

Научно-теоретический журнал  
Издается с августа 1946 года

### СОДЕРЖАНИЕ

#### Зоология

*Бабушкина О. В., Бояринова Ю. Г.* Сохранение внутрисемейных связей у мигрирующих длиннохвостых синиц (*aegithalos c. Caudatus*) по данным кольцевания на северо-западе России. . . . . 3

#### Ботаника

*Рябцев И. С., Тиходеева М. Ю., Рябцева И. М.* Подпологовое возобновление лесообразующих пород в широколиственных лесах разного возраста с господством дуба черешчатого (*quercus robur L.*) . . . . . 11

*Доронина А. Ю.* Новые данные о распространении сосудистых растений на востоке Ленинградской области (Подпорожский и Тихвинский районы). . . . . 21

*Бондаренко С. В.* Географический анализ флоры высотных поясов бассейна реки Белой (Западный Кавказ) . . . . . 33

#### Генетика

*Анастасина М. С., Самбук Е. В.* Цикл кребса: транскрипционная регуляция генов у дрожжей и митохондриальные заболевания человека . . . . . 38

*Карабельский А. В., Зиновьева Ю. Г., Смирнов М. Н., Падкина М. В.* Создание штаммов дрожжей *Pichia pastoris* продуцентов химерных белков «альбумин-интерлейкин-2» и «альбумин-интерферон- $\alpha$ 16» . . . 52

#### Физиология, биохимия, биофизика

*Бутакова С. С., Ноздрачев А. Д.* Влияние кальцитонина на характер алиментарной гипергликемии у детей с ожирением I степени . . . . . 63

*Филиппова Л. В., Ноздрачев А. Д.* Механочувствительные терминалы афферентных волокон блуждающего и симпатических нервов . . . . . 70

*Зыкин П. А., Краснощекова Е. И., Федосеева К. Н., Ткаченко Л. А., Николаев А. А., Покусаева И. Н., Смолина Т. Ю.* Особенности развития коры полушарий конечного мозга человека в течение 16–20 недель гестации (гистологическое, иммуногистохимическое исследование) . . . . . 81

*Матюшичев В. Б., Усманова С. Р., Шамратова В. Г.* Взаимосвязи характеристик кислородтранспортной функции крови при психоэмоциональном стрессе . . . . . 93

*Сухаржевский С. М., Никитин П. А., Панина Л. К.* Диагностика биоповреждений памятников культуры с использованием метода электронного парамагнитного резонанса . . . . . 98

*Дидже Г. П., Красовская И. Е., Маслова М. Н.* Оценка антиоксидантных свойств препаратов «Биметил» и «Повиаргол». . . . . 107



## Почвоведение

<i>Абакумов Е. В., Апарин Б. Ф., Лапенис А., Косаки Т.</i> Изменение органического вещества типичного чернозема за 30 лет на основе изучения почвенного монолита . . . . .	112
<i>Абакумов Е. В., Власов Д. Ю., Горбунов Г. А., Козерецкая И. А., Крыленков В. А., Лагун В. Е., Лукин В. В., Сафронова Е. В.</i> Содержание и состав органического вещества литоземов острова Кинг-Джорж, западная Антарктика. . . . .	123

## Физиология растений

<i>Юрков А. П., Якоби Л. М., Кожемяков А. П., Шишова М. Ф.</i> Влияние арбускулярной микоризы на рост и развитие быстрорастущей на микоризацию линии люцерны хмелевидной ( <i>Medicago lupulina</i> L.) . . . . .	137
<i>Белых Ю. В., Кириллова Н. В., Спасенков А. И.</i> Влияние салициловой кислоты на антиоксидантную и прооксидантную активности в растительных клетках . . . . .	144
<i>Коваленко С. Д.</i> Ученик А. В. Советова и коллега В. В. Докучаева. . . . .	151

<b>Аннотации</b> . . . . .	164
----------------------------	-----

<b>Summaries</b> . . . . .	170
----------------------------	-----

<b>Сведения об авторах</b> . . . . .	174
--------------------------------------	-----

Перечень требований и условий, предоставляемых в журнале «Вестник СПбУ». . . . .	178
--	-----

Порядок рецензирования рукописей научных статей, поступивших в редакцию журнала «Вестник СПбУ». . . . .	183
---	-----

### «РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ «ВЕСТНИКА СПбУ»

Председатель д-р юрид. наук, проф. **Н. М. Кропачев**;  
зам. председ. канд. биол. наук, проф. **Горлинский И. А.**;  
зам. председ. д-р социол. наук, проф. **Скворцов Н. Г.**

Ответственный секретарь канд. ист. наук **Романова У. Л.**

---

---

### Редакционная коллегия серии:

*Инге-Вечтомов С. Г., д-р биол. наук, проф., акад. РАН (отв. редактор); Кулева Н. В., д-р биол. наук, доц. (отв. секретарь); Апарин Б. Ф., д-р биол. наук, проф.; Борхвардт В. Г., д-р биол. наук, проф.; Канунников И. В., канд. биол. наук, доц.; Камелин Р. В., д-р биол. наук, проф., член-корр. РАН; Медведев С. С., д-р биол. наук, проф.; Осипов Д. В., д-р биол. наук, проф.; Паутов А. А., д-р биол. наук.*

Редактор *Т. А. Шереметьева*

Корректор *А. Ю. Рубцова*. Верстка *Е. В. Владимировой*

**На наш журнал можно подписаться по каталогу «Газеты и журналы» «Агентства „Роспечать“».**  
**Подписной индекс 36844**

---

Подписано в печать 19.06.2008. Формат 70×100 <sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага офсетная. Печать офсетная.

Усл. печ. л. 10,0. Уч.-изд. л. 15,6. Тираж 500 экз. Заказ №

Адрес редакции: 199004. С.-Петербург, 6-я линия В. О., д. 11/21, комн. 319.

Тел. 325-26-04, тел./факс 328-44-22; E-mail: [vestnik6@rambler.ru](mailto:vestnik6@rambler.ru); <http://vesty.unipress.ru>

Типография Издательства СПбГУ.  
199061. С.-Петербург, Средний пр., 41.

## БОТАНИКА

УДК 581.524.3 и 581.552

*И. С. Рябцев, М. Ю. Тиходеева, И. М. Рябцева***ПОДПОЛОВОЕ ВОЗОБНОВЛЕНИЕ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ПОРОД В ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСАХ РАЗНОГО ВОЗРАСТА С ГОСПОДСТВОМ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО (QUERCUS ROBUR L.)**

Введение. В настоящее время в широколиственных лесах лесостепной зоны повсеместно отмечается неудовлетворительное возобновление основного эдификатора древесного яруса — дуба черешчатого и усиление фитоценологических позиций сопутствующих пород, что в дальнейшем может привести к смене лесов с доминированием дуба на полидоминантные широколиственные леса с малым его участием [1, 16, 17, 18, 19, 26]. Изучение факторов, влияющих на процесс возобновления лесообразующих широколиственных пород и причин, приводящих к смене эдификаторов древесного яруса, представляет большой научный и практический интерес.

Процессу возобновления широколиственных пород посвящено значительное количество исследований. Рассматриваются такие вопросы как: плодоношение в различных условиях, прорастание семян, появление самосева [13, 14, 21, 25, 28, 30]. Развитию подраста в последующие этапы онтогенеза и влиянию на него факторов среды в литературе уделяется меньше внимания [8, 15, 17, 31]. Основным фактором, определяющим характер развития подраста, большинство авторов считает освещенность в подпологовом пространстве [15, 17, 26]. Среди других факторов указывается: влажность почвы, развитие травяного покрова, корневая конкуренция с материнским древостоем, заморозки, падение уровня грунтовых вод, сенокосение, пастьба скота, рекреационные нагрузки, поедание копытными [16, 21, 26, 30].

Цель данного исследования — выявление зависимости структуры подпологового возобновления широколиственных пород от возраста древостоя в заповедной дубраве лесостепной зоны.

Характеристика района исследования. Исследование характера возобновления основных лесообразующих широколиственных пород в насаждениях разного возраста проводилось в дубраве «Лес на Ворскле», входящей в состав государственного природного заповедника «Белогорье». Исследуемый лесной массив расположен в южной подзоне лесостепной зоны, на территории Белгородской области, около п. Борисовка. Он представляет собой нагорную дубраву и расположен на правом берегу р. Ворсклы.

Характеризуя рельеф территории дубравы «Лес на Ворскле», Ю. Н. Нешатаев (1967) выделяет три террасы: нижнюю (боровая) с отметками высот 140–150 м над уровнем моря

(древнеаллювиальные пески), среднюю — на высоте 150–185 м над уровнем моря (палеогеновые супеси) и верхнюю — на высоте 185–215 м над уровнем моря (лессовидные суглинки). Он также отметил сильную расчлененность крутых склонов террас балками и оврагами, что связано с большим перепадом высот между водоразделом и урезом реки (более 80 м) и с легкой размываемостью лессовидных суглинков. На территории дубравы преобладают серые лесные почвы, разной степени оподзоленности [23].

Площадь лесного массива «Лес на Ворскле» составляет 1038 га. По материалам картографирования территории «Лес на Ворскле» 1984–1985 гг., Ю. Н. Нешатаев выделил 12 формаций лесной растительности (часть из них является посадками интродуцированных видов), 34 субформации и 177 ассоциаций [11]. Наибольшие площади в заповедной дубраве заняты дубняками из *Quercus robur*. К верхней террасе приурочены древостои со значительным участием ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.). Сухие и крутые склоны на высотах 140–180 м заняты дубняками с примесью липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) и клена остролистного (*Acer platanoides* L.) [10]. В незначительном количестве в древесном ярусе дубравы присутствуют ильм шершавый (*Ulmus glabra* Huds.), клен полевой (*Acer campestre* L.), клен татарский (*Acer tataricum* L.), яблоня лесная (*Malus sylvestris* Mill.), груша обыкновенная (*Pyrus communis* L.). На территории лесного массива преобладают 100–120-летние древостои, еще сохранились участки 250–300-летнего возраста. Более молодые насаждения (40–70 лет) представлены посадками дуба и ясеня. В старовозрастных насаждениях наблюдается распад первого яруса древостоя, образованного дубом, и выход в верхний ярус клена остролистного и липы мелколистной.

Подлесок в дубраве «Лес на Ворскле» выражен слабо. Основной вид — бересклет европейский (*Euonymus europaea* L.) — встречается в куртинно-стелющейся форме, высота его не превышает 0,5 м. Остальные виды: бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosa* Scop.), боярышник отогнуточашелистикový (*Crataegus curvisepala* Lindm.) представлены единичными экземплярами [12]. В травяном покрове спелых и перестойных насаждений доминирует сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.). В средневозрастных насаждениях преобладают: осока волосистая (*Carex pilosa* Scop.), звездчатка жестколистная (*Stellaria holostea* L.), ясменник пахучий (*Galium odoratum* (L.) Scop.). Встречаются также: медуница неясная (*Pulmonaria obscura* Dumort.), копытень европейский (*Asarum europaeum* L.), купена многоцветковая (*Polygonatum multiflorum* (L.) All.), фиалка приятная (*Viola savis* Bieb.) и др. Большие площади занимают мертвопокровники и участки с разреженным травяным покровом. Напочвенный покров практически всей территории сильно нарушен копытными (кабанами и косулями).

Методика исследования. Исследование проведено в дубняках «Лес на Ворскле», так как именно эта формация занимает наибольшие площади и представлена насаждениями разного возраста: средневозрастными (40–70 лет) лесными культурами дуба, спелыми (100–150 лет) древостоями как естественного происхождения, так и лесными культурами и перестойными дубняками (более 200 лет) условно естественного происхождения (табл. 1).

По породному составу и структуре лесные культуры и древостои естественного происхождения различаются с трудом. Для оценки влияния возраста древостоя на подрост, выбирались выровненные участки, расположенные на верхней и средней террасах заповедника. Стояла задача исследовать дубовые насаждения перечисленных возрастных групп на всей территории заповедного лесного массива. С целью изучения структуры и строения лесных фитоценозов на этих участках закладывались пробные площади размером 20 × 20 м [3]. При описании ярусов древостоя для каждой породы отмечали количество стволов, среднюю и максимальную высоту и диаметр ствола на высоте 130 см. Возраст деревьев

Таблица 1.

## Характеристика древостоя дубняков разного возраста

№ ОП	Средневозрастные дубняки					Спелые дубняки					Перестойные дубняки				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Скв., %	10	12	10	14	10	5	8	6	10	8	5	8	5	10	11
1-й ярус	10Д	10Д+Лп	9Д1Лп	9Д1Яс	8Д2Кл	10Д	10Д	10Д	10Д	6Д4Лп	10Д	10Д	10Д	10Д	7Д3Лп
A, лет	50	50	70	50	45	100 – 150					Более 200				
H, м	16	18	20	20	15	25	30	25	27	26–28	30	30	30	30	30
D, см	14	13	22	20	14–20	57	40	46	32	25–48	96	80	96	88	65–99
N, экз./га	700	1300	1000	700	800	125	475	150	225	400	150	175	150	50	100
2-й ярус	8И2Лп+Яс	6Лп4Яс	6Лп3Яс 1Клп+Кл	6Яс2Кл 2Лп+Клп	4Кл3Лп 3И	10Кл	10Лп	9Лп1Кл	6Кл4Лп	10Лп	10Кл+Лп+И	5Лп4Кл 1Д1 Кл	4Лп3И2Д1Кл	8Кл2Лп	4Лп3И2Д4Лп5Кл
H, м	10	8	14	10	8	15	22	18	18	20	17–20	22–27		22	18–22
D, см	7	6	10	8	7–9	23	16	14–22	21	18	15–20	25–50	16–27	20–25	25–30
N, экз./га	650	500	750	950	300	100	350	225	300	50	600	425	250	150	300
3-й ярус	-	-	-	-	-	10Кл	6Лп4Кл	4Кл4Лп 1И1Клп	9Кл1Лп+И	5Кл5Лп	10Кл	3Кл3Лп 2Лп2И	6Лп3И 1ПР	10Кл	9Кл1Лп
H, м	-	-	-	-	-	10	7–10	8–12	12	8	10	10–14	10–12	8–10	8–12
D, см	-	-	-	-	-	6	6	6	7	7	6	6–7	6–9	6	6
N, экз./га	-	-	-	-	-	425	225	600	375	150	175	425	375	300	300

Примечание. В таблице приведен фрагмент сводной таблицы; № ОП — номер описания; Скв., % — сквозистость древесного полога; А, лет — возраст деревьев породы, доминирующей в первом ярусе; N, экз./га — количество стволов; D, см — средний диаметр стволов; H, м — средняя высота деревьев. Д — Quercus robur; Лп — Tilia cordata; Яс — Fraxinus excelsior; Кл — Acer platanoides; И — Ulmus glabra; Клп — Acer campestre.

породы, доминирующей в первом ярусе, определяли с помощью возрастного бура. Всего было выполнено 18 описаний средневозрастных насаждений, 17 — спелых и 15 — перестойных. В составе каждой из описанных групп насаждений были как чистые дубняки, так и дубовые древостой с участием липы, клена остролистного и ясеня (см. табл. 1).

При характеристике подлеска фиксировали видовой состав и общее проективное покрытие, а также проективные покрытия отдельных видов. Напочвенный покров оценивали по всей пробной площади с учетом пятен доминирования, выявляя полный видовой состав и оценивая общее проективное покрытие травяного яруса и проективные покрытия отдельных видов. Условия освещенности в подпологовом пространстве характеризовали через показатель сквозистости древесного полога, который измеряли при помощи сквозистомера [4]. Следует сразу отметить, что при сравнении сквозистости в средневозрастных, спелых и перестойных насаждениях с помощью критерия Краскала–Уоллиса достоверных различий между ними не выявлено ( $\chi^2 = 1,94$ , пороговое значение  $\chi^2 = 5,99$  для двух степеней свободы).

К подросту мы относили особи древесных пород с диаметром ствола у корневой шейки менее 6 см. Всходы древесных пород в данном исследовании не рассматривали. Учет подроста производили отдельно по каждой породе методом прямого пересчета числа особей на всей пробной площади, разделяя его при этом по классам высоты: мелкий подрост (0,1–0,5 м); средний подрост (0,5–2 м) и высокий подрост (2–5 м), и определяя его возраст. Корреляции высоты подроста с его возрастом не выявлено. В данной работе использовались высотные характеристики подроста, как более легко определяемый и наиболее значимый показатель при оценке ценотической роли в момент исследования.

В исследованных сообществах была определена константность различных древесных пород и их подроста по присутствию породы на пробной площади (константность = количеству пробных площадей, где порода присутствует / общее количество пробных площадей × 100 %).

При статистической обработке материала были использованы непараметрические критерии: для описательной статистики — медианы и квартили, для оценки корреляции — ранговый коэффициент корреляции Спирмена [24], для выявления различий между выборками — критерий Краскала–Уоллиса [2, 7]. Достоверным считали уровень значимости  $\alpha < 0,05$  %. Статистическую обработку материала проводили при помощи программы SPSS (версия 11.5).

Результаты исследования. Выявлено, что в сложении древесного яруса дубравы «Лес на Ворскле» участвуют семь основных широколиственных пород (табл. 2). В большинстве дубняков, помимо дуба черешчатого, присутствуют липа мелколистная и клен

остролистный. Ильм шершавый, ясень обыкновенный и клен полевой встречаются реже, а клен татарский представлен единичными особями. Для подроста картина константности выглядит несколько иначе: максимальная константность отмечена у подроста клена остролистного, липы и ильма. Несколько реже, но все же более чем на половине пробных площадей, отмечается подрост ясеня обыкновенного и клена полевого, а подрост клена татарско-

Таблица 2

Константность широколиственных пород в дубняках заповедной дубравы «Лес на Ворскле»

Породы	Древостой, %	Подрост, %
<i>Quercus robur</i>	100	0
<i>Tilia cordata</i>	91	98
<i>Acer platanoides</i>	88	95
<i>Ulmus glabra</i>	58	91
<i>Fraxinus excelsior</i>	28	67
<i>Acer campestre</i>	21	58
<i>Acer tataricum</i>	5	7

го, как и взрослые деревья, представлен единично. Подрост дуба не был зафиксирован ни в одном из исследованных сообществ. Анализ константности древесных пород и их подраста показал, что у подроста она выше, чем у взрослых деревьев. Подрост появляется в более разнообразных условиях (в частности, в более широком диапазоне освещенности) по сравнению с теми, при которых он может выйти в древесный ярус.

Для выявления достоверных различий в структуре возобновления в средневозрастных, спелых и перестойных насаждениях проводили попарное сравнение количества подроста широколиственных пород разных классов высоты с помощью критерия Краскала–Уоллиса (табл. 3). При сопоставлении средневозрастных и спелых насаждений обнаружены достоверные различия по количеству мелкого и среднего подроста ясеня и клена остролистного, а также мелкого, среднего и высокого подроста клена полевого. У подроста липы достоверных различий не выявлено.

Таблица 3.

Различия дубовых насаждений разного возраста по количеству подроста

Подрост		Сравниваемые пары насаждений		
Порода	Класс высоты	Средневозрастные и спелые	Средневозрастные и перестойные	Спелые и перестойные
Acer platanoides	весь	11,60	3,07	0,32
	мелкий	14,05	2,38	1,14
	средний	8,87	9,09	1,95
	высокий	1,22	2,66	0,75
Acer campestre	весь	14,42	2,44	3,00
	мелкий	15,63	2,69	3,18
	средний	12,67	2,08	5,73
	высокий	4,74	4,32	0,22
Fraxinus excelsior	весь	17,81	10,65	0,02
	мелкий	15,76	8,53	0,04
	средний	23,57	16,09	0,15
	высокий	19,86	11,61	1,64
Tilia cordata	весь	0,25	2,00	2,81
	мелкий	0,05	0,43	1,35
	средний	0,62	3,92	3,01
	высокий	0,03	2,78	1,55
Ulmus glabra	весь	0,04	0,21	0,06
	мелкий	0,35	0,52	0,05
	средний	0,10	0,10	0,02
	высокий	0,72	0,14	0,03

Примечание. Различия выявлены по критерию Краскала–Уоллиса. Жирным шрифтом выделены достоверные значения  $\chi^2$  (величина  $\chi^2$  больше порогового значения 384 для одной степени свободы).

При сравнении средневозрастных и перестойных насаждений выявлены достоверные различия по количеству в них мелкого подроста ясеня, среднего подроста липы и клена остролистного, а также высокого подроста клена полевого. Для других классов высоты этих пород достоверных различий не выявлено. Что касается среднего и высокого подроста ясеня, то в перестойных древостоях он отсутствует.

Сравнение спелых и перестойных древостоев по степени развития подроста почти не выявило достоверных различий за исключением среднего подроста клена полевого, которого несколько больше в перестойных древостоях, чем в спелых.

Обобщение данных (см. табл. 3) позволяет констатировать, что больше всего достоверных различий зафиксировано при сравнении средневозрастных и спелых насаждений.

Сравнение количества подроста клена остролистного, ясеня, липы и клена полевого разных классов высоты в средневозрастных, спелых и перестойных дубняках показало, что больше всего подроста всех классов высоты наблюдается в средневозрастных насаждениях (до 42 000 экз./га).

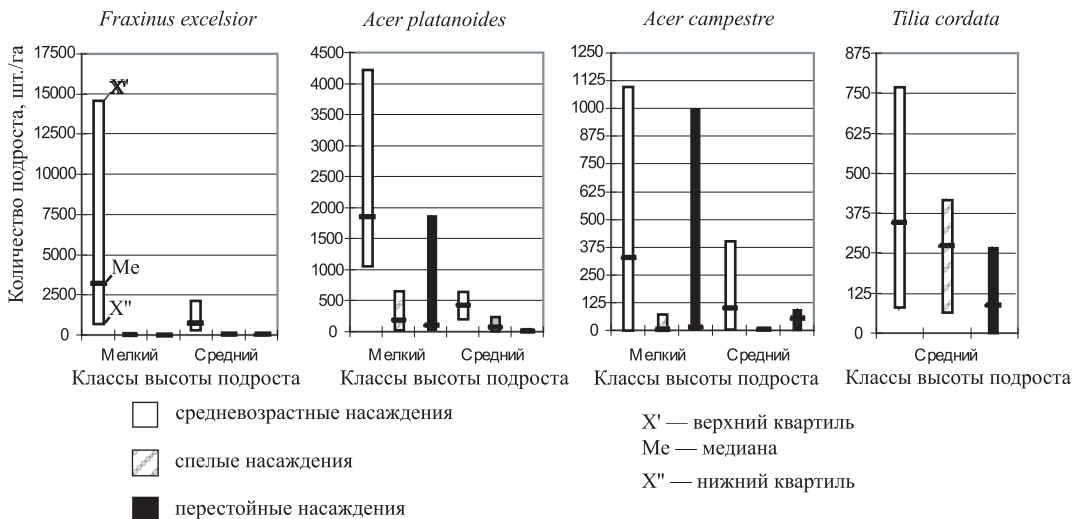
Особенно ярко проявляются различия для мелкого подроста клена остролистного и ясеня, отличающегося высоким обилием именно в более молодых насаждениях (клен — до 16 000 экз./га, ясень — до 22 000 экз./га). В спелых насаждениях количество мелкого подроста клена остролистного не превышает 750 экз./га, в перестойных — 2500 экз./га. Количество мелкого подроста ясеня и в спелых и в перестойных насаждениях не более 250 экз./га. По количеству среднего подроста клена остролистного и ясеня лидируют также средневозрастные насаждения (клен — до 1000 экз./га, ясень — до 1500 экз./га). В спелых насаждениях количество среднего подроста клена не превышает 250 экз./га, а средний подрост ясеня практически отсутствует. В перестойных насаждениях средний подрост клена остролистного представлен единично, а подрост ясеня отсутствует (рисунок). Достоверные различия по количеству высокого подроста клена остролистного и ясеня между насаждениями разного возраста не выявлены (см. табл. 3).

Подрост липы и клена полевого во всех насаждениях не столь обилен, хотя различия по его количеству между древостоями разного возраста также существуют. Максимальное количество подроста липы всех классов высоты наблюдается в средневозрастных насаждениях — до 5000 экз./га. Достоверные различия выявлены только для среднего подроста липы между средневозрастными и перестойными насаждениями (см. табл.3). Максимальное количество подроста клена полевого отмечено также в средневозрастных насаждениях (до 6000 экз./га), в перестойных насаждениях он распространен очень неравномерно, а в спелых насаждениях встречается единично. По количеству мелкого и среднего подроста клена полевого достоверно различаются средневозрастные и спелые насаждения (см. рисунок). Различий по его количеству между средневозрастными и перестойными, а также между спелыми и перестойными насаждениями не выявлено (см. табл.3). Что касается высокого подроста, то его количество незначительно в большинстве насаждений, независимо от их возраста.

Для ильма достоверных различий по количеству его подроста в насаждениях разного возраста не выявлено (см. табл.3). Мелкий и средний подрост ильма встречается в значительном количестве (1000–3000 экз./га) во всех дубовых насаждениях, независимо от их возраста. Высокий его подрост представлен единично.

Обсуждение результатов исследования. Состав и структура дубовых насаждений разного возраста различны. Выделение в древостое ярусов производилось по методике Ипатова (2000). В спелых и перестойных древостоях достаточно четко выделяются три яруса, тогда как в средневозрастных только два (см. табл.1). Более простую структуру средневозрастных древостоев в дубраве «Лес на Ворскле» отмечает и Ю. Н. Нешатаев (1974). Также наблюдаются различия в таксационных показателях: деревья 1-го яруса различаются по диаметру стволов (в перестойных древостоях он в 2 раза больше, чем в спелых) и по плотности древостоя, которая, наоборот, значительно выше в спелых насаждениях. По высоте деревьев эти насаждения различаются незначительно, так как при





Количество подроста *Fraxinus excelsior*, *Acer platanoides*, *Acer campestre*, *Tilia cordata* в дубовых насаждениях разного возраста

На рисунке представлены только значения, достоверно различающиеся по критерию Краскала–Уоллиса. По осям абсцисс располагаются классы высоты подроста.

достижении возраста спелости у них прекращается прирост по высоте, но продолжается рост в толщину. Характеристики деревьев первого яруса средневозрастных насаждений сходны с характеристиками деревьев второго яруса спелых насаждений, однако плотность 50–70-летнего древостоя в более молодых насаждениях значительно (в 3–4 раза) выше. Деревья второго яруса перестойных насаждений отличаются от второго яруса спелых насаждений несколько большим диаметром стволов, а высота и плотность у них сходные. Подобное сходство наблюдается между характеристиками деревьев второго яруса средневозрастных насаждений и деревьев третьего яруса спелых и перестойных насаждений (см. табл. 1).

Что касается породного состава, то в первом ярусе дубняков всех классов возраста, помимо дуба, присутствуют липа, клен остролистный, ясень. Дуб, клен остролистный и ясень представлены семенными экземплярами, тогда как липа имеет преимущественно порослевое происхождение. Второй ярус спелых и перестойных насаждений сложен в основном кленом остролистным и липой — породами, обладающими высокой теневыносливостью, что дает им возможность успешно возобновляться под пологом леса. Изредка во втором ярусе встречаются дуб и ильм. Во втором ярусе перестойных дубняков присутствие дубов (возраст 100–150 лет) может быть связано с выборочными рубками в конце XIX — начале XX в., в результате которых появлялись крупные «окна», где светолюбивый подрост дуба имел возможность выходить в древесный ярус. Третий ярус спелых и перестойных насаждений сложен преимущественно теневыносливым кленом остролистным, реже встречаются липа, ильм, клен полевой. Дуб в третьем ярусе отсутствует. Второй ярус средневозрастных дубняков сложен кленом остролистным, кленом полевым, липой, ясенем, причем на отдельных участках, граничащих с ясенниками, участие в нем ясеня достигает 60 % (400 экз./га).

Условия освещенности под пологом дубравы экстремальные: сквозистость не превышает 5–15 %, что в спелых и перестойных насаждениях связано с перекрыванием

густых крон 2–3 ярусов. В средневозрастных насаждениях, при отсутствии 3-го яруса из клена остролистного, его высокий подрост формирует сомкнутый полог и создает такое же сильное затенение. Достоверных различий по количеству подроста между сообществами со сквозистостью 5 и 15 %, как было отмечено выше, не выявлено.

Травяной покров лучше развит в спелых (ОПП 15–45 %) и перестойных (ОПП 15–40 %) дубняках, чем в средневозрастных (ОПП 5–8 %). Низкое проективное покрытие травяного яруса в средневозрастных дубняках обусловлено присутствием огромного количества мелкого подроста (до 37 000 экз./га), увеличивающего затенение напочвенного покрова.

Напочвенный покров дубравы сильно нарушен роющей деятельностью кабанов. Наименьшие нарушения отмечены в средневозрастных насаждениях (до 10 %), что связано с незначительной ценностью этих сообществ в качестве кормовых угодий кабанов [6]. В спелых и перестойных дубняках степень нарушенности напочвенного покрова на разных участках сильно варьирует (от 10 до 70 %). Меньшая площадь напочвенного покрова нарушена пороями кабанов в средневозрастных насаждениях, что способствует лучшему сохранению подроста древесных пород.

Анализируя распространение подроста отдельных пород в насаждениях разного возраста, можно выявить следующие закономерности: подрост *клена остролистного* всех классов высоты присутствует во всех дубняках, независимо от их возраста, что обусловлено регулярностью семяношения данной породы, высокой семенной продуктивностью, летучестью семян, ранним весенним появлением всходов [1]. Присутствие во всех насаждениях среднего и высокого подроста клена остролистного связано с его высокой теневыносливостью, быстрой реакцией на осветление, позволяющей ему занимать освобождающееся место при разреживании лесного полога. [15]. В средневозрастных насаждениях обильно представлены все классы высоты подроста клена, особенно велико количество его мелкого подроста. В спелых и перестойных насаждениях различия в количестве мелкого и высокого подроста клена остролистного не столь велики, количество его среднего подроста в обоих случаях незначительно, что объясняется высокой сомкнутостью, создающейся при перекрывании крон 3-го яруса и высокого подроста.

*У ясеня*, так же как и у клена, в средневозрастных насаждениях представлен подрост всех классов высоты, однако высокий подрост, способный выйти в древесный ярус, встречается редко. Количество же мелкого подроста особенно велико (до 22 000 экз./га) в средневозрастных дубняках, граничащих с ясеневыми древостоями. В молодом возрасте ясень обладает значительной теневыносливостью, в дальнейшем его светолюбие возрастает, что является причиной массовой гибели ясеневых подроста [15].

Подрост *липы* в дубраве имеет вегетативное происхождение. В небольшом количестве он присутствует во всех сообществах. Различия между количеством мелкого, среднего и высокого подроста липы, в отличие от клена остролистного и ясеня, размножающихся семенами, незначительно, что объясняется лучшей выживаемостью и быстрым ростом при осветлении (в «окнах») вегетативного подроста.

Подрост *клена полевого* приурочен к средневозрастным насаждениям, однако количество его и там невелико. Преобладает подрост вегетативного происхождения.

*У ильма*, так же, как у липы и клена полевого, преобладает вегетативное размножение. Мелкий и средний подрост ильма присутствует во всех насаждениях в значительном количестве. При низкой освещенности, существующей под пологом дубравы, его дальнейшее развитие и выход в древостой возможны только при образовании небольших «окон». Сходное поведение подроста ильма отмечалось и другими авторами [5, 15, 31]. Кроме того,

подрост ильма сильно повреждается косулями и образует «щетку» высотой не более 1 м, на что также указывают Е. К. Тимофеева (1986) и О. В. Рыжков (2001).

Подрост *дуба* отсутствует во всех исследованных сообществах. Обладая высоким светолюбием [20, 17], подрост дуба при низкой освещенности под пологом дубравы развиваться не может. Несмотря на большое количество всходов, все они погибают к концу первого вегетационного сезона. По данным П. Е. Сороговца (1957), оптимальная освещенность для развития дубового подроста 31–48 %, при меньшей освещенности он угнетается.

**Заключение.** Подводя итоги вышесказанному, следует отметить, что влияние возраста древостоя на развитие возобновления древесных пород осуществляется, прежде всего, через изменение структуры древостоя. Так, в средневозрастных насаждениях, в которых еще только происходит формирование древесных ярусов, наблюдается большее количество подроста, чем в сформировавшихся сообществах спелых и перестойных насаждений. В средневозрастных насаждениях подрост имеет возможность выйти в древесный ярус, в отличие от спелых и перестойных насаждений, в которых взаимоотношения между компонентами уже сложились. В дальнейшем, возможно, в средневозрастных насаждениях будет формироваться структура древесного яруса, свойственная спелым насаждениям — высокий подрост клена остролистного, липы и клена полевого, сформируют сомкнутый 3-й ярус древостоя. Подрост ясеня, даже при условии его выхода в древесный ярус, из-за присущей ему малой теневыносливости, будет находиться в угнетенном состоянии и постепенно усыхать. Спелые насаждения в ближайшее время вряд ли претерпят существенные изменения. В перестойных древостоях, при отмирании деревьев первого яруса, образования «окоп» в пологе практически не происходит, так как процесс отмирания отдельного дерева идет постепенно и продолжается десятилетиями, и даже погибшее дерево еще длительное время не выпадает из древостоя. За это время образующиеся просветы постепенно заполняются кронами деревьев нижних ярусов, среди которых преобладают теневыносливые и быстрорастущие породы, такие как клен остролистный, готовые отреагировать на освещение. Вероятно, в перспективе на месте перестойных дубовых насаждений сформируются сообщества с доминированием в древесном ярусе клена остролистного.

## Литература

1. Восточно-европейские леса. История в голоцене и современность. Т. 2. М., 2004.
2. Готов Н. В., Животовский Л. А., Хованов Н. В., Хромов-Борисов Н. Н. Биометрия. Л., 1982.
3. Ипатов В. С. Методы описания фитоценоза. СПб., 2000.
4. Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Сквозистость древостоя: измерение и возможности использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 11. С. 1615–1624.
5. Леонова Н. А. Состояние популяций вяза в условиях разного освещения в старовозрастных широколиственных сообществах // Лесоведение. 1999. № 6. С. 59–64.
6. Лихацкий Е. Ю. К изучению роющей деятельности кабанов в Воронежском заповеднике // Материалы научно-практической конференции. Роль ООПТ Центрального Черноземья в сохранении и изучении биоразнообразия лесостепи. Воронеж, 2002 г. С. 68–73.
7. Ллойд Э., Ледерман У. Справочник по прикладной статистике. Т. 2, Финансы и статистика. М., 1990.
8. Морозов Г. Ф. Учение о лесе. М; Л., 1928.
9. Нештаев Ю. Н. Опыт крупномасштабного геоботанического картирования лесостепной дубравы «Лес на Ворскле» // Ученые записки ЛГУ. 1967. Т. 4, вып. 50 (№ 331). С. 87–118.
10. Нештаев Ю. Н. Геоботаническая характеристика типов леса заповедника «Лес на Ворскле» // Комплексные исследования биогеоценозов лесостепных дубрав. Л., 1986. С. 32–48.
11. Нештаев Ю. Н. Итоги геоботанического картографирования заповедника «Лес на Ворскле» // Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер. 3. 1993. Вып. 4 (№ 24). С. 60–71.

12. *Нешатаев Ю. Н., Ухачева В. Н.* Мониторинг растительности среднерусской лесостепи. // Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер. 3. 2001. Вып. 2 (№ 11). С. 55–66.
13. *Новосельцев В. Д., Бугаев В. А.* Дубравы. М., 1985.
14. *Петров В. В.* Некоторые особенности возобновительного процесса под пологом дубравы. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1954. 15 с.
15. *Попадюк Р. В., Чистякова А. А., Чумаченко С. И., Евстигнеев О. И., Заугольнова Л. Б.* Восточноевропейские широколиственные леса. М., 1994.
16. *Романовский М. Г., Мамаев В. В., Селочник Н. Н., Жиренко Н. Г.* Экосистемы Теллермановского леса. М., 2004.
17. *Рыжков О. В.* Состояние и развитие дубрав центральной лесостепи. Тула, 2001.
18. *Рыжков О. В., Щербакова Н. И.* Современное состояние и тенденции развития лесных сообществ заповедника «Лес на Ворскле». 1. Условно-коренной тип леса // Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер. 3. 1995. Вып. 3 (№ 17). С. 58–67.
19. *Рыжков О. В., Щербакова Н. И.* Современное состояние и тенденции развития лесных сообществ заповедника «Лес на Ворскле». 2. Длительно-производный тип леса // Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер. 3. 1995. Вып. 4 (№ 24). С. 48–58.
20. *Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М., 1962.
21. *Смирнова Н. И.* Возобновление древесных пород в лесостепной дубраве: дис. ... канд. биол. наук. Л., 1954. 195 с.
22. *Сороговец П. Е.* К экологии дубового самосева. Влияние света на рост и развитие // Бюл. Ин-та Биологии, 1957.
23. *Счастливая Л. С.* Почвенный покров учебно-опытного лесхоза «Лес на Ворскле» // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. 3. 1966. Вып.3 (№ 15). С. 147–157.
24. *Терентьев П. В., Ростова Н. С.* Практикум по биометрии. Л., 1977.
25. *Турчин Т. Я.* Оценка и прогноз успешности порослевого возобновления дуба в пойменных лесах Дона // Лесной журнал. 1994. № 2. С. 32–34.
26. *Турчин Т. Я.* Естественные степные дубравы Донского бассейна и их восстановление. М., 2004.
27. *Хуан Жуй-линь.* Естественное возобновление леса и меры по его улучшению в дубравах уч-лесхоза «Лес на Ворскле»: автореф. дис. ... канд. сельхоз. наук. Л., 1960. 13 с.
28. *Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 29.
29. *Юркевич И. Д.* Дубравы Белорусской ССР и их восстановление. Минск, 1960.
30. *Coates K. D.* Tree recruitment in gaps of various size, clearcuts and undisturbed mixed forest of interior British Columbia, Canada // Elsevier. Forest Ecology and Management. 2002. N 155. P. 387–398.