



УДК 630*161*581.4.5

ОСОБЕННОСТИ АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОДРОСТА СОСНЫ В ЗОНАХ ДИФФУЗНОЙ КОНКУРЕНЦИИ²**THE FEATURES OF THE ANATOMICAL AND MORPHOLOGICAL STRUCTURE OF PINE UNDERGROWTH IN THE AREAS OF DIFFUSE COMPETITION****А.Н. Салтыков¹, А.В. Мищенко¹, Н.Н. Войтенкова², Е.В. Денченкова²,
В.Л. Борисова³****A.N. Saltykov¹, A.V. Mishchenko¹, N.N. Voitenkova², E.V. Denchenkova²,
V.L. Borisova³**¹ Национальный парк «Смоленское Поозерье», Россия, 216270, Смоленская обл., Демидовский р-н, пос. Пржевальское, ул. Гуревича, 19² Смоленский государственный университет, 214000, Россия, г. Смоленск, ул. Пржевальского, 4³ Харьковский национальный аграрный университет, 62482 Украина, Харьковская обл., Харьковский район, п.г.т. Коммунист, учебный городок ХНАУ

National Park "Smolensk Lakeland", 19 Gurevicha St, Przheval'skoe vil., Demidovskiy dist., Smolenskaya obl., 216270, Russia

Smolensk State University, 4 Przheval'skogo St., Smolensk reg., Smolensk, 214000, Russia

Kharkov National Agrarian University, educational campus KhNAU, Communist vil., Kharkovskiy dist., Kharkovskaya obl., 62482, Ukraine,

E-mail: saltykov.andrey.1959@mail.ru; nastya_31@hotmail.com; voitenkova@bk.ru; denchenkova81@mail.ru; borisova.valentina@ukr.net

Аннотация. В работе приведены краткие итоги исследований естественного возобновления сосняков за 2010–2016 гг., выполненные в степной, лесостепной и зоне хвойно-широколиственных лесов России и Украины. Цель исследований – изучение особенностей анатомо-морфологической структуры подроста в зонах диффузной конкуренции ценопопуляций. Полученные результаты являются основанием для вывода о том, что причиной замедления в росте, а порой и гибели растений в границах внешней периферийной части ценопопуляций, является наличие негативного аллелопатического фона. Зафиксированные изменения анатомо-морфологической структуры растений позволяют выявить механизмы взаимного экологически и эволюционно обусловленного влияния популяций на уровне лесных экосистем, а, следовательно, являются основой для прогноза и в ряде случаев сопровождения процессов возобновления.

Résumé. The paper presents a brief summary of studies of natural regeneration of pine forests carried out in the steppe, forest-steppe zone and zone of coniferous-deciduous forests of Russia and Ukraine in 2010–2016. The purpose of research is the study of anatomical and morphological features of the structure of undergrowth in areas of diffuse competition of cenopopulations. The results are the basis for the conclusion that the cause of the deceleration in the growth and sometimes death of plants within the boundaries of the outer peripheral part of cenopopulation is the presence of negative allelopathic background. Registered changes in anatomical and morphological structure of plants reveal the mechanisms of mutual ecologically and evolutionarily caused effects to population on forest ecosystem level, and are therefore the basis for the forecast and in some cases support of renewal processes.

Ключевые слова: подрост, ценопопуляция, трахеиды, лигнин, аллелопатия, деформация тканей, лесная экосистема.

Key words: Undergrowth, cenopopulation, tracheids, lignin, allelopathy, tissue deformation, forest ecosystem.

Введение

Одна из особенностей структуры ценопопуляций подроста – это хорошо очерченные пространственные границы их распространения. Исследователи

² Работа рекомендована к публикации XIV Международной научно-практической экологической конференцией «Экологические и эволюционные механизмы структурно-функционального гомеостаза живых систем» (Белгород, 4–8 октября 2016 г.).



указывают на приуроченность подростка к «окнам» в пологе древостоя, где границы био группы либо совпадают с контурами «окна», либо находятся в конусах полуденной тени [Самофал, 1925; Гончар, 1957а; Гончар, 1957б; Пятницкий, 1964; Шишкин, 1969; Сеницын, 2008; Салтыков, 2014]. За пределами материнских насаждений подрост сосны находится в непосредственной близости к стенам лесных массивов. Еще одна характерная черта структурно-функциональных особенностей процесса возобновления – это динамика соотношений плотности популяционного поля и комплекса биометрических показателей растений [Злобин, 1993; Салтыков, 2014; Салтыков, Мищенко, 2016]. По мнению исследователей, в центральной части ценопопуляции, где плотность растений достаточно велика, подрост сосны имеет максимальные по высоте значения и высокое жизненное состояние [Гончар, 1957а; Гончар, 1957б; Салтыков, 2014; Салтыков, Мищенко, 2016]. Снижение густоты стояния растений, увеличение площади питания и изменение экологического режима в периферийной части био групп должно стимулировать рост подростка, но именно в этих условиях наблюдается прямо противоположный эффект [Салтыков, 2014; Салтыков, Мищенко, 2016]. Усиление внутривидовой конкуренции при явном снижении индивидуальной площади питания растения приводит к эффекту успешного роста или эффекту био группы [Салтыков, 2014; Салтыков, Мищенко, 2016]. Снижение или даже ее исключение – наоборот, к торможению роста и развития растений. По периферии субценопопуляционных фрагментов возрастает роль межпопуляционного влияния и, чем меньше плотность ценопопуляции подростка сосны, тем значительнее роль и влияние растений экологических аналогов на пространственно-возрастную структуру ценопопуляций, сформированных очередной волной возобновления [Гродзинский, 1973].

Современный опыт аллелопатических исследований [Грюммер, 1957; Колесниченко, 1965; Гродзинский, 1973; Райс, 1978; Коловский, 1987; Гродзинский, 1991; Салтыков, 2009] служит основой для выдвижения рабочей гипотезы о том, что причиной отставания в росте являются изменения анатомо-морфологической структуры растений, приуроченных к периферийным фрагментам ценопопуляции. Неизбежное следствие таких изменений – это нарушение водного баланса, обмена веществ и интенсивности комплекса биохимических процессов [Гродзинский, 1973; Рубин, 1975; Чулкина и др., 2000]. Падение абсолютных значений прироста по высоте, отставание в росте, а нередко и последующая гибель растений в этом случае скорее закономерный, чем случайный процесс.

До настоящего времени анатомо-морфологической структуре самосева и подростка сосны не уделялось достаточного внимания. В результате, далеко не всегда существует объяснение закономерностям всплеска и затухания волны возобновления, а также динамике пространственно-временных характеристик структуры ценопопуляций. В частности, по мнению исследователей, всходы и самосев сосны крайне неустойчивы к воздействию комплекса абиотических и биотических факторов, как следствие, управление процессом на начальных фазах ювенильной стадии развития ценопопуляций признается невозможным или маловероятным событием [Санников, 1985].

Объекты и методы исследования

Исследования анатомо-морфологических особенностей подростка сосны в зонах диффузной конкуренции были продолжением и составной частью работ по изучению пространственно-возрастной структуры ценопопуляций и логичным объяснением динамики наблюдаемых процессов. Весь цикл выполненных нами исследований можно с определенной степенью условности разбить на два этапа. Первый этап – это период времени с 2010 по 2014 гг. В течение данного временного промежутка выявлены закономерности пространственно-возрастной структуры подростка и установлены особенности анатомо-морфологической структуры подростка в зонах диффузной конкуренции ценопопуляций для пристепных боров. На втором этапе



(2015–2016 гг.) аналогичные изменения были зафиксированы нами для подростка сосны в зоне хвойно-широколиственных лесов. В 2010–2014 гг. исследования выполнены на кафедрах лесоводства и генетики Харьковского НАУ. Во втором случае исследования были продолжены на базе Смоленского ГУ и национальных парков «Смоленское Поозерье» и «Орловское Полесье». За указанный период времени заложено около 200 пробных площадей.

С целью изучения анатомо-морфологических особенностей самосева и подростка из периферийной части биогрупп было отобрано и описано 252 модельных растения. Нижняя треть модельных образцов использовалась для выполнения микроскопических исследований. В течение недели образцы хранились в холодильнике при температуре от 0 до –4°C. В дальнейшем для каждого из образцов выполнялась серия срезов, которые помещались в глицерин, в соответствии с общепринятыми методиками [Барыкина, 2004]. На первом этапе для микроскопии при выполнении исследований трахеид подростка сосны нами использован микроскоп Micromed XS-3330, камера: Digital Camera for Microscope ScienceLab DCM 320 и программа TSVIEW 7; на втором – микроскоп Micromed-2 с камерой TourCam, программное обеспечение TourView. Полученные фотографии анализировались, отбирались типичные снимки. После чего были выполнены замеры трахеид в зонах и вне зон повреждения (деформации): площадь трахеиды по внешнему и внутреннему контуру, линейные размеры трахеиды в тангентальном и радиальном направлении, а также толщина клеточной стенки. Количество измеряемых клеток в пределах каждой зоны колебалось от 25 до 30, иногда более. Полученные данные обработаны методами математической статистики. Для серии образцов (срезов) выполнена реакция Визнера [Дёмин, 2014] на наличие лигнина в границах участков с деформированными трахеидами и вне зон повреждения. Пурпурно-красное или фиолетовое окрашивание трахеид свидетельствовало о присутствии лигнина в образцах тканей растений.

Результаты и их обсуждение

Основанием и причиной для проведения исследований стала хорошо выраженная специфика пространственного строения ценопопуляций и субценопопуляционных фрагментов подростка сосны. В границах достаточно плотных группировок наблюдалось закономерное увеличение средней высоты растений и улучшение их жизненного состояния. По периферии биогрупп подростка, прежде всего, по внешнему их контуру прослеживалось заметное падение плотности стояния растений и столь же закономерное снижение средней высоты, нередко растения в этой части субценопопуляционных фрагментов были угнетены. Ниже, в качестве подтверждения сказанному, приведен фрагмент биометрических показателей ценопопуляции подростка одного возраста, но различной густоты или плотности стояния растений (табл. 1).

Таблица 1

Table 1

Средняя высота подростка сосны в зависимости от густоты в границах сформированных ценопопуляций. Тип условий местообитания – свежий бор

The average height of pine undergrowth, depending on the density within the boundaries of the formed cenopopulation. Type of habitat conditions – fresh forest

Группа по плотности	Густота, тыс. шт./га	Средняя высота, см	Точность Опыта, %	Варьирование, %
1	2	3	4	5
Уплотненная	31.4	136.5±1.52	0.9	19.8
	44.8	128.6±1.36	1.1	22.5
	62.1	118.6±1.23	1.0	25.9
	25.2	140.6±2.20	1.6	24.8



Окончание таблицы 1

End of table 1

1	2	3	4	5
Средняя по группе	40.9±8.17	131.1±4.90	—	—
Средняя по плотности	14.5	123.9±2.65	2.1	25.8
	21.1	109.3±2.51	2.3	33.4
	14.8	97.5±3.24	3.3	40.4
	11.0	120.9±3.39	2.8	29.4
Средняя по группе	15.4±2.10	112.9±6.02	—	—
Редкая	4.0	78.6±4.43	5.6	35.7
	8.6	50.8±3.09	6.1	56.4
	10.3	58.2±2.72	4.7	47.4
	5.1	73.3±4.46	6.1	43.4
Средняя по группе	7.0±1.47	65.2±6.46	—	—

Зависимость между плотностью биогрупп и средней высотой подростка сосны, отраженная в рамках данной таблицы, нашла неоднократное подтверждение и не только в наших работах [Самофал, 1925; Гончар, 1957а; Гончар, 1957б; Пятницкий, 1964; Судачкова и др., 1990; Салтыков, 2014; Салтыков, Мищенко, 2016]. Более густые фрагменты, по мнению исследователей, эффективнее используют внешнюю среду, чем менее густые биогруппы и одиночные растения [Гончар, 1957а; Гончар, 1957б; Середин, 1969; Салтыков, 2014; Салтыков, Мищенко, 2016]. И, если убедительных объяснений выраженному краевому эффекту биогрупп и заметному отставанию в росте подростка вдоль стен материнских насаждений на сегодняшний день более чем достаточно [Середин, 1969; Шинкаренко, 1971], то, в случае особенностей формирования ценопопуляций подростка по внешнему их контуру, на границах взаимного влияния ценопопуляций, существуют лишь предположения. Большая часть таких предположений базируется на опыте выращивания сельскохозяйственных культур, гораздо реже используется лесоводственный опыт исследований [Грюммер, 1957; Колесниченко, 1965; Нилов, 1968; Гродзинский, 1973; Райс, 1978; Коловский, 1987; Гродзинский, 1991; Салтыков, 2009].

Результаты исследования процессов возобновления в свежих борах и суборах позволяют утверждать, что со снижением густоты самосева и подростка в напочвенном покрове неуклонно увеличивается доля злаковых видов [Самофал, 1925; Пятницкий, 1964; Нилов, 1968; Шишкин, 1969; Салтыков, 2009; Салтыков, Мищенко, 2016]. Наиболее характерным, а порой и доминирующим является вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* Roth.), который, по мнению исследователей, оказывает сильное конкурирующее влияние на подрост и самосев сосны [Краснов, 1950; Нилов, 1968; Шинкаренко, 1971; Калинин, 1978; Салтыков, 2009; Салтыков, 2014; Салтыков, Мищенко, 2016]. Биомасса вейника в зонах диффузной конкуренции может достигать 5–10 т/га, а в границах потенциальных окон инвазии и более [Салтыков, 2014]. Существует мнение о том, что негативное влияние вейника на самосев и подрост сосны происходит вследствие целого ряда причин, одна из которых – это его корневые выделения [Нилов, 1968]. Поскольку корневые выделения создают сильный аллелопатический фон или аллелопатическое поле, то последующее изменение анатомо-морфологической структуры подростка является ответной реакцией ценопопуляции подростка [Гродзинский, 1973]. Исходя из опыта аллелопатических исследований, можно сделать предположение, что наиболее вероятным событием такой ответной реакции является закупорка сосудов проводящих тканей и последующее изменение цвета (побурение) трахеид сосны [Гродзинский, 1973; Рубин, 1975; Чулкина и др., 2000]. В связи с чем нами были отобраны модели подростка из внешней периферийной части биогрупп и выполнены поперечные срезы растений на



уровне шейки корня. Визуальный осмотр моделей показал, что на поперечных срезах растений присутствует наличие темных пятен неправильной формы, зачастую (65%) пятна смещены по отношению к центру поперечного среза. Зоны «повреждения» хорошо заметны и занимают до 10–30% площади поперечного среза, иногда более. Выполненные нами микроскопические наблюдения показали, что трахеиды сосны в границах зон повреждения деформированы, утратили первоначальный контур, интенсивнее окрашены, чем в границах неповрежденных участков и нередко внутренняя полость трахеиды может быть частично или полностью «закрыта». Вследствие установленных особенностей на первом этапе исследований нами зафиксированы наиболее заметные отклонения размеров трахеид относительно нормального их состояния. В данном случае биометрическая оценка выполнена для внутренней полости трахеид, на уровне которой наблюдается наиболее значимый уровень изменения линейных размеров (табл. 2).

Таблица 2

Table 2

Биометрическая оценка трахеид сосны, приуроченной к зонам диффузной конкуренции, на примере подростка сосны ур. Шелудьковка Скрипаевский учебно-опытный лесхоз ХНАУ. Тип условий местообитания – свежий бор
Biometric evaluation of pine tracheids confined to diffuse areas of competition, the example of undergrowth pine area Sheludkovka, Skripaevsky teaching and experimental forestry KhNAU. Type of habitat conditions – fresh forest

Категория	Направление замера	Ширина полости трахеиды, мкм	Медиана	Мода	Варьиование, %	Точность опыта, %
вне зоны повреждения	радиальный	18.36±0.58	17.24	21.28	22.28	3.15
	тангентальный	19.56±0.67	19.23	22.29	24.30	3.44
вне зоны повреждения	радиальный	19.03±0.60	19.02	19.65	22.19	3.14
	тангентальный	19.73±0.50	19.47	19.61	18.08	2.56
в зоне повреждения	радиальный	15.54±0.68	14.75	14.51	21.90	4.38
	тангентальный	10.46±0.8	10.18	10.18	22.88	4.57
в зоне повреждения	радиальный	11.60±0.58	11.19	11.19	25.14	5.03
	тангентальный	8.32±0.32	8.18	9.12	18.95	3.79

В границах зон повреждения можно наблюдать разные стадии сужения полости, что заметно сказывается на биометрических показателях, а именно, ширине полости трахеиды. На наш взгляд, сужение происходит за счет увеличения стенки трахеиды, и в ряде случаев можно наблюдать полное их «закрытие» или закупорку. Исследования поврежденных участков под микроскопом показали следующее. В процессе закрытия трахеид наблюдаются разные стадии их деформации, при этом видимое изменение цвета в границах участков с деформированными трахеидами различить можно далеко не всегда. Чаще изменение окрашивания трахеид можно наблюдать при выполнении реакции Визнера. Ниже приведены два снимка (рис. 1), на первом из которых трахеиды сосны в нормальном состоянии, на втором произошло заметное сужение полостей трахеид. В том и другом случае перед съемкой на участках с деформацией трахеид и вне зон повреждения выполнена реакция Визнера [Дёмин, 2014]. Особенности и степень деформации трахеид в этом случае становятся хорошо заметными.

Растения с такими особенностями анатомо-морфологической структуры (см. рис. 1б), как это было неоднократно отмечено выше, заметно отстают в росте. Очевидно, что чем сильнее уровень деформации трахеид, тем заметнее отставание растений в росте и развитии.

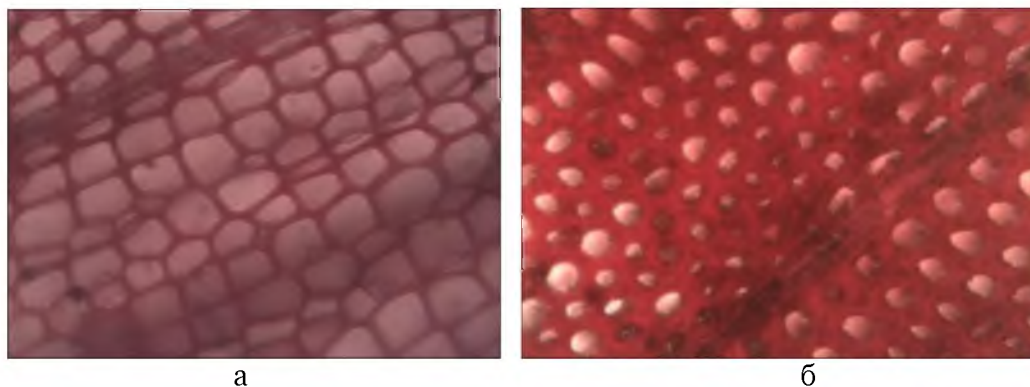


Рис. 1. Трахеиды подроста сосны: а) вне зоны повреждения, б) в зонах повреждения, заметное сужение полостей трахеид (деформация)

Fig. 1. Tracheids of pine undergrowth: a) out of damaged area, б) in areas of damage, showing a significant narrowing of the tracheids' cavities (deformation)

Учитывая уровень негативного последствия деформации трахеид на рост самосева и подроста сосны, нами было сделано предположение о том, что наличие такого рода зауженных полостей трахеиды либо строго локализовано незначительными по величине участками растения, либо такие отклонения достаточно значительны по протяженности (высоте) стволика от уровня шейки корня. В связи с чем, были отобраны модели и выполнены срезы на торцевой части у шейки корня растения в последовательности, которая позволяла установить вертикальную границу его распространения от шейки корня. С этой целью было отобрано тридцать моделей подроста той же возрастной генерации, что и предыдущем случае, в условиях свежего бора. Средняя высота подъема зоны повреждения или зоны закупорки трахеид составила 8.1 ± 0.53 см при коэффициенте точности опыта 6.54% и уровне варьирования, равном 32.47%.

Выполненные нами исследования позволили установить, что деформация трахеид и изменение анатомо-морфологической структуры самосева и подроста сосны в условиях пристепных боров – явление достаточно типичное для зон диффузной конкуренции ценопопуляций подроста. Полученные результаты позволяют предположить, что деформация трахеид – это результат взаимного влияния ценопопуляций в условиях однородных эдапов, эволюционно и экологический обусловленный механизм популяционного их взаимодействия и взаимовлияния в рамках лесных экосистем.

В течение 2015–2016 гг. наши исследования были продолжены в условиях зоны хвойно-широколиственных лесов. Пробные площади с целью изучения структурно-функциональных особенностей процессов возобновления были заложены на территории национальных парков «Смоленское Поозерье», «Орловское Полесье» и биосферного заповедника «Брянский лес». Приурочены пробные площади к условиям свежего бора и свежей субори. Результаты исследований показали схожие черты особенностей пространственно-возрастной структуры ценопопуляций подроста и субценопопуляционных фрагментов. После оценки пространственно-возрастной структуры подроста нами были отобраны образцы на изучение особенностей анатомо-морфологической структуры подроста. Результаты биометрической оценки трахеид сосны в зонах повреждения и вне таковых отражены в таблице 3.

Деформация трахеид находит подтверждение в результатах сравнительной биометрической оценки, хотя не всегда существует заметное отличие биометрических характеристик линейных показателей неповрежденных и деформированных тканей. В отдельных случаях, достоверная разница в линейных размерах может отсутствовать. Результаты исследований по аллелопатии и накопленные нами данные позволили выдвинуть предположение о том, что одной из вероятных причин деформации клеток являются процессы тромбоза трахеид [Рубин, 1975; Чулкина и др., 2000; Дёмин, 2014].



Очевидно, сужение трахеид, хорошо заметное на фотографиях, и последняя из стадий деформации, когда поврежденный участок трахеид практически полностью «закрывается», – следствие постепенной их деформации.

Таблица 3

Table 3

Биометрическая оценка трахеид сосны, приуроченной к зонам диффузной конкуренции, на примере подроста сосны НП «Смоленское Поозерье», НП Орловское Полесье». Тип условий местообитания – свежая субор
Biometric evaluation of pine tracheids confined to diffuse areas of competition, the example of pine undergrowth in National Park “Smolensk Lakeland” and National Park “Orlovskoye Polesie”. Type of habitat conditions – fresh subor

Категория	Замер	Площадь трахеиды, мкм ²	Ширина, мкм		Толщина стенки, мкм
			внутренний контур	внешний контур	
НП «Смоленское Поозерье»					
вне зоны повреждения	первый	3.06±0.09	20.47±0.39	23.54±0.44	2.40±0.10
	второй	4.18±0.12	22.15±0.40	26.06±0.39	2.31±0.09
вне зоны повреждения	первый	3.45±0.18	20.76±0.76	25.14±0.80	2.66±0.12
	второй	4.74±0.23	22.29±0.55	25.61±0.67	2.76±0.13
в зоне повреждения	первый	1.58±0.08	13.04±0.45	19.42±0.56	3.20±0.14
	второй	3.45±0.13	15.46±0.41	22.16±0.43	3.29±0.14
в зоне повреждения	первый	2.12±0.20	15.64±0.72	22.98±0.76	4.26±0.19
	второй	4.66±0.28	18.54±1.14	26.27±0.96	4.04±0.17
НП «Орловское Полесье»					
вне зоны повреждения	первый	4.88±0.30	24.21±0.85	37.53±1.07	5.09±0.36
	второй	12.54±0.62	27.64±1.19	44.34±1.63	6.41±0.33
вне зоны повреждения	первый	7.86±0.53	33.22±1.47	39.04±1.42	3.07±0.15
	второй	11.58±0.65	35.62±1.19	43.31±1.24	6.80±0.36
в зоне повреждения	первый	5.64±0.31	25.44±0.85	40.28±0.90	5.76±0.24
	второй	13.75±0.55	27.86±0.93	43.41±1.05	6.80±0.36
в зоне повреждения	первый	1.13±0.05	14.24±0.42	23.41±0.56	4.67±0.16
	второй	3.47±0.16	10.41±0.36	18.98±0.62	4.69±0.18
в зоне повреждения	первый	1.66±0.06	13.14±0.39	16.40±0.45	2.21±0.12
	второй	2.66±0.10	16.46±0.38	20.54±0.49	2.09±0.06

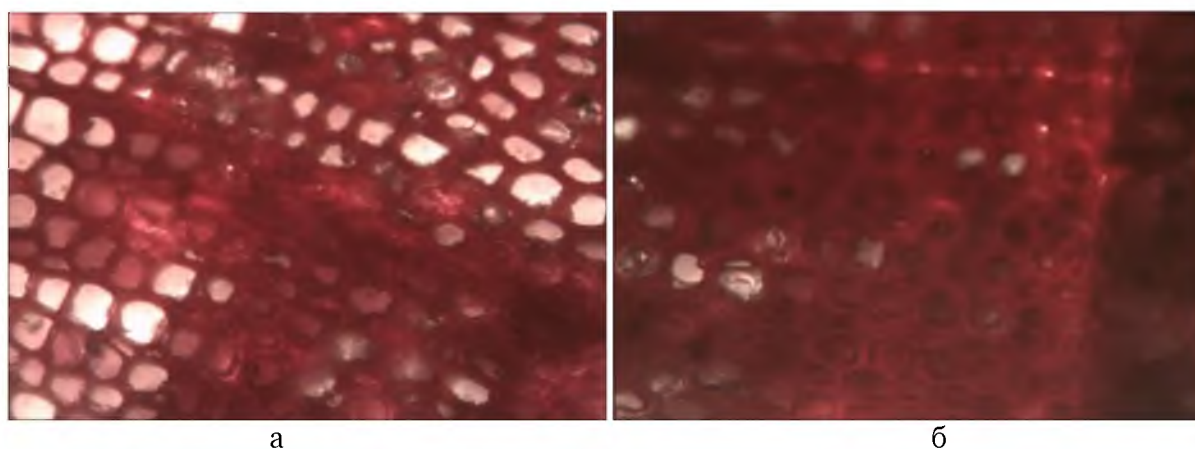


Рис. 2. Трахеиды сосны в зонах повреждения: а) частичное закрытие трахеид, б) сильная степень деформации трахеид подроста сосны
Fig. 2. Pine tracheids in the areas of damage: a) partial closing of the tracheids, b) a strong deformation degree of tracheids of pine undergrowth



В результате указанного процесса, вероятно, происходит заполнение полости трахеид лигнифицирующими веществами. Наличие лигнина и лигнифицирующих веществ в тканях растений определялось реакцией с солянокислым флороглюцином (реакция Визнера) [Дёмин, 2014]. Фиолетовое окрашивание стенок трахеид вне зон повреждения и сплошной пурпурно-красный фон трахеид, характерный для реакции Визнера в зонах повреждения подтвердили выдвинутую гипотезу о процессах лигнификации и тромбоза полостей трахеид, следствием которой является нарушение водного баланса растений и последующее за ним торможение ростовых процессов подроста.

Таким образом, результаты наших исследований позволяют сделать заключение о том, что в зонах диффузной конкуренции ценопопуляций подроста сосны и субценопопуляционных фрагментов вероятной причиной отставания растений в росте и их угнетением является изменение анатомо-морфологической структуры растений, деформация и «закрытие» трахеид. Аллелопатическое влияние ценопопуляций, способных к замещению, наблюдается на фоне заметного снижения плотности самосева и подроста на единице площади. Последующее сужение и выравнивание границ ценопопуляции по ее внешнему контуру – логичное следствие пространственного соотношения и взаимного влияния ценопопуляций экологических аналогов в границах одноименных эдатопов. В условиях свежих боров и суборей формирование негативного аллелопатического фона можно объяснить влиянием ценопопуляции (*Calamagrostis epigeios* Roth.) вейника наземного.

Выполненные нами исследования позволяют предположить, что зафиксированные изменения анатомо-морфологической структуры подроста сосны – это один из возможных механизмов взаимного экологически и эволюционно обусловленного влияния популяций на уровне лесных экосистем. Вероятнее всего, реализация механизма взаимного влияния возможна при условии стечения комплекса экологических факторов и формирования экологической ниши соответствующей биоэкологическим свойствам вида, образующего ценопопуляцию и способного к замещению в условиях одноименного эдатопа.

Выводы. Характерная черта структурно-функциональных особенностей процесса возобновления – это динамика соотношений плотности популяционного поля и комплекса биометрических показателей, составляющих ценопопуляцию. Снижение биометрических показателей подроста сосны в зонах диффузной конкуренции ценопопуляций и субценопопуляционных фрагментов на фоне биогруппового эффекта является результатом пространственного соотношения и влияния ценопопуляций, способных к взаимозамещению в границах одноименного эдатопа. Причина снижения приростов и жизненного состояния растений – деформация проводящих тканей самосева и подроста сосны. В свою очередь, снижение прироста по высоте, отставание в росте, а нередко и последующая гибель растений влечет за собой изменение внешних границ ценопопуляции.

Результаты исследований позволяют не только объяснить структурно-функциональные особенности формирования ценопопуляций подроста, но и выявить механизмы взаимного экологически и эволюционно обусловленного влияния популяций на уровне лесных экосистем, а, следовательно, разработать основы прогноза и в ряде случаев сопровождения процессов при разработке комплекса мероприятий по содействию естественному возобновлению и воспроизводству коренных сосновых лесов.

Список литературы References

1. Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х. 2004. Справочник по ботанической микротехнике. М., 313.
Barykina R.P., Veselova T.D., Devyatov A.G., Dzhalilova Kh.Kh. 2004. Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnike [Reference botanical microtechnology]. Moscow, 313. (in Russian)
2. Гончар М.Т. 1957. Биологические группы подроста в сосновых лесах юга лесостепи. *Записки ХСХИ*, XVI: 117–133.



- Gonchar M.T. 1957. Biological group undergrowth in pine forests of the south of the forest-steppe. *Zapiski KhSKhI*, XVI: 117–133. (in Russian)
3. Гончар М.Т. 1957. О влиянии группового произрастания соснового подростка на условия микросреды. *Записки ХСХИ*, XVI: 135–150.
- Gonchar M.T. 1957. The effect of group growth pine undergrowth on microenvironment conditions. *Zapiski KhSKhI*, XVI: 135–150. (in Russian)
4. Гродзинский А.М. 1991. Аллелопатия растений и почвоутомления. К., Наукова Думка, 431.
- Grodzinskiy A.M. 1991. Allelopatiya rasteniy i pochvoutomleniya [Allelopathy of plant and pochvoutomleniya]. Kiev, Naukova Dumka, 431. (in Russian)
5. Гродзинський А.М. 1973. Основи хімічної взаємодії рослин. К., Наукова Думка, 205.
- Grodzynskiy A.M. 1973. Osnovy himichnoi' vzajemodii' roslin [Basics of chemical interaction of plants]. Kiev, Naukova Dumka, 205. (in Ukrainian)
6. Грюммер Г. 1957. Взаимное влияние высших растений – аллелопатия. М., 261.
- Gryummer G. 1957. Vzaimnoe vliyaniye vysshikh rasteniy – allelopatiya [Mutual influence of higher plants – allelopathy]. Moscow, 261. (in Russian)
7. Дёмин В.А. 2014. Химия процессов целлюлозно-бумажного производства. Часть I. Структура, свойства и химические реакции лигнина. Сыктывкар, 64.
- Dyomin V.A. 2014. Khimiya protsessov tsellyulozno-bumazhnogo proizvodstva. Chast' I. Struktura, svoystva i khimicheskie reaktsii lignina [Chemistry of pulp and paper production processes. Part I. Structure, properties and chemical reactions of lignin]. Syktyvkar, 64. (in Russian)
8. Злобин Ю.А. 1993. Механизмы, лежащие в основе динамики популяций растений. *Журнал общей биологии*, 54 (2): 210–222.
- Zlobin Yu.A. 1993. The mechanisms underlying the dynamics of plant populations. *Biology Bulletin Reviews*, 54 (2): 210–222. (in Russian)
9. Калинин К.К., Демаков Ю.П., Иванов А.В. 1978. Естественное возобновление гарей. *Лесное хозяйство*, (4): 36–40.
- Kalinin K.K., Demakov Yu.P., Ivanov A.V. 1978. Natural regeneration of burnt areas. *Lesnoe hozjajstvo*, (4): 36–40. (in Russian)
10. Колесниченко М.В. 1965. Аллелопатия древесных растений и возможность её использования в лесоразведении. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 31.
- Kolesnichenko M.V. 1965. Allelopatiya drevesnykh rasteniy i vozmozhnost' ee ispol'zovaniya v lesorazvedenii [Allelopathy of woody plants and the possibility of its use in afforestation]. Abstract. dis. ... cand. biol. sciences. Voronezh, 31. (in Russian)
11. Коловский Р.А., Рукосуева Н.П. 1987. Изучение аллелопатических свойств подстилки кедр (Pinus sibirica) разного возраста. *Экология*, (6): 69–71.
- Kolovskiy R.A., Rukosueva N.P. 1987. Izuchenie allelopaticheskikh svoystv podstilki kedra (*Pinus sibirica*) raznogo vozrasta. *Russian Journal of Ecology*, (6): 69–71. (in Russian)
12. Краснов М.А. 1950. Естественное возобновление сосны в связи с рубками и пожарами. В кн.: Бузулукский бор. Т. II. М.-Л., Гослесбумиздат: 3–97.
- Krasnov M.A. 1950. Natural regeneration of pine trees due to logging and fires. In: Buzulukskiy bor. T. II [Buzuluk pine wood. T. II]. Moscow-Leningrad, Goslesbumizdat: 3–97. (in Russian)
13. Нилов В.Н., Корконосова Л.И. 1968. Возобновление леса на вейниковых вырубках. *Лесное хозяйство*, (7): 24–27.
- Nilov V.N., Korkonosova L.I. 1968. Resuming on forest reed grass cuttings. *Lesnoe hozjajstvo*, (7): 24–27. (in Russian)
14. Пятницкий С.С. 1964. Лесовозобновление в условиях левобережной Лесостепи УССР. *Лесоразведение и возобновление: научные труды ХСХИ*, XLV: 3–23.
- Pyatnitskiy S.S. 1964. Reforestation in a left-bank forest-steppe of USSR. *Lesorazvedenie i vozobnovlenie: nauchnye trudy KhSKhI*, XLV: 3–23. (in Russian)
15. Райс Э. 1978. Аллелопатия. М., Мир, 392.
- Rays E. 1978. Allelopatiya [Allelopathy]. M., Mir, 392. (in Russian)
16. Рубин В.А., Арциховская Е.В., Аксенова В.А. 1975. Биохимия и физиология растений. М., Высшая школа, 320.
- Rubin V.A., Artsikhovskaya E.V., Aksenova V.A. 1975. Biokhimiya i fiziologiya rasteniy [The biochemistry and physiology of plants]. Moscow, Vysshaya shkola, 320. (in Russian)
17. Салтыков А.Н. 2014. Структурно-функциональные особенности естественного возобновления придонских боров. Харьков, ХНАУ, 361.
- Saltykov A.N. 2014. Strukturno-funktsional'nye osobennosti estestvennogo vozobnovleniya pridonetskikh borov [Structural and functional features of the natural regeneration of pine forests



pridonetskih]. Kharkov, KhNAU, 361. (in Russian)

18. Салтыков А.Н. 2009. К проблемам аллелопатии при изучении естественного возобновления сосны. В кн.: Международное сотрудничество в лесном секторе: баланс образования, науки и производства. Материалы международной научной конференции (Йошкар-Ола, 2009 г.). Йошкар-Ола: 74–78.

Saltykov A.N. 2009. By allelopathy problems in the study of natural regeneration of pine. In: *Mezhdunarodnoe sotrudnichestvo v lesnom sektore: balans obrazovaniya, nauki i proizvodstva. Materialy mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii* (Yoshkar-Ola, 2009 g.) [International cooperation in the forestry sector: balance of education, science and industry. Proceedings of the international scientific conference (Yoshkar-Ola, 2009)]. Yoshkar-Ola: 74 – 78. (in Russian)

19. Салтыков А.Н., Мищенко А.В. 2016. Эффект биогруппы и особенности формирования популяционного поля естественного возобновления сосны на примере пристепных боров. В кн.: Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования. Материалы Всероссийской (с международным участием) научной школы-конференции (Пенза, 10–14 мая 2016 г.). Пенза: 279–282.

Saltykov A.N., Mishchenko A.V. 2016. Effect biogroups and features of formation of the population of the field of natural regeneration of pine as an example pristepnyh burs. In: *Sovremennyye kontseptsii ekologii biosistem i ikh rol' v reshenii problem sokhraneniya prirody i prirodogopol'zovaniya. Materialy Vserossiyskoy (s mezhdunarodnym uchastiem) nauchnoy shkoly-konferentsii* (Penza, 10-14 maya 2016 g.) [Modern concepts of ecology of biological systems and their role in solving the problems of conservation and environmental management. Materials of All-Russian (with international participation) scientific school-conference (Penza, 10–14 May 2016)]. Penza: 279–282. (in Russian)

20. Самофал С.А. 1925. Естественное возобновление и опытные культуры в борах Украины. *Труды по лесному опытному делу Украины*, (2): 62.

Samofal S.A. 1925. Natural regeneration and experienced the culture in forests of Ukraine. *Trudy po lesnomu opytному delu Ukrainy*, (2): 62. (in Russian)

21. Санников С.Н., Санникова Н.С. 1985. Экология естественного возобновления сосны под пологом леса. М., Наука, 152.

Sannikov S.N., Sannikova N.S. 1985. *Ekologiya estestvennogo vozobnovleniya sosny pod pologom lesa* [Ecology of natural regeneration of pine trees under the forest canopy]. Moscow, Nauka, 152. (in Russian)

22. Синицын Е.М. 2008. Естественное возобновление сосняков Усманского и Хреновского боров. Воронеж, 307.

Sinityn E.M. 2008. *Estestvennoe vozobnovlenie sosnyakov Usmanskogo i Khrenovskogo borov* [Natural regeneration of pine forests and Usman Hrenovskoy burs]. Voronezh, 307. (in Russian)

23. Середин В.И. 1969. Выживаемость подроста на лесосеках в сосняках Южной Левобережной Лесостепи УССР. *Лесоводство и агролесомелиорация*, (16): 63–71.

Seredin V.I. 1969. The survival rate of young growth on cutting areas in the pine forests of southern left-bank forest-steppe USSR. *Lesovodstvo i agrolesomeliorsiya*, (16): 63–71. (in Russian)

24. Судачкова Н.Е., Гирс Г.И., Прокушкин С.Г. и др. 1990. Физиология сосны обыкновенной. Новосибирск, Наука, 248.

Sudachkova N.E., Girs G.I., Prokushkin S.G. et al. 1990. *Fiziologiya sosny obyknovennoy* [Physiology of *Pinus sylvestris*]. Novosibirsk, Nauka, 248. (in Russian)

25. Чулкина В.А., Торопова Е.Ю., Чулкин Ю.И., Стецов Г.Я. 2000. Агротехнический метод защиты растений. М., 336.

Chulkina V.A., Toropova E.Yu., Chulkin Yu.I., Stetsov G.Ya. 2000. *Agrotekhnicheskiy metod zashchity rasteniy* [Agronomy Plant Protection Method]. Moscow, 336. (in Russian)

26. Шинкаренко И.Б. 1971. Травянистая растительность как фактор угнетения сосновых молодняков. *Лесоводство и агролесомелиорация*, (27): 72–79.

Shinkarenko I.B. 1971. Herbaceous vegetation as a factor of oppression pine saplings. *Lesovodstvo i agrolesomeliorsiya*, (27): 72–79. (in Russian)

27. Шишкин А.С. 1969. Динамика естественного возобновления на лесосеках различных способов рубки в суббоях. *Записки ХСХИ*, 86: 99–105.

Shishkin A.S. 1969. Dynamics of natural regeneration on logging sites of different ways logging in Pinetum compositum. *Zapiski KhSKhI*, 86: 99–105. (in Russian)