

УДК 574.45: 58.02: 58.084: 58.051

**ОСОБЕННОСТИ СЕМЕНОШЕНИЯ И ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН
CALLUNA VULGARIS (L.) HULL В ПРИТОБОЛЬЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ****Петрова И.В., Черепанова О.Е., Кочубей А.А., Санникова Н.С.**

ФГБУН «Ботанический сад» УРО РАН, Екатеринбург, e-mail: botgarden.olga@gmail.com

В материалах статьи освещены результаты исследований семеношения *Calluna vulgaris* в борах северной лесостепи Притоболья Западной Сибири. Показано, что семенная продуктивность реликтовых популяций вереска в данном регионе снижается, по сравнению с европейской частью его ареала. При этом выявили, что под пологом сомкнутого древостоя *Pinus sylvestris* в северной лесостепи средняя урожайность семян *C. vulgaris* в несколько раз ниже ($1673,14 \pm 561,4$ шт.), чем на открытой вырубке ($17067,3 \pm 6150,7$ шт.). Основным фактором, вероятнее всего влияющим на формирование числа коробочек, можно назвать освещенность. Тем не менее уровень семеношения ценопопуляций вереска под пологом леса достаточен для самовоспроизводства. В приведенных результатах натуральных и лабораторных экспериментов по проращиванию семян вереска из различных местообитаний (Брянск – Воронеж – Череповец – Нижний Новгород – Тугулым – Заводоуспенское – Красный Октябрь – Курган) отмечено, что в сосняках-зеленомошниках успешное и естественное семенное возобновление ценопопуляций вереска возможно лишь после пожаров. Пожары уничтожают слой *Pleurozium schreberi*, который, вероятно, препятствует прорастанию семян вследствие создаваемого им дефицита влажности, отсутствия света под слоем мха, куда проникают опадающие семена. Отсутствие микоризы замедляет прорастание семян вереска и приводит к формированию проростков с недоразвитой корневой системой.

Ключевые слова: *Calluna vulgaris* (L.) Hull, семеношение, Притоболье, пожар, проросток, *Pleurozium schreberi***CHARACTERISTICS SEED GERMINATION AND SEEDAGE
OF PRITOBOLIE WESTERN SIBERIA OF CALLUNA VULGARIS (L.) HULL****Petrova I.V., Cherepanova O.E., Kochubey A.A., Sannikova N.S.**

Botanical Garden UB RAS, Ekaterinburg, e-mail: botgarden.olga@gmail.com

There are the results of experiments of seeding *Calluna vulgaris* from pine forests of Western Siberia (northern forest-steppe subzone) in this article. It is shown that seeds production of heather relic populations from this region is lower than at European part of the areal. It was found that at the northern forest-steppe under the forest canopy of *Pinus sylvestris* the average yield of *C. vulgaris* at several times lower, than on open deforestation. Perhaps, the main reason of forming the seedballs is illuminance. Nevertheless the quantity of seeds in the heather population under the forest canopy sufficiently to it reproducing. In materials of the article present the results for the germination of heather seeds in the natural conditions and in laboratory conditions. The resumption of the heather population is possible only after the fires in the pine forests. Fires burn *Pleurozium schreberi* moss layer which may prevent seed germination due to moister deficit and illumination shortage. The absence of the mycorrhiza leads to delay of the heather germination and the formation of underdeveloped root system.

Keywords: *Calluna vulgaris* (L.) Hull, seedage, Pritobolie, fire, seedling, *Pleurozium schreberi*

Одним из характерных видов, доминирующим в составе травяно-кустарничкового яруса сосновых лесов на суховатых песчаных почвах надпойменных террас рек Притоболья и Русской равнины, а также открытых местообитаний («верещатников») Приатлантики в Европе, является вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris*).

В настоящее время ареал, морфология, аутоэкология и физиология особей вереска изучены достаточно широко. Однако экологические факторы и особенности семеношения и семенного возобновления его ценопопуляций под влиянием пожаров как главного пускового фактора («триггера») возобновления рассмотрены лишь в немногих работах европейских авторов (Whittaker, Gimingham, 1960; Gimingham, 1975).

Вереск успешно размножается и возобновляется вегетативно путем укоренения

плагиотропных ветвей в подстилке, а также ежегодно продуцирует огромное количество семян. По исследованиям в Шотландии (Gimingham, 1960), в почвенном банке вересковых ценозов содержится около 158000 всхожих семян на 1 м². Показано, что на обилие, качество формирующихся семян *C. vulgaris* и их прорастание влияют тип субстрата, влажность приземного воздуха и освещенность (Leyton, 1955; Gimingham, 1960). Снижение ФАР под пологом древостоев более чем на 40% приводит к снижению семеношения *C. vulgaris* и его вытеснению, а максимальное обилие вереска достигается лишь на открытых участках (Vjorkman, 1945).

В Западной Сибири вереск тесно ассоциирован с сосновыми борами-зеленомошниками и, как и сосна обыкновенная, является типичным видом-пирофитом,

адаптированным к пирогенной среде (Санников, 2013). Вспышки его семенного возобновления происходят после уничтожения покрова зеленых мхов с доминированием *Pleurozium schreberi* (Brid.) Willd. Однако факторы и степень отрицательного влияния этих мхов на прорастание семян и укоренение всходов вереска не изучены.

Целью настоящего сообщения является экспериментальное изучение особенностей семенной репродукции и влияния различных типов напочвенного субстрата на начальные, решающие фазы естественного возобновления ценопопуляций *C. vulgaris* в основных лесах Притоболья.

Материалы и методы исследования

Сравнительный анализ параметров семян и плодов *C. vulgaris* проведен в популяциях, расположенных на географической трансекте ориентированной с запада на восток ареала: Брянск – Воронеж – Череповец – Нижний Новгород – Красный Октябрь – Заводоуспенское – Курган. Все популяции произрастают под пологом географически замещающих типов сосняков бруснично-вересково-зеленомошных.

Для определения обилия почвенного банка семян вереска заложены две пробные площади в сосняке бруснично-вересково-зеленомошном в подзоне северной лесостепи (Курганская область) под пологом и на открытой вырубке. На каждой из них взяты почвенные высечки размером 10×10×10 см в трехкратной повторности, в лабораторных условиях тщательно разобранные под биноклем (Carl Zeiss Stemi)

с целью определения банка семян вереска. В конце вегетационного периода на этих же пробных площадях с куртин вереска срезаны побеги с коробочками для подсчета числа семян.

С целью проверки гипотезы о стимулирующей роли пожара на прорастание семян *C. vulgaris* также взяты высечки в двукратной повторности почвенного субстрата размером 10×10×10 см. Термическое воздействие проведено в двух вариантах:

- 1) субстрат с полностью выжженной подстилкой;
- 2) субстрат, прогретый в сушильном шкафу (ШСП 0.25-60) при температуре 80°C в течение 15 минут (Wallace, 1917; Elliott 1953; Fenton, 1951). После него модельные высечки высаживались в однородных условиях среды.

Кроме того, в климатической камере (Binder KBF 240) (температура 21°C, влажность 50%, длина светового дня не менее 8 часов) заложен контрольный вариант (100 семян).

С целью выявления влияния выжигания мохового покрова (пирогенного обнажения поверхности почвы) на прорастание семян вереска сопоставлены два варианта напочвенного субстрата. Свежеобожженную почвенную высечку и почву с покровом слоя мха *Pleurozium Schreberi* толщиной 2,5 см высушивали до полной стабилизации массы, а затем помещали равными навесками в чашки Петри и задавали влажность не более 30% (по отношению к сухой массе). Для исключения влияния ФАР на прорастание семян высечки мха раскладывали в затемненные чашки. Опыт поставлен в трехкратной повторности (50 семян×3).

Для определения объемной влажности субстрата образцы почвы отбирали алюминиевыми бюксами (предварительно определенной массы) с глубины 10–15 см и взвешивали их на электронных весах



Рис. 1. Карта-схема расположения ценопопуляций выборки *C. vulgaris*.
Примечание: Бр – Брянск, Чп – Череповец, Вр – Воронеж, НН – Нижний Новгород, Тг – Тугулым, Зус – Заводоуспенское, КО – Красный Октябрь, Кг – Курган

в лесу, а после высушивания при 105 °С (в течение 6 часов) определяли их объемную влажность. Освещенность под пологом древостоев определяли люксметром ТКА-ПКМ.

Возраст кустов вереска определяли по числу годичных колец на дисках поперечных срезов у основания лидирующих по длине побегов.

Элементарная статистическая обработка данных проведена на базе пакета программ Statistica 8.0.

Результаты исследования и их обсуждение

Экология произрастания и семеноведение. На территории Западной Сибири популяции вереска в большинстве своем сосредоточены по краю стены соснового леса и формируют небольшие группы на открытых участках, не удаляясь далеко от затеняющих их деревьев *Pinus sylvestris* L. На пробных площадях в типах леса «сосняк бруснично-вересково-зеленомошный» в северной лесостепи Зауралья, на открытом местообитании вереск формирует компактные кусты высотой до 50–60 см. Под пологом леса их средняя высота не превышает $19,6 \pm 1,8$ см, а диаметр куртин – $2,7 \pm 0,7 \times 1,9 \pm 0,6$ м. Максимальный возраст кустарников изменяется от 45 до 50 лет, что соответствует давности пожара, прошедшего в сосняке. Облиственность годичных побегов, под пологом и на открытых участках, не превышает 4 года.

Число семенных коробочек на одном годичном побеге куста *C. vulgaris* под пологом древостоя сосны составило $52,04 \pm 9,8$ шт. (расчетное число семян – $388,03 \pm 110,7$ шт.), а на открытом месте – $416,34 \pm 78,02$ шт. коробочек и $3109,04 \pm 885,9$ шт. семян. Максимальное число коробочек с одного куста *C. vulgaris*, произрастающего под пологом леса, составило 594 шт. (расчетное число семян – 4752 шт.), а с куста, произрастающего на открытом месте, – 2443 шт. коробочек и 19545 шт. семян. Среднее число коробочек с одного куста *C. vulgaris*, произрастающего под пологом, составило $209,14 \pm 70,2$ шт. (расчетное число семян – $1673,14 \pm 561,4$ шт.), что в 10 раз меньше, чем на открытом месте. С куста, произрастающего на открытом месте, – коробочек $2133,41 \pm 768,8$ шт. и семян $17067,3 \pm 6150,7$ шт. соответственно.

Освещенность влияет на формирование числа коробочек, и, как следствие, формируется большое число семян. Так, нами было отмечено, что с увеличением полноты древостоя освещенность под пологом снижалась почти в три раза. W. Beijerinck (1940) показал, что *C. vulgaris* формирует большее

число семенных коробочек, произрастая на хорошо дренированных песчаных почвах с обязательным присутствием мхов. На переувлажненных местообитаниях (болотах) и на вершинах склонов, а также под пологом сухих сосновых лесов, где мхи заменяются лишайниками, число коробочек резко падает.

Объемная влажность субстрата на глубине 10–15 см варьировала от 5,37 до 23,35% и в среднем составила $11,85 \pm 0,6$ %.

В верещатниках центральной части ареала под пологом вереска скапливается довольно большое количество опада вереска (Gimingham, 1960), которое, как и на моховом покрове *Pleurozium Schreberi*, препятствует семенному возобновлению (Sleigh, 1956). Наиболее успешно его семенное возобновление протекает после пожаров, которые освобождают верхние горизонты почвы от подстилки и обеспечивают доступ семян к поверхности почвы (Gimingham, 1960). В ходе многолетних исследований в Англии (Gimingham, 1960) выявлено, что созревшие в огромном количестве семена вереска (в среднем 158000 на 1 м²) падают на подстилку, не заглубляются в почву и проходящий пожар уничтожает их большую часть. Тем не менее оставшихся семян хватает для формирования плотной стены всходов через 12–14 дней после пожара. Для полного восстановления верещатника требуется около 6 и более лет. Успешность восстановления вереска находится в тесной зависимости от температуры горения (Wallace, 1917; Elliott, 1953; Fenton, 1951).

В условиях северной лесостепи Зауралья среднее число семян, находящихся в почве, составляет $104750 \pm 48935,9$ шт./1 м², что в 1,5 раза меньше, чем в Шотландии (Gimingham, 1960). По данным европейских авторов, семена вереска, в большом количестве находящиеся в почве (на глубине не более 5 см), могут сохранять свою всхожесть до 100 лет (Mallik, Hobbs, Legg, 1984; Legg, Maltby, Proctor, 1992).

Под пологом леса в сосняках бруснично-вересково-зеленомошных, где *C. vulgaris* встречается на фоне лишайников рода *Cladonia* на повышениях микро рельефа, наблюдается мозаичность в обилии его семенения. В среднем оно составляет 22000 ± 11000 шт./1 м². В понижении на трансекте рельефа, где *C. vulgaris* растет в синузях со мхами (*Pleurozium Schreberi* и *Ptilium crista-castrensis* Hedw.), число семян возрастает в 8,5 раз – до 187500 ± 23500 шт./1 м². На открытом местообитании, где вереск также произрастает

ет в окружении мхов, число семян под его сомкнутыми кустами составило в среднем 174500 ± 10500 шт./1 м², что несколько ниже, чем под пологом леса. Приведенные выше данные подтверждают относительно благоприятные условия для развития *S. vulgaris* в Западной Сибири как под пологом сосновых лесов, так и на открытых участках в микроассоциациях с мхами.

Влияние субстрата на прорастание семян. В ходе нашего эксперимента по проращиванию семян вереска на различных субстратах (свежая гарь, мох) выявлено, что семена, помещенные в затемненные чашки Петри под моховую подушку, не проросли ни в одном из пяти вариантов (Брянск, Нижний Новгород, Воронеж, Тугулым, Череповец, Курган) (рис. 4, а). В литературе отмечено, что семена вереска светочувствительны и неспособны прорасти в темноте, а также на слое мхов или лишайников (Junttila, 1972; Николаева, 1979; Maltby, 1980; Legg, Stickney, 1989, Maltby, Proctor, 1992; Equihua, Usher, 1993).

Возможно также, что одним из факторов отсутствия прорастания на моховой подушке можно назвать отсутствие микоризы (рис. 4, г). Показано, что заражение грибами происходит из семенной кожуры *S. vulgaris* через корневой чехлик, а эндосперм и зародыш стерильны. Известно, что семена сосны обыкновенной на свежей гарь могут прорасти и без участия грибов, например на свежей гарь, где микориза убита, а pH субстрата – $6,5 \pm 0,3$ (Санников, 1966), при этом процесс их прорастания может замедляться, а сформированные проростки отличаются недоразвитием корневой системы (Rayner, 1913).

В лабораторном эксперименте прорастание семян на свежей гарь началось равномерно на 27 сутки, а максимальная всхожесть зафиксирована на 31–34 сутки в Курганской популяции (16%). Наибольшая энергия прорастания отмечена также у семян из Притоболья (7,3%). На 40-е сутки эксперимента зарегистрирован всплеск прорастания семян во всех популяциях (рис. 2 и 4, д).

Влияние выжигания мохового покрова. В работах зарубежных авторов отмечено, что незначительное тепловое воздействие несколько ускоряет прорастание семян вереска, но длительное высокотемпературное воздействие (200 °С и более) приводит к гибели семян. Отмечена также взаимосвязь между увеличением температуры пала и снижением доли проросших семян (Kayll, 1968; Equihua, Usher, 1993). Наиболее оптимальные условия, по-видимому, создаются в пределах от 80 до 100–150 °С при длительности прогрева почвы не более 15 минут (Wallace, 1917; Elliott 1953; Fenton, 1951).

В наших экспериментальных посевах семян первые всходы зафиксировали на высечках с открытого местообитания, подверженных экспериментальному выжиганию, уже на 15 сутки (рис. 3), что согласуется с данными европейских авторов (Beijerinck, 1940; Gimingham, 1960). На обожженных почвенных высечках из-под полога древостоя первые всходы появились лишь на 45 сутки. Примерно в это же время появились всходы на высечках, прогретых в сушильном шкафу (42–50 сутки). Появление первых семядолей в контроле зафиксировано на 21–23 сутки эксперимента.

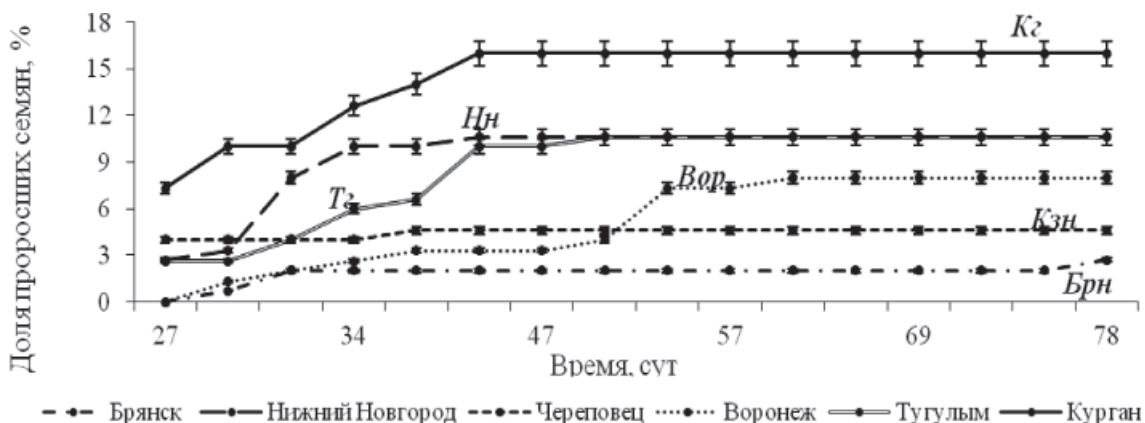


Рис. 2. Динамика прорастания семян *S. vulgaris* на свежей гарь

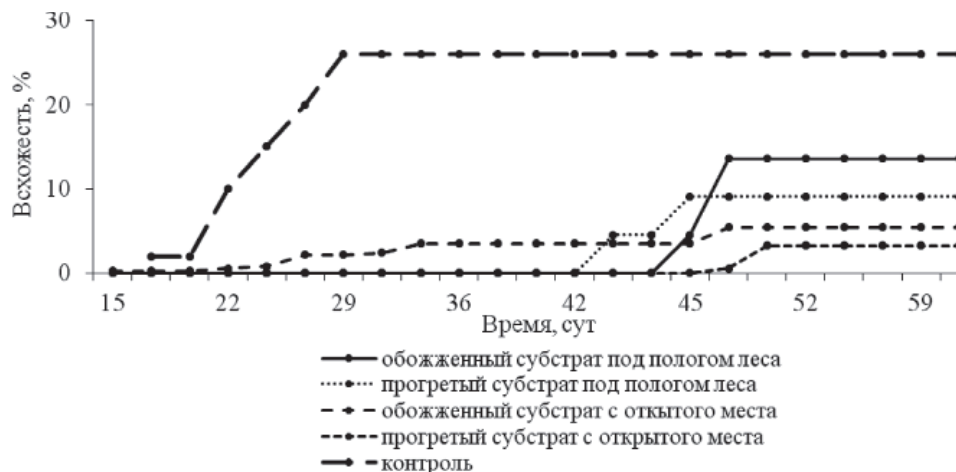


Рис. 3. Динамика прорастания семян *C. vulgaris* при различных тепловых воздействиях

Максимальное число проросших семян во всех вариантах полевого опыта зафиксировано на 45 сутки, а в контроле при оптимальной влажности субстрата максимум зафиксирован уже на 28 сутки (рис. 3). Пожар, который уничтожил моховой покров и подстилку, в отличие от искусственного прогревания, несколько ускорил прорастание семян, хотя в нашем случае не привел к его значительной стимуляции. Кроме детерминирующей

роли влажности субстрата, показанной в полевых экспериментах с семенами *P. sylvestris* Н.С. Санниковой (1984), в качестве одного из важных факторов следует отметить освещенность, которая, вероятнее всего, оказывает стимулирующее действие на прорастание (Bjorkman, 1945; Leyton, 1955; Jonsson, 1957). Возможно, что отставание семян на 17 суток, произрастающих в открытом грунте, также связано со временем года (Rayner, 1913).



Рис. 4. Иллюстрации проросших семян *C. vulgaris* на различных субстратах: а – семя под моховой подушкой; б – проросток на моховой подушке; в – проросток на минеральном субстрате (свежая гарь); г – проросток, опутанный гифами грибов, на минеральном субстрате, д – прорастание семени на минеральном субстрате.
Примечание: размер линейки на фотографиях равен 1 см

Заключение

Наши исследования в борах северной лесостепи Притоболья показали, что семенная продуктивность реликтовых популяций *Calluna vulgaris* (L.) Hull в Западной Сибири несколько меньше, чем в европейской части его ареала. При этом под пологом сомкнутого древостоя сосны обыкновенной средняя урожайность семян *C. vulgaris* на порядок ниже, чем на открытой вырубке, что, вероятно, обусловлено, прежде всего, влиянием корневой и «световой» конкуренции древостоя (Петрова, Мищикина, Черепанова, 2012). Тем не менее уровень семеношения ценопопуляций вереска под пологом леса достаточен для их самовоспроизводства.

Результаты натурных и лабораторных экспериментов свидетельствуют о том, что в сосняках-зеленомошниках успешное прорастание семян и естественное семенное возобновление ценопопуляций вереска возможны лишь после пожаров. Пожары уничтожают слой мха *Pleurozium schreberi*, который, вероятно, препятствует прорастанию семян вследствие дефицита влажности, отсутствия света под его слоем, куда проникают опадающие семена. Из-за отсутствия микоризы формируется недоразвитая корневая система и замедляется прорастание вереска.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 15-04-03899_a).

Список литературы

1. Горчаковский П.Л. География, экология и история формирования ареала вереска // Ботанический журнал. – 1962. – Т. 47. – № 9. – С. 1244–1257.
2. Йорданов Д. Фитотерапия / Д. Йорданов, П. Наков, Асп. Бойчинов. – София: Государственное издательство «Медицина и физкультура», 1970. – 496 с.
3. Николаева М.Г. Ускоренное проращивание покоящихся семян древесных растений. Л., 1979. – 80 с.
4. Петрова И.В. Количественная оценка конкуренции древостоя сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. и его влияния на рост вереска обыкновенного (*Calluna vulgaris* (L.) Hull.) / Ю.Д. Мищикина, О.Е. Черепанова // Аграрный вестник Урала. – 2012. – № 10 (102). – С. 41–43.
5. Санников С.Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. – М.: Наука, 1992. – 264 с.
6. Санников С.Н. Экология естественного возобновления сосны под пологом леса / С.Н. Санников, Н.С. Санникова. – М.: Наука, 1985. – 149 с.
7. Санников С.Н. Палеогеографический очерк истории формирования ареала вереска обыкновенного в При-

тоболье / С.Н. Санников, И.В. Петрова, О.Е. Черепанова // Известия Оренбургского государственного университета. – 2013. – С. 185–187.

8. Санникова, Н.С. Экологические особенности естественного возобновления сосны под пологом сосновых лесов Среднего и Южного Зауралья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1984. – 16 с.

9. Beijerinck W. *Calluna: a monograph on the Scotch heather* // Verh. Akad. Wet. Amst. (3rd Sect.). – 1940. – № 38. – P. 1–180.

10. Bjorkman E. Studier over Ijusets betydelse for foryngningens hojdtillvaxt pa norrlandska tallhedar // Medd. Skogsforskn. Inst. Stockh. – 1945. – № 34. – P. 497–542.

11. Delany M.J. Studies on the microclimate of *Calluna* heathland // J. Amn. Ecol. – 1953. – 22. – P. 227–39.

12. Elliott R.J. The Effects of Burmyn g on Heather Moors of the South Penmes // Unpubl. Thesis, Univ. of Sheffield. – 1953.

13. Equihua, Miguel. Impact of carpets of the invasive moss *Campylopus introflexus* on *Calluna vulgaris* regeneration / Miguel Equihua, Michael B. Usher // Journal of Ecology. – 1993. – № 81. – P. 359–365.

14. Fenton E.W. The influence of man and animals on the vegetation of certain hill grazings in south-east Scotland // Tech. Bull. Edmb. Coll. Agric. – 1951. – № 4. – P. 1–62.

15. Gimingham C.H. *Calluna Salisb* // Source: Journal of Ecology. – 1960. – Vol. 48. – № 2. – P. 455–483.

16. Jonsson B. Ljungstudier pa tallmo 1 Sodertorn // Svensk. SkogsForen. Tidskr. – 1957. – № 4. – P. 413–452.

17. Kayll A.J. Heat tolerance of tree seedlings // In: Proceedings, annual Tall Timbers fire ecology conference (1968 March 14–15; Tallahassee, FL. № 8). – Tallahassee, FL: Tall Timbers Research Station. – 1968. – P. 89–105.

18. Legg C.J. The ecology of severe moorland fire on the North York Moors: seed distribution and seedling establishment of *Calluna vulgaris* / C.J. Legg, E. Maltby, M.C.F. Proctor // Journal of Ecology. – 1992. – № 80. – P. 737–752.

19. Leyton L. The influence of artificial shading of the ground vegetation on the nutrition and growth of Sitka spruce (*Picea stichensis* Carr.) in a heathland plantation. Forestry. – 1955. – № 28. – P. 1–6.

20. Mallik A.U. Seed dynamics in *Calluna*-*Arctostaphylos* heath in north-eastern Scotland / A.U. Mallik, R.J. Hobbs, C.J. Legg, // Journal of Ecology. – 1984. – № 72. – P. 855–871.

21. Maltby E. The impact of severe fire on *Calluna* moorland in the North York Moors // Bulletin D' Ecologie. – 1980. – 11(3). – P. 683–708.

22. Mork E. Om skogsbunnens lyngvegetasjon // Medd. Skogsfors Ksv. (nr. 33). – 1946. – № 9. – P. 269–356.

23. Rayner M.C. The ecology of *Calluna vulgaris* // New phyt. – 1913. – Vol. 12 – Is. 2. – P. 59–78.

24. Sleigh L.M. Some ecological Effects of Heather Litter // Unpubl. Thesis, Dept. of Botany, Univ. of Aberdeen. – 1956.

25. Stickney Peter F. Seral origin of species originating in northern Rocky Mountain forests // Unpublished draft on file at: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station, Fire Sciences Laboratory, Missoula. – 1989. – MT; RWU 4403 files. – 7 p.

26. Wallace R. Heather and Moor Burntng for Grouse and Sheep. Edinburgh. – 1917.