. 359 с.
- Василевич В. И. Видовое разнообразие влажных лугов Европейской России // Бот. журн. 2015. Т. 100. № 4. С. 372—381.
- Василевич В. И., Беляев Е. А. Таволговые луга северо-запада Европейской России // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 12. С. 1802—1813.
- Горнов А. В. Влияние сенокошения на состояние ценопопуляций некоторых видов растений влажных внутривесных лугов Брянской области // Уч. зап. Орловского гос. ун-та. 2013а. № 6. С. 18—29.
- Горнов А. В. Особенности формирования лесных сообществ на заброшенных сенокосах в Неруссо-Деснянском полесье (Брянская область) // Вестн. Московск. гос. ун-та леса — Лесной вестник. 2013б. № 7 (99). С. 92—96.
- Горчаковский П. Л. Антропогенная трансформация и восстановление продуктивности луговых фитоценозов. Екатеринбург, 1999. 156 с.
- Джонгман Р. Г., Тер Браак С. Дж. Ф., Ван Тонгерен О. Ф. Р. Анализ данных в экологии сообщества и ландшафтов. М., 1999. 306 с.
- Ерофеев А. Е. Влияние поселений бобров на лесные осушительные каналы и мелиорированные насаждения. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2005. 24 с.
- Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.
- Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В., Braslavskaya T. Yu. и др. Высокотравные таежные леса восточной части Европейской России // Растительность России. 2009. № 15. С. 3—26.
- Ипатов В. С., Кириков Л. А., Майор И. А. Влияние *Filipendula ulmaria* (Rosaceae) на сопутствующие виды в луговых сообществах // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 7. С. 1046—1053.
- Корочкина Л. Н. Вопросы реакклиматизации зубров и емкость кормовых угодий Беловежской пущи // Беловежская пуща. Минск, 1974. Вып. 8. С. 118—133.
- Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Л., 1987. 160 с.
- Морозова О. В. Леса заповедника «Брянский лес» и Неруссо-Деснянского Полесья (синтаксономическая характеристика). Брянск, 1999. 98 с.
- Одум Ю. Экология. М., 1986. Т. 2. 376 с.
- Осецкий С. И., Макаренко П. С. Участие органических азотсодержащих веществ органов запаса в формировании отавы злаков // Биол. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 3. С. 93—99.
- Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Геоботаника. М.; Л., 1950. Вып. 6. С. 7—204.

- Работников Т. А.* Луговедение. М., 1974. 383 с.
- Растительность европейской части СССР.* Л., 1980. 431 с.
- Рожанская О. А.* Влияние удобрений и многократного скашивания на содержание хлорофилла в листьях *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 5. С. 72—77.
- Рожанская О. А.* Влияние удобрений и многократного скашивания на рост и развитие лабазника вязолистного (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.) // Биологические науки. 1983. № 11. С. 58—63.
- Русаков О. С., Тимофеева Е. К.* Кабан. Л., 1984. 207 с.
- Смирнова О. В.* Структура травяного покрова широколиственных лесов. М., 1987. 207 с.
- Уранов А. А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7—34.
- Ценопопуляции* растений ( очерки ценопопуляционной биологии). М., 1988. 183 с.
- Falinska K.* Genet disintegration in *Filipendula ulmaria*: consequences for population dynamics and vegetation succession // J. Ecology. 2005. Vol. 83. P. 9—21.
- Falinska K., Lembicz M., Jarmolowski A., Borkowska L.* Patterns of genetic diversity in populations of *Filipendula ulmaria* (L.) at different stages of succession on a meadow abandoned for 30 years // Polish J. Ecology. 2010. Vol. 58 (1). P. 12—24.
- Grevilliot F., Muller S.* Grassland ecotopes of the upper Meuse as references for habitats and biodiversity restoration: A synthesis // Landscape Ecology. 2002. Vol. 17. P. 19—33.
- Regnelli G.* A numerical study of successions in an abandoned, damp calcareous meadow in Sweden // Vegetatio. 1980. Vol. 43. P. 123—130.
- Vogt K., Rasran L., Jensen K.* Water-borne seed transport and seed deposition during flooding in a small river-valley in Northern Germany // Flora. 2004. Vol. 199. P. 377—388.

#### SUMMARY

The ontogeny of *Filipendula ulmaria* is studied. The dimensional multiplicity of ontogeny in generative individuals in relation to mowing is described. Biomorphological peculiarities determining the essential features of population life of *F. ulmaria* are revealed. The mode of mowing is defined in which cenopopulations *F. ulmaria* demonstrate a complete ontogenetic spectrum and a high density of individuals at all ontogenetic states.

УДК 581.526.3(235.45)

Бот. журн., 2015 г., т. 100, № 10

© С. Г. Кудрин

### ВЛИЯНИЕ НАВОДНЕНИЯ 2013 ГОДА НА ПОПУЛЯЦИИ *NELUMBO KOMAROVII (NELUMBONACEAE)* В АРХАРИНСКОМ РАЙОНЕ АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ

S. G. KUDRIN. INFLUENCE OF FLOODS OF 2013 ON *NELUMBO KOMAROVII*  
(*NELUMBONACEAE*) POPULATIONS IN ARKHARA DISTRICT OF AMUR REGION

Хинганский государственный природный заповедник

676741 пос. Архара, пер. Дорожный, 6

E-mail: Kudrin@khingan.ru

Поступила 22.07.2015

За период с 2002 по 2013 г. приводятся сроки восстановления старых и появление новых популяций *Nelumbo komarovii*. Схематично описывается динамика их развития. Приведены данные процесса подъема и спада воды, причин гибели популяций лотоса во время катастрофического наводнения 2013 г. Выявлено 7 популяций на 6 озерах Архаринского р-на не вегетировавших в 2014 г.

**Ключевые слова:** *Nelumbo nucifera* (*N. komarovii*), популяции, динамика восстановления, наводнение, Хинганский заповедник.

Исследуемая территория расположена в междуречье нижнего течения рек Хинган и Бурея или в Архаринской низменности, в верхней части поймы среднего Амура. На данном отрезке поймы Амура находятся: Хинганский государственный при-