

Научная статья
УДК 582.795:58.009:574.3
doi: 10.17223/19988591/57/2

Характеристика изолированных популяций *Tilia nasczokinii* Stepanov (Tiliaceae) в окрестностях Красноярска

Мария Ильинична Седаева¹, Александр Карлович Экарт²,
Николай Витальевич Степанов³, Леонид Владиленович Кривобоков⁴,
Анна Николаевна Кравченко⁵

^{1, 2, 4, 5} Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение
Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН»,
Красноярск, Россия

³ Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия

¹ msedaeva@ksc.krasn.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4089-1691>

² aekart@yandex.ru, <https://orcid.org/000-0002-8106-596X>

³ stepanov-nik@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0692-8796>

⁴ leo_kr@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4105-6281>

⁵ kravchenko-anna.n@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4436-7942>

Аннотация. Исследованы две малочисленные изолированные популяции реликтового вида *Tilia nasczokinii*, произрастающие в окрестностях Красноярска. Деревья липы входят в состав древостоя сосняков осочково-мелкотравных и осочково-крупнотравных, а также сосново-березового осочково-разнотравного леса. Общая численность популяции на левом берегу Енисея составляет 305 особей, на правом – 196 особей. Обе популяции имеют полночленную онтогенетическую структуру со значительным преобладанием растений прегенеративной группы (92,3% на левом и 89,3% на правом берегу). Высокое генотипическое разнообразие свидетельствует о значительной роли семенного размножения в самоподдержании популяций. Вклад вегетативного возобновления также существен и составляет 33,8% на левом и 50% на правом берегу. Взрослые растения *T. nasczokinii* имеют габитус одноствольных и кустовидных деревьев. В целом для двух популяций установлено, что виргинильные особи имеют среднюю высоту $6,0 \pm 0,31$ м и диаметр ствола $5,1 \pm 0,32$ см, генеративные – $13,7 \pm 0,71$ м и $12,2 \pm 0,56$ см соответственно. По размерам *T. nasczokinii* значительно уступает как *T. sibirica*, так и *T. cordata*. Большинство деревьев (58% на левом и 77% на правом берегу) являются здоровыми, что характеризует природно-климатические условия окрестностей Красноярска как благоприятные для произрастания липы. Существование уникальных популяций *T. nasczokinii* возможно только при сохранении естественных фитоценозов с ее участием.

Ключевые слова: *Tilia nasczokinii*, реликтовые популяции, онтогенетическая структура, клональность, габитус, жизненное состояние

Источник финансирования: работа выполнена в рамках базового проекта ИЛ СО РАН-2021-2025 «Функционально-динамическая индикация биоразнообразия лесов Сибири» № 0287-2021-0009 и при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, Правительства Красноярского края и Красноярского краевого фонда поддержки научной и научно-технической деятельности в рамках научного проекта № 19-44-240006 п_а.

Благодарности: авторы выражают искреннюю благодарность научным сотрудникам Национального парка «Красноярские Столбы» А.А. Кнорре и Д.Ю. Полянской, а также научному сотруднику Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН М.Е. Коноваловой за предоставление информации о местонахождении популяций липы.

Для цитирования: Седяева М.И., Экарт А.К., Степанов Н.В., Кривобоков Л.В., Кравченко А.Н. Характеристика изолированных популяций *Tilia nasczokinii* Stepanov (Tiliaceae) в окрестностях Красноярска // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2022. № 57. С. 28–45. doi: 10.17223/19988591/57/2

Original article

doi: 10.17223/19988591/57/2

Characteristics of isolated *Tilia nasczokinii* Stepanov (Tiliaceae) populations near Krasnoyarsk

Maria I. Sedaeva¹, Alexandr K. Ekart², Nikolay V. Stepanov³,
Leonid V. Krivobokov⁴, Anna N. Kravchenko⁵

^{1, 2, 4, 5} VN Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russian Federation

³ Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russian Federation

¹ msedaeva@ksc.krasn.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4089-1691>

² aekart@yandex.ru, <https://orcid.org/000-0002-8106-596X>

³ stepanov-nik@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0692-8796>

⁴ leo_kr@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-4105-6281>

⁵ kravchenko-anna.n@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4436-7942>

Summary. *Tilia* genus in Siberia is a relict element of flora which grows as isolated plots. Some authors consider Siberian lime as *Tilia sibirica* Bayer. Two small lime populations near Krasnoyarsk have been described as a separate species *Tilia nasczokinii* Stepanov. Both *T. sibirica* and *T. nasczokinii* retain the ambiguous status in the modern international nomenclature of plants. The facts concerning the presence of a number of relict nemoral species among *T. nasczokinii* satellites indicate the relict origin of its populations. Recent investigations have ascertained that *T. nasczokinii* species is essentially genetically removed both from *T. cordata* and *T. sibirica*. This confirms the relict origin of the populations. The aim of our investigation is to determine the number of lime plants and their sizes, to find out the ontogenetic structure and reproduction character of relict *T. nasczokinii* populations and to estimate the vitality of the plants.

T. nasczokinii populations are located on different banks of the Yenisei River. The first population is on the left bank (from 55°57'34"N, 92°28'07"E to 55°57'51"N, 92°30'10"E) and the second one is on the right bank (55°57'26"N, 92°46'41"E) (See Fig. 1). We made a general geobotanical description of phytocenosis. The ontogenetic status was determined for each *T. nasczokinii* plant. The sizes (height and diameter at 1.3 m) and the vital status were established for virginile and generative plants. In order to assess the contribution of vegetative and seed reproduction, we calculated the index of genotypic richness R (Dorken, Eckert, 2001) and clonal heterogeneity D* (Arnaud-Haond et al., 2007) using the GenClone v2.0 program (Arnaud-Haond and Belkhir, 2007) on the basis of genotype analysis of 11 polymorphic nuclear microsatellite loci (Ekart et al., 2021). Also, we determined the number of unique multi-locus genotypes (MLG) in every population.

As a result of our research, 305 *T. nasczokinii* plants were found in the left bank population (39 of them are large trees, others belong to the undergrowth) and 196 plants (30 from them are rather large) on the right bank. *T. nasczokinii* is a part of pine and pine-birch forests with *Carex macroura* Meinsh. and other grasses which have the average closeness of crowns (0.55-0.65). On the right bank, all the lime trees grow on the area of 1.5 ha. On the left bank, they are located on the area of 370 ha as individual trees or as groups up to 7 big trees and 5-96 small plants. The distance between the groups is rather long: from 500 to 1000 m. It is demonstrated that both investigated populations have a similar ontogenetic structure (See Fig. 2). Juvenile and immature plants occupy the biggest part (84% on the left bank and 77% on the right). Not many current year sprouts were found both on the left (2%) and on the right bank (8%). As it is typical for the lime, senile plants were practically absent (only one plant was found on the left bank). The calculated indexes R and D* were rather high (0.731 and 0.987 in general for both populations). We showed that most of the analyzed plants are not the parts of clones but there are some clones with a few ramets. In the left bank population, from 77 analyzed individuals we recognized 61 unique MLG and 10 (16.4%) of them have 2-5 ramets. On the right bank, 32 individuals were analyzed and among 19 MLG there were 3 (15.8%) clones with 2, 5 and 9 ramets. The genotypic diversity of *T. nasczokinii* is higher than that of *T. sibirica* in Kemerovo region (R=0.661) but slightly lower than that of *T. cordata* (R=0.938). The high genotypic diversity demonstrates the significant role of seeds in the self-reproduction of *T. nasczokinii* populations. The contribution of vegetative reproduction is also considerable (33.8% on the left and 50% on the right banks). It turns out that the sizes of virginile trees in both populations are very close (See Table), the differences in the average values are insignificant at $p=0.05$. The generative trees in the left bank population are higher than in the right bank population, and they are rather close in diameter. In general, for both populations the virginile trees have the average height of 6.0 ± 0.31 m and trunk diameter of 5.1 ± 0.32 cm, with the generative trees being 13.7 ± 0.71 m and 12.2 ± 0.56 cm, accordingly. Individuals of these groups have the habitus of single-stemmed (56.4% on the left and 73.3% on the right bank) and bush-like trees (See Fig. 3). *T. nasczokinii* is much smaller than both *T. sibirica* and *T. cordata*. The large part (58% on the left bank and 77% on the right) of *T. nasczokinii* trees has the vitality status "healthy" (See Fig. 4).

Thus, both *T. nasczokinii* populations are characterized by the normal ontogenetic structure with the complete left-handed spectrum. They are able to reproduce both by seeds and by vegetative organs. The existence of unique *T. nasczokinii* populations is possible only if the natural phytocenosis with its participation is preserved.

The article contains 4 Figures, 1 Table and 36 References.

Keywords: *Tilia nasczokinii*, relict populations, ontogenetic structure, clonality, habitus, vitality

Funding: The reported study was carried out within the framework of the basic project IL SB RAS-2021-2025 No. 0287-2021-0009 and supported by the Russian Foundation for Basic Research, Government of Krasnoyarsk Region, Krasnoyarsk Region Science and Technology Support Fund (Project No. 19-44-240006 p_a).

Acknowledgments: The authors express their sincere gratitude to the Researchers of Krasnoyarskie Stolby National Park Anastasia A. Knorre and Dana Yu. Polyanskaya and the Researcher of V.N. Sukachev Institute of Forest SB RAS Maria Ye. Konovalova for sharing information about *Tilia nasczokinii* populations' location.

For citation: Sedaeva MI, Ekart AK, Stepanov NV, Krivobokov LV, Kravchenko AN. Characteristics of isolated *Tilia nasczokinii* Stepanov (Tiliaceae) populations near Krasnoyarsk. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2022;57:28-45. doi: 10.17223/19988591/57/2. In Russian, English Summary

Введение

В Сибири род *Tilia* – реликтовый элемент флоры. Липа входила в состав широколиственных лесов, распространенных некогда сплошным поясом в Евразии [1, 2]. В настоящее время на территории Сибири она встречается в виде изолированных участков и рассматривается рядом авторов как *Tilia sibirica* Bayer [3]. В то же время другие авторы относят липу сибирскую к *Tilia cordata* Mill. [4] либо считают восточные популяции липы подвидом *Tilia cordata* subsp. *sibirica* (Fischer ex Bayer) Pigott [5]. Красноярские популяции липы описаны как самостоятельный вид – *Tilia nasczokinii* Stepanov [6]. В современной международной номенклатуре растений как *T. sibirica*, так и *T. nasczokinii* остаются неопределенными таксонами [7].

Наиболее крупный массив липы в Сибири расположен в Кемеровской области – государственный памятник природы «Липовый остров». Этому насаждению посвящен целый ряд исследований [8–11]. Кроме того, есть сведения и о других небольших малоизученных популяциях липы в Новосибирской, Кемеровской, Томской областях и в Алтайском крае [12, 13].

Самым удаленным восточным естественным местонахождением липы в Сибири являются окрестности Красноярска. Здесь липа описана еще в XIX в. Она указывалась для Частоостровской волости по берегам Енисея, на острове недалеко от устья реки Кача, по левому берегу в 18 км выше Красноярска, на правом берегу около поселка Базаиха [14]. На реликтовый характер местообитаний липы указывают факты нахождения среди её спутников в окрестностях Красноярска ряда неморальных реликтовых видов: *Anemonoides jenssenensis* (Korsh.) Holub, *Camptosorus sibiricus* Rupr., *Cardamine impatiens* L., *Viola dactyloides* Schult., *Circaea lutetiana* L., *C. caulescens* (Kom.) Nakai, *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Menispermum dauricum* DC, *Festuca extremiorientalis* Ohwi, *F. gigantea* (L.) Vill., *F. altissima* All., *Poa remota* Forsell., *Stachys sylvatica* L., *Alfredia cernua* (L.) Cass. *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv., *Veronica officinalis* L., *Asplenium trichomanes* L., *Elymus pendulinus* (Nevski) Tzvel. [14–17]. Недавними исследованиями установлена существенная генетическая дифференциация *T. nasczokinii* как от *T. cordata*, так и от *T. sibirica*, что подтверждает ее реликтовое происхождение [18, 19].

На сегодняшний день достоверно известно о двух малочисленных популяциях *T. nasczokinii* вблизи Красноярска. Первая находится на левом берегу Енисея на склоне хребта, расположенном между речками Караульная и Минжуль (левые притоки Енисея) и на прилегающем к нему Манском займище, которое представляет собой пологую надпойменную террасу, расположенную напротив устья реки Мана (правый приток Енисея). Вторая популяция находится на правом берегу Енисея в долине ручья Каштак (левый приток реки Базаиха – правого притока Енисея).

В правобережной популяции в долине Каштака в разные годы проводились многоплановые исследования [15]. В 2016 г. сотрудниками национального парка «Красноярские Столбы» заложена постоянная пробная

площадь по изучению ценопопуляции липы [20]. О левобережной популяции *T. nasczokinii* информации крайне мало. Последнее сообщение о примерном местонахождении здесь нескольких деревьев липы и об их состоянии относится к 1952 г. [21]. Более поздние сведения о существовании и сохранности левобережной популяции отсутствуют. До настоящего времени также оставалась неизвестной численность обеих популяций *T. nasczokinii*.

Цель данного исследования – определение численности, онтогенетической структуры и характера воспроизводства реликтовых популяций *T. nasczokinii* в окрестностях Красноярска, а также оценка размеров и жизненного состояния составляющих их особей.

Материалы и методики исследования

В 2019–2020 гг. авторами проведено обследование двух известных местонахождений *T. nasczokinii* в окрестностях Красноярска. На левом берегу Енисея растения липы обнаружены на высоте от 150 до 200 м над ур. м. в нижней части склона хребта крутизной 10° южной экспозиции между речками Караульная и Минжуль (от 55°57'34"N, 92°28'42"E до 55°57'53"N, 92°29'32"E) и на Манском займище (от 55°57'34"N, 92°28'07"E до 55°57'51"N, 92°30'10"E). На правом берегу Енисея липа произрастает в долине ручья Каштак (55°57'26"N, 92°46'41"E) в средней части юго-восточного склона крутизной 30° в пределах высот 280–340 м над ур. м.

Антропогенное воздействие в обследованных сообществах невелико, поскольку левобережная популяция находится в незаселенной труднодоступной для транспорта местности и удалена от границы города Красноярска на 15 км, правобережная входит в охранную зону национального парка «Красноярские Столбы».

Район исследований характеризуется резко континентальным климатом с большой годовой (33,7 °C) и суточной (1,6–8,3 °C) амплитудами колебаний температуры воздуха. По данным ближайшей метеостанции «Столбы», средняя годовая температура воздуха составляет –0,9 °C, абсолютный минимум –45 °C, абсолютный максимум +36 °C. Средняя дата последнего заморозка 29 мая, первого – 18 сентября. Продолжительность безморозного периода 111 дней, вегетационного периода – 138 дней [22]. Годовое количество осадков составляет 601 мм, большая часть их (454 мм) выпадает в теплое время года (4–10-й месяцы). Высота снежного покрова составляет от 12 до 56 см в разные годы [23]. Почвенный покров на Манском займище сформирован аллювиальной дерново-карбонатной оподзоленной среднесуглинистой почвой [24]. На склонах хребтов распространены горные серые лесные оподзоленные суглинистые почвы [25].

В правобережной популяции все растения липы сосредоточены на относительно небольшой площади (1,5 га), поэтому здесь произведен сплошной пересчет всех экземпляров. На левом берегу обследована площадь 370 га, в каждом месте обнаружения липы закладывалась учетная площадка. Всего заложено 8 учетных площадок размером от 20×20 до 100×250 м

(рис. 1) [26, 27], число крупных деревьев липы на них варьирует от 1 до 12, а подроста – от 5 до 96. По характеру надземной части в качестве счетной единицы принято либо одноствольное дерево, либо кустовидное многоствольное дерево, имеющее несколько стволов, возникших из спящих почек у основания материнского ствола [26] или на подземных плагиотропных побегах – ксилоризомах [28].

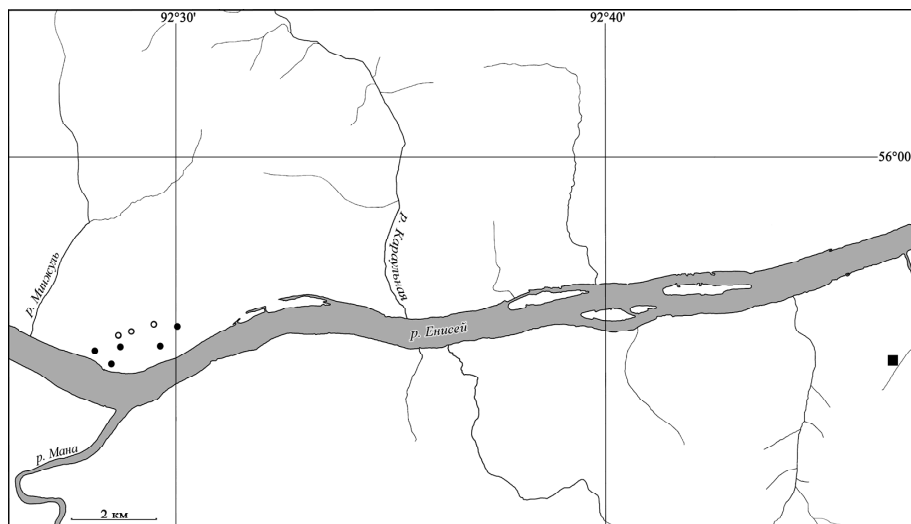


Рис. 1. Расположение учетных площадок в популяциях *Tilia nasczokinii* в окрестностях Красноярска

[Fig. 1. Location of record plots in *Tilia nasczokinii* populations near Krasnoyarsk]

- – долина ручья Каштак [Valey of the Kashtak brook];
- – Манское займище [Manskoye zaimeshe];
- – склон хребта [Ridge slope]

Характеристика фитоценозов с участием *T. nasczokinii* выполнена согласно методическим рекомендациям В.С. Ипатова и Д.М. Мирина [29]. В правобережной популяции геоботанические описания проведены на всей учетной площади, в левобережной – отдельно на склоне хребта и на Манском займище, поскольку эти участки отличаются по видовому составу фитоценозов. Все латинские названия растений приведены по С.К. Черепанову [3].

При изучении онтогенетической структуры выделены следующие группы особей: всходы (проростки текущего года, сохраняющие семядоли), ювенильные и имматурные (молодые неветвящиеся и ветвящиеся растения с несформированной кроной, когда боковые веточки расположены ниже 1 м), виргинильные (молодые деревца, имеющие сформированную крону, у которых ствол очищен от боковых ветвей выше 1 м, но не образующие генеративных органов), генеративные (взрослые плодоносящие деревья) и сенильные (старые отмирающие, утратившие способность к плодоношению) [26, 30].

У всех деревьев виргинильной и генеративной групп определено число стволов, их высота (для согнутых стволов – их длина) и диаметр на высоте 1,3 м с помощью мерной вилки и электронного высотомера «Haglof» (Швеция). У многоствольных деревьев в расчет приняты стволы с максимальной высотой. Кроме того, у всех деревьев этих групп произведена оценка жизненного состояния. Выделены здоровые, ослабленные и усыхающие деревья [31]. К здоровым отнесены деревья без внешних признаков ослабления, с нормальной густотой кроны и с не превышающей 10% поврежденностью листьев. К категории ослабленных – деревья с ажурной кроной, усыханием отдельных ветвей или части стволов, с повреждением от 10 до 60% листьев. К усыхающим – деревья с сильно изреженной или разрушенной кроной, усыханием крупных ветвей и целых стволов, с более чем 60% поврежденных листьев.

Для оценки вклада вегетативного и семенного размножения определены показатели клональности на основе анализа генотипов 11 полиморфных ядерных микросателлитных локусов в программе GenClone v2.0 [32]. Используемые локусы и методика их исследования описаны ранее [18]. Объем выборки составлял 77 особей разного возраста на левом берегу и 32 – на правом берегу Енисея. Определено число уникальных мультилокусных генотипов (МЛГ) G. Рассчитан индекс генотипического разнообразия $R = (G-1)/(N-1)$, где N – количество проанализированных особей [33]. Для описания клональной гетерогенности использован адаптированный для генетических исследований индекс Симпсона D^* [34]. Значения показателей R и D^* могут колебаться от 0, если популяция состоит из рамет одного клона, до 1, когда все особи генетически уникальны.

Результаты исследования и обсуждение

В результате обследования двух мест произрастания *T. nasczokinii* на левом и на правом берегу Енисея произведено общее геоботаническое описание фитоценозов, установлена численность популяций этого вида, охарактеризованы составляющие их особи и выявлены особенности расположения растений по площади.

В левобережной популяции на Манском займище и на склоне прилегающего хребта всего обнаружено 305 особей липы, из них 39 – деревья, входящие в состав древесного яруса, остальные растения относятся к подросту. Они произрастают по одному или группами до 7 крупных особей и от 5 до 96 шт. подроста. Расстояние между группами довольно велико – от 500 до 1 000 м.

На Манском займище растительность представлена сосняком осочково-мелкотравным. Древостой одноярусный, разновозрастный, сомкнутостью 0,55, высотой 16–22 м, сложен *Pinus sylvestris* L., с незначительной примесью *Betula pendula* Roth и *Larix sibirica* Ledeb. Подлесок разреженный, сомкнутостью в среднем 0,1, высотой 1–5 м, состоит из *Sorbus sibirica* Hedl., *Rosa acicularis* Lindl. Подрост представлен *Pinus sylvestris*, *Abies sibirica*

Ledeb., *Betula pendula*, *Picea obovata* Ledeb., *Populus tremula* L., *Larix sibirica*, *Tilia nasczokinii*. Травяной ярус включает 35 видов, четко на подъярусы не делится, высота его 10–40 см, проективное покрытие в среднем 35%. Преобладает *Carex macroura* Meinsh., содоминируют *Iris ruthenica* Ker Gawl., *Pyrola rotundifolia* L., *Equisetum pratense* Ehrh., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Viola uniflora* L. Мохово-лишайниковый покров слабо развит (общее проективное покрытие – 20%), слагают его, в основном, небольшие куртины *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al., *Dicranum polysetum* Sw.

На склоне хребта растёт сосново-березовый осочково-разнотравный лес. Древостой одноярусный, разновозрастный, сомкнутостью 0,6, высотой 14–24 м, сложен *Pinus sylvestris* и *Betula pendula*, с незначительной примесью *Populus tremula*, *Larix sibirica*, *Tilia nasczokinii*. Подлесок разреженный, сомкнутостью в среднем 0,05, высотой 1–5 м, слагают его *Sorbus sibirica*, *Rosa acicularis*, *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt, *Spiraea media* Franz Schmidt, *S. chamaedryfolia* L., *Salix taraikensis* Kimura, *Padus avium* Mill. В подросте присутствуют *Betula pendula*, *Picea obovata*, *Pinus sylvestris*, *P. sibirica*, *Populus tremula*, *Tilia nasczokinii*. Травяной ярус включает 60 видов, четко на подъярусы не делится, высотой 10–50 см, проективное покрытие его в среднем 45%. Явно выраженных доминантов нет, преобладают *Carex macroura*, *Iris ruthenica*, *Equisetum pratense*, *Calamagrostis obtusata* Trin., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. Мохово-лишайниковый покров на почве отсутствует, отдельные куртины мхов и лишайников, в основном, на валеже.

В правобережной популяции в долине Каштака всего произрастает 196 особей *T. nasczokinii*, 30 из них – относительно крупные деревья, остальные представлены подростом. Здесь липа входит в состав сосняка осочково-крупнотравного. Древостой одноярусный, разновозрастный, сомкнутостью 0,65, высотой 12–17 м, сложен *Pinus sylvestris*, в примеси *Betula pendula*, *Populus tremula* и *Tilia nasczokinii*. Подлесок разреженный, сомкнутостью 0,15, высотой 1–3 м, слагают его *Cotoneaster melanocarpus*, *Sorbus sibirica*, *Caragana arborescens* Lam., *Rosa majalis* Herrm., *R. acicularis*, *Rubus idaeus* L., *Spiraea chamaedryfolia*, *S. media*, *Crataegus sanguinea* Pall. Подрост представлен *Abies sibirica*, *Betula pendula*, *Picea obovata*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, *Tilia nasczokinii*. Травяной ярус многовидовой (80 видов), четко на подъярусы не делится, высота его – 25–50 см, проективное покрытие в среднем составляет 50%. Явно выраженных доминантов нет, преобладают *Carex macroura*, *Pteridium aquilinum*, *Brachypodium pinnatum*, *Rubus saxatilis* L., *Lathyrus frolovii* Rupr., *Iris ruthenica*. Мохово-лишайниковый покров не развит, отдельные куртины мхов и лишайников, в основном, на валеже.

Исследуемые популяции имеют схожую онтогенетическую структуру (рис. 2). Максимальное количество составляют ювенильные и имматурные растения (84% в левобережной и 77% в правобережной популяции). Наличие небольшого количества (2 и 8,2% соответственно) проростков текуще-

го года позволяет предположить, что в популяциях присутствуют семенные экземпляры молодых растений. Генеративных деревьев немного больше (7,2% в левобережной и 11,2% в правобережной популяции), чем виргинильных (6,3 и 4,1% соответственно). В левобережной популяции обнаружена одна сенильная особь, в правобережной популяции деревья этой группы отсутствуют. Ранее отмечалось, что для липы свойственно отсутствие сенильных экземпляров, поскольку деревья этого вида отмирают, не переставая плодоносить [28]. В связи с этим обе популяции можно охарактеризовать как полночленные, содержащие особи всех возрастных состояний [30], имеющие левосторонний онтогенетический спектр. Такие спектры характерны и для других видов лесных древесных растений [30, 35], в частности, для *T. cordata* в разных частях ее ареала [28].

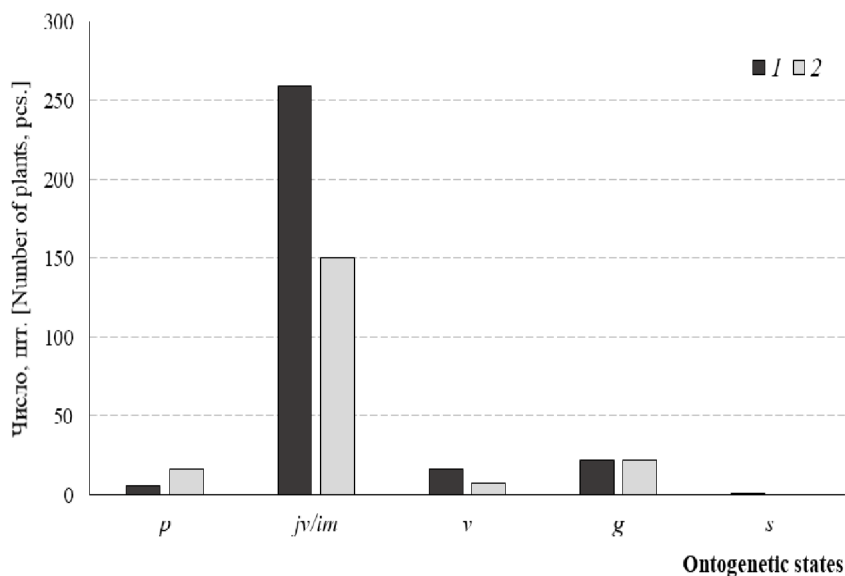


Рис. 2. Онтогенетическая структура популяций *Tilia nasczokinii*.

Онтогенетическое состояние: *p* – всходы текущего года; *jv/im* – ювенильное и имматурное; *v* – виргинильное; *g* – генеративное; *s* – сенильное.

Место произрастания: 1 – левый берег Енисея; 2 – правый берег Енисея

[Fig. 2. Ontogenetic structure of *Tilia nasczokinii* populations.

Ontogenetic states (X-axis): *p* - current year sprouts; *jv/im* - juvenile and immature;

v - virginile; *g* - reproductive; *s* - senile.

Site: 1 - Left bank of the Yenisei River; 2 - Right bank of the Yenisei River]

Возобновление в исследованных популяциях липы происходит как вегетативным, так и семенным путем. Индексы генотипического разнообразия (*R*) и клональной гетерогенности (*D**) составили соответственно 0,790 и 0,990 в левобережной, 0,581 и 0,987 в правобережной популяции (0,731 и 0,987 в целом для двух популяций). Полученные значения этих показателей свидетельствуют о том, что большинство проанализированных расте-

ний не являются частью клонов, а имеющиеся клоны представлены небольшим числом особей. Генотипическое разнообразие *T. nasczokinii* оказалось выше, чем у *T. sibirica* в Кемеровской области ($R = 0,661$), но несколько ниже, чем у *T. cordata* ($R = 0,938$) [11].

В левобережной популяции выявлен 61 уникальный МЛГ, из которых 10 (16,4%) имели от двух до пяти рамет. В правобережной из 19 МЛГ обнаружено три (15,8%) клона с двумя, пятью и девятью раметами. В обеих популяциях наблюдается существенный вклад (33,8% проанализированных особей в левобережной и 50% в правобережной популяции) вегетативного возобновления. Однако оно не является преобладающим по сравнению с семенным. Выявленное высокое генотипическое разнообразие показывает значительную роль семенного размножения в самоподдержании популяций *T. nasczokinii*. Для *T. cordata* приводилась большая доля вегетативных экземпляров: в центральной части ареала 77–80%, а в северо-восточной – 100% [28]. У *T. sibirica* в Кемеровской области отмечалось небольшое количество всходов – от 0,43 до 0,60–0,70 шт./м² [10]. В то же время близкие к полученным для *T. nasczokinii* значения доли вегетативных экземпляров у *T. sibirica* на территории «Липового острова» (42,5%) приводит S.A. Logan с соавт. [11]. Основной причиной, мешающей семенному возобновлению, эти авторы считают наличие высокого травостоя, который препятствует прорастанию семян и развитию всходов липы. По всей видимости, в окрестностях Красноярска под пологом среднесомкнутых сосновых насаждений сложились благоприятные условия для семенного воспроизводства *T. nasczokinii*, характеризующиеся достаточными показателями освещенности и влажности. Преобладание прегенеративных особей характеризует популяции как нормальные, способные к самоподдержанию [30]. Можно предположить, что при отсутствии нарушения местообитаний в дальнейшем численность генеративных особей будет возрастать.

Размеры деревьев виргинильной группы в обеих популяциях оказались очень близки (таблица), различия средних значений между популяциями незначительны при уровне значимости $p=0,05$. Деревья генеративной группы в левобережной популяции по высоте достоверно больше, чем в правобережной, а по диаметру они существенно не различаются. В целом для двух популяций виргинильные особи имели среднюю высоту $6,0 \pm 0,31$ м и диаметр ствола $5,1 \pm 0,32$ см, а генеративные – $13,7 \pm 0,71$ м и $12,2 \pm 0,56$ см соответственно. *T. nasczokinii* значительно уступает в размерах *T. cordata*, деревья которой в оптимальных условиях достигают 25–33 м в высоту и более 100 см в диаметре [4]. Лишь при произрастании липы сердцевидной во втором ярусе сосново-березовых лесов ее высота не превышает 10–15 м [28]. Растения *T. sibirica* также крупнее, чем *T. nasczokinii*. Так, деревья на территории «Липового острова» имеют высоту 20–30 м, а окружность ствола на высоте 1,3 м у них составляет от 90–95 до 154,9 см (отдельные экземпляры до 312 см), что в пересчете на диаметр ствола составляет 28,7–49,3 см (до 99,4 см) [9]. Различия в размерах, по-видимому, обусловлены как условиями произрастания, так и видовыми особенностями *T. nasczokinii*.

В 1932 г. на Манском займище М.М. Ильин обнаружил несколько экземпляров липы в виде «низкорослого нецветущего кустарника, представлявшего собой корневую поросль» [14]. Позднее у липы здесь было отмечено наличие плодоношения [21]. Наблюдения показали, что в настоящее время растения *T. nasczokinii* в этой популяции имеют габитус одноствольных (56,6%) и кустовидных (43,6%) деревьев (рис. 3). Отдельные экземпляры достигают почти 24 м в высоту и 20 см в диаметре (см. таблицу).

Характеристика деревьев *Tilia nasczokinii* в окрестностях Красноярска
[Characteristics of *Tilia nasczokinii* trees near Krasnoyarsk]

Место произрастания [Site]	Высота, м [Height, m]		Диаметр ствола на 1,3 м, см [Trunk diameter at 1.3 m, cm]		Число кустовидных деревьев, шт. / % [Number of bush-like trees, psc. / %]
	Виргинильные [Virginile]	Генеративные [Reproductive]	Виргинильные [Virginile]	Генеративные [Reproductive]	
Левый берег Енисея [Left bank of the Yenisei River]	6,1±0,28 4,0–8,0	14,5±0,64 6,0–23,7	5,2±0,39 3,2–8,6	12,9±0,55 5,7–20,1	17 / 43,6
Правый берег Енисея [Right bank of the Yenisei River]	5,6±1,03 4,0–9,0	11,6±0,74 5,0–20,7	4,8±0,60 3,5–6,4	11,1±0,58 7,0–18,2	8 / 26,7

Примечание. Вверху приведены средние значения и их ошибки, внизу – минимальные и максимальные значения.

[Note. Mean values and their errors are at the top; min and max values are at the bottom].



Рис. 3. Внешний вид кустовидного дерева *Tilia nasczokinii* на Манском займище (фото А.К. Экарт)

[Fig. 3. Habitus of the bush-like *Tilia nasczokinii* tree in Manskoye zaimishche. Photo by Alexandr Ekart]

Известно, что в долине ручья Каштак в начале 1950-х гг. пять крупных куртин липы обильно цвели и плодоносили. В высоту они были 8–12 м, диаметр составлял 6–18 см, одно дерево имело высоту 13 м и диаметр ствола 15–18 см [15, 21]. В 2016 г. для липы в данной популяции приводится средняя высота 8,3 (до 14) м и диаметр 7,6 (до 18,2) см [20]. Из таблицы видно, что в данной популяции растения *T. nasczokinii* представлены в основном одноствольными деревьями (73,3%) и к 2020 г. их размеры в среднем увеличились.

Большинство деревьев *T. nasczokinii* в обеих популяциях (58% на левом и 77% на правом берегу) можно отнести к категории «здоровые» (рис. 4). Исходя из этого, а также из того, что размеры деревьев в последние годы увеличились, а в онтогенетическом спектре преобладают ювенильные и имматурные растения, можно заключить, что в настоящее время условия окрестностей Красноярска благоприятны для произрастания липы.

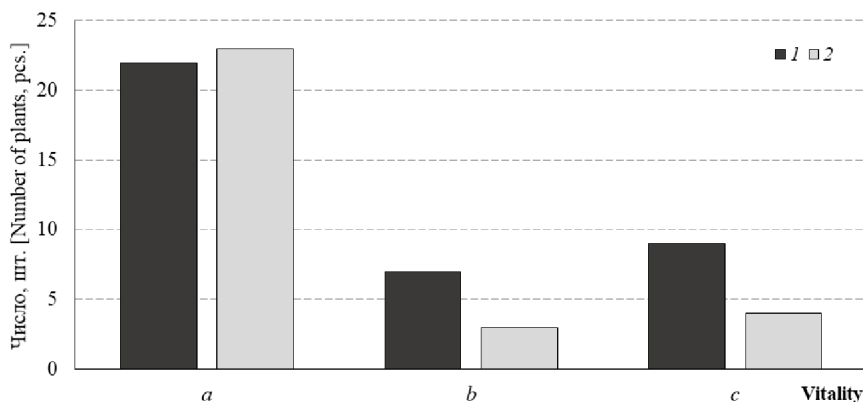


Рис. 4. Распределение деревьев *Tilia nasczokinii* по категориям жизненного состояния.

Жизненное состояние особей: *a* – здоровое; *b* – ослабленное; *c* – усыхающее.

Место произрастания: 1 – левый берег Енисея; 2 – правый берег Енисея

[Fig. 4. Distribution of *Tilia nasczokinii* trees according to their vitality.

Vitality (X-axis): *a* - healthy; *b* - depressed; *c* - drying.

Site: 1 - Left bank of the Yenisei River; 2 - Right bank of the Yenisei River]

Следует отметить, что в обеих популяциях некоторые деревья имеют стволы, согнутые в виде дуги (см. рис. 3). Такие согнутые стволы нередко касаются верхней частью поверхности земли и укореняются. Полностью лежащие стволы укореняются в нескольких местах, образуя новые побеги. Таким образом, усыхающие деревья липы могут давать начало куртинам и кустовидным деревьям вегетативного происхождения. Такая же особенность к укоренению побегов и стволов отмечалась у *T. cordata* и *T. sibirica* [28, 36].

Заключение

Две реликтовые популяции *T. nasczokinii* в окрестностях Красноярска имеют крайне низкую численность: на левом берегу Енисея – 305, на пра-

вом – 196 особей. Популяции характеризуются полночленной онтогенетической структурой с преобладанием особей прегенеративной группы, что в дальнейшем может способствовать увеличению численности этого вида. Генотипическое разнообразие *T. nasczokinii* оказалось выше, чем у *T. sibirica* в Кемеровской области, но несколько ниже, чем у *T. cordata*. В левобережной популяции у 77 проанализированных особей выявлен 61 уникальный МЛГ, из которых 10 имели от двух до пяти рамет. В правобережной у 32 особей обнаружено 19 МЛГ, три из которых являлись клонами с двумя, пятью и девятью раментами. Высокое генотипическое разнообразие свидетельствует о значительной роли семенного размножения, однако вклад вегетативного возобновления также существен. Таким образом, популяции *T. nasczokinii* способны к самоподдержанию как семенным, так и вегетативным путем. Взрослые растения имеют габитус одноствольных и кустовидных деревьев, большая часть которых являются здоровыми. По размерам *T. nasczokinii* значительно уступает как *T. sibirica*, так и *T. cordata*.

Устойчивое существование уникальных популяций *T. nasczokinii* возможно только при отсутствии нарушения фитоценозов с ее участием. Необходимы охрана, мониторинг и дальнейшее всестороннее изучение популяций липы Нащокина, поиск новых местонахождений и введение аборигенных растений в культуру.

Список источников

1. Крылов П.Н. Липа на предгорьях Кузнецкого Алатау // Известия Императорского Томского университета. 1891. Кн. 3, отд. 2. С. 1–40.
2. Hairs M., Komprdova K., Ermakov N., Chytry M. Modeling the Last Glacial Maximum environments for a refugium of Pleistocene biota in the Russian Altai Mountains, Siberia // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2015. Vol. 438. PP. 135–145. doi: [10.1016/j.palaeo.2015.07.037](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.07.037)
3. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. : Мир и семья-95, 1995. 991 с.
4. Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск : Изд-во СО РАН Филиал «Гео», 2012. 707 с.
5. Pigott C.D. Lime-trees and Basswoods: Biological Monograph of the Genus Tilia. New York : Cambridge University Press, 2012. 395 p.
6. Степанов Н.В. *Tilia nasczokinii* (Tiliaceae) – новый вид из окрестностей Красноярска // Ботанический журнал. 1993. Т. 78, № 3. С. 137–145.
7. World Flora Online. 2022. URL: <http://www.worldfloraonline.org> (дата обращения: 11.01.2022).
8. Novak J., Trotsiuk V., Sykora O., Svoboda M., Chytry M. Ecology of *Tilia sibirica* in a continental hemiboreal forest, southern Siberia: An analogue of a glacial refugium of broad-leaved temperate trees? // The Holocene. 2014. Vol. 24, Iss. 8. PP. 908–918. doi: [10.1177/0959683614534744](https://doi.org/10.1177/0959683614534744)
9. Ковригина Л.Н., Романова Н.Г., Тарасова И.В., Филиппова А.В. Состояние ценопопуляций *Tilia sibirica* Bayer, 1862 в Кемеровской области // Вестник Кемеровского государственного университета. 2015. Т. 3, № 4 (64). С. 31–34.
10. Куприянов А.Н., Куприянов О.А., Романова Н.Г. Условия появления всходов липы сибирской (*Tilia sibirica* Bayer) в естественных насаждениях // Проблемы региональной экологии. 2015. № 1. С. 24–27.

11. Logan S.A., Chytry M., Wolff K. Genetic diversity and demographic history of the Siberian lime (*Tilia sibirica*) // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 2018. № 33. PP. 9–17. doi: [10.1016/j.ppees.2018.04.005](https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.04.005)
12. Амелин И.И., Бляхарчук Т.А. Распространение липы сибирской (*Tilia sibirica* Bayer) в Кемеровской области // Вестник Томского государственного университета. 2016. № 2 (34). С. 30–52. doi: [10.17223/19988591/34/3](https://doi.org/10.17223/19988591/34/3)
13. Красная книга Алтайского края. Т. 1: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов / под ред. А.И. Шмакова, М.М. Силантьевой. Барнаул : Изд-во Алт. ун-та, 2016. 292 с.
14. Ильин М.М. О липе в окрестностях г. Красноярска // Ботанический журнал. 1934. Т. 19, № 4. С. 385–391.
15. Буторина Т.Н., Нашокин В.Д. Липа сибирская в заповеднике «Столбы» // Труды государственного заповедника «Столбы». 1958. Вып. II. С. 152–167.
16. Положий А.В., Крапивкина Э.Д. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1985. С. 47–49.
17. Степанов Н.В. Сосудистые растения Приенисейских Саян. Красноярск : Сиб. федер. ун-т, 2016. 252 с.
18. Ekart A.K., Larionova A.Ya., Kravchenko A.N., Semerikova S.A., Sedaeva M.I. Genetic structure and differentiation of relicts lime populations based on the analysis of variability of nuclear microsatellite loci // Russ. J. Gen. 2021. Vol. 57, № 8. PP. 920–927. doi: [10.1134/S1022795421070073](https://doi.org/10.1134/S1022795421070073)
19. Semerikova S.A., Ekart A.K. Analysis of chloroplast DNA variability confirms the existence of several pleistocene lime refugia in Southern Siberia // Russ. J. Gen. 2022. Vol. 58, № 4. PP. 393–403.
20. Полянская Д.Ю., Андреева Е.Б., Гончарова Н.В. Мониторинг *Tilia nasczokinii* Степанов в заповеднике «Столбы» // Научные исследования в заповедниках и национальных парках Южной Сибири. 2016. Вып. 6. С. 46–49.
21. Васильев И.В. Новые данные о липе в окрестностях Красноярска // Ботанический журнал. 1953. Т. 38, № 5. С. 737–742.
22. Справочник по климату СССР. Вып. 21: Красноярский край и Тувинская АССР. Ч. II: Температура воздуха и почвы. Л. : Гидрометеиздат, 1967. 504 с.
23. Справочник по климату СССР. Вып. 21: Красноярский край и Тувинская АССР. Ч. IV: Влажность воздуха, атмосферные осадки и снежный покров. Л. : Гидрометеиздат, 1969. 401 с.
24. Тарасов П.А., Иванов В.А. О пирогенном влиянии на почвы Караульного лесничества // Лесной и химический комплексы – проблемы и решения. Красноярск: материалы Всероссийской научно-практической конференции. Т. 1. Красноярск : СибГТУ, 2015. С. 40–43.
25. Коляго С.А. Почвы Красноярского государственного заповедника «Столбы» // Труды государственного заповедника «Столбы». 1967. Вып. 3. С. 197–247.
26. Полевая геоботаника / под ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. М.; Л. : Наука, 1964. Т. III. 531 с.
27. Методы изучения лесных сообществ / под ред. В.Т. Ярмишко, И.В. Лянгузова. СПб. : НИИХимии СПбГУ, 2002. 240 с.
28. Чистякова А.А. Большой жизненный цикл и фитоценотическая роль липы сердцевидной (*Tilia cordata* Mill.) в разных частях ареала: дис. ... канд. биол. наук. Москва: Московский государственный педагогический институт им. В.И. Ленина, 1978. 256 с.
29. Ипатов В.С., Мишин Д.М. Описание фитоценоза. Методические рекомендации : учеб.-метод. пособие. СПб. : СПб. гос. ун-т, 2008. 71 с.
30. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / под ред. А.А. Уранова, Т.И. Серебряковой. М. : Наука, 1976. 216 с.
31. Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51–57.

32. Arnaud-Haond S., Belkhir K. GenClon: a computer program to analyse genotypic data, test for clonality and describe spatial clonal organization // *Mol. Ecol.* 2007. № 7 (1). PP. 15–17. doi: [10.1111/j.1471-8286.2006.01522.x](https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01522.x)
33. Dorken M.E., Eckert C.G. Severely reduced sexual reproduction in northern populations of a clonal plant, *Decodon verticillatus* (Lythraceae) // *J. Ecol.* 2001. Vol. 89, № 3. PP. 339–350. doi: [10.1046/j.1365-2745.2001.00558.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00558.x)
34. Arnaud-Haond S., Duarte C.M., Alberto F., Serrao E.A. Standardizing methods to address clonality in population studies // *Mol. Ecol.* 2007. № 16 (24). PP. 5115–5139. doi: [10.1111/j.1365-294X.2007.03535.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03535.x)
35. Коновалова М.Е., Собачкин Д.С. Структура ценопопуляций ключевых видов горно-таежных кедровников Восточного Саяна // *Вестник Томского государственного университета. Биология.* 2020. № 52. С. 71–84. doi: [10.17223/19988591/52/4](https://doi.org/10.17223/19988591/52/4)
36. Баранник Л.П., Егоров В.Н. Биоэкологические особенности демутиации деградированных древостоев липы сибирской // *Сибирский экологический журнал.* 2007. Т. 14, № 3. С. 421–424.

References

1. Krylov P.N. Lipa na predgor'yah Kuznetskogo Alatau [Lime tree in the foothills of the Kuznetsk Alatau]. *Izvestiya Imperatorskogo Tomskogo universiteta*. 1891. Book. 3. Otd. 2. pp. 1-40. In Russian.
2. Hairs M., Komprdova K., Ermakov N., Chytry M. Modeling the Last Glacial Maximum environments for a refugium of Pleistocene biota in the Russian Altai Mountains, Siberia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2015;438:135-145. doi: [10.1016/j.palaeo.2015.07.037](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.07.037)
3. Cherepanov S.K. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nyh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) [Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)]. St. Petersburg: Mir & Sem'ya-95 Publ.; 1995. 991 p. In Russian.
4. Koropachinskiy I.Yu., Vstovskaya T.N. Woody plants of the Asian part of Russia. Novosibirsk: Academic Publishing House "Geo" Publ.; 2012. 707 p. In Russian
5. Pigott C.D. Lime-trees and basswoods: biological monograph of the genus *Tilia*. New York: Cambridge University Press; 2012. 395 p.
6. Stepanov N.V. *Tilia nasczokinii* (Tiliaceae) – new species from the neighbourhood of Krasnoyarsk. *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 1993;78(3):137-145. In Russian
7. *World Flora Online*, 2019. Available at: <http://www.worldfloraonline.org> (accessed: 11.01.2022).
8. Novak J., Trotsiuk V., Sykora O., Svoboda M., Chytry M. Ecology of *Tilia sibirica* in a continental hemiboreal forest, southern Siberia: An analogue of a glacial refugium of broad-leaved temperate trees? *The Holocene*. 2014;24(8):908-918. doi: [10.1177/0959683614534744](https://doi.org/10.1177/0959683614534744)
9. Kovrigina L.N., Romanova N.G., Tarasova I.V., Filippova A.V. The condition of coenotic population of *Tilia sibirica* Bayer, 1862 in Kemerovo region. *Vestnik Kemerovskogo gosudarstvennogo universiteta = Bulletin of Kemerovo State University*. 2015;3-4(64):31-34. In Russian
10. Kupriyanov A.N., Kupriyanov O.A., Romanova N.G. The conditions for the emergence of *Tilia sibirica* Bayer in natural stands. *Problemy regional'noy ekologii = Regional Environmental Issues*. 2015;1:24-27. In Russian
11. Logan S.A., Chytry M., Wolff K. Genetic diversity and demographic history of the Siberian lime (*Tilia sibirica*). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 2018;33:9-17. doi: [10.1016/j.ppees.2018.04.005](https://doi.org/10.1016/j.ppees.2018.04.005)
12. Amelin I.I., Blyakharchuk T.A. Distribution of Siberian linden (*Tilia sibirica* Bayer) in Kemerovo oblast. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;2(34):30-52. doi: [10.17223/19988591/34/3](https://doi.org/10.17223/19988591/34/3) In Russian, English Summary

13. *Krasnaya kniga Altayskogo kraya*. T. 1. Redkie i nahodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy rasteniy i grivov [The Red Data Book of Altai region. Vol. 1. Rare and endangered species of plants and fungi]. Shmakov AI and Silant'eva MM, editors. Barnaul: Altai State University Publ.; 2016. 292 p. In Russian
14. Il'in MM. O lipe v okrestnostyah g. Krasnoyarska [On lime on the outskirts of Krasnoyarsk]. *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 1934;19(4):385-391. In Russian
15. Butorina TN, Nashchokin VD. Lipa sibirskaya v zapovednike «Stolby» [Siberian lime in Stolby national park]. *Trudy gosudarstvennogo zapovednika «Stolby» = Proceedings of the state reserve "Stolby"*. 1958;2:152-167. In Russian
16. Polozhii AV, Krapivkina ED. Relikty tretichnyh shirokolistvennyh lesov vo flore Sibiri [Relics of tertiary broad-leaf forests in siberian flora]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 1985. 156 p. In Russian
17. Stepanov NV. Sosudistye rasteniya Prieniseyskikh Sayan [Vascular plants of the Yenisei Sayan]. Krasnoyarsk: Siberian Federal University Publ.; 2016. 252 p. In Russian
18. Ekart AK, Larionova AY, Kravchenko AN, Semerikova SA, Sedaeva MI. Genetic structure and differentiation of relicts lime populations based on the analysis of variability of nuclear microsatellite loci. *Russian Journal of Genetics*. 2021;57(8):920-927. doi: [10.1134/S1022795421070073](https://doi.org/10.1134/S1022795421070073)
19. Semerikova SA, Ekart AK. Analysis of chloroplast DNA variability confirms the existence of several pleistocene lime refugia in Southern Siberia. *Russian Journal of Genetics*. 2022;58(4):393-403.
20. Polyanskaya DY, Andreeva EB, Goncharova NV. Monitoring *Tilia nasczokinii* Stepanov v zapovednike «Stolby» [Monitoring of *Tilia nasczokinii* Stepanov in Stolby national park]. *Nauchnye issledovaniya v zapovednikah i natsional'nyh parkah Yuzhnoy Sibiri* [Scientific research in reserves and national parks of South Siberia]. 2016;6:46-49. In Russian
21. Vasil'ev IV. Novye dannye o lipe v okrestnostyah Krasnoyarska [New data on lime on the outskirts of Krasnoyarsk]. *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 1953;38(5):737-742. In Russian
22. *Spravochnik po klimatu SSSR*. Vyp. 21: Krasnoyarskiy kray i Tuvinskaya ASSR. Chast' II: Temperatura vozduha i pochvy [Reference book on the climate of the USSR. Vol. 21. Krasnoyarsk krai and Tuva ASSR. Part II. Air and soil temperature]. Bahtin NP, editor. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ.; 1967. 504 p. In Russian
23. *Spravochnik po klimatu SSSR*. Vyp. 21: Krasnoyarskiy kray i Tuvinskaya ASSR. Chast' IV: Vlazhnost' vozduha, atmosferynye osadki i snezhnyy pokrov [Reference book on the climate of the USSR. Vol. 21. Krasnoyarsk krai and Tuva ASSR. Part IV. Air humidity, precipitations and snow cover]. Rogovskaya EG, editor. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ.; 1969. 401 p. In Russian
24. Tarasov PA, Ivanov VA. O pirogenom vliyani na pochvy Karaul'nogo lesnichestva [On the pyrogenic effect on the soils of the Karaul forestry]. In: *Lesnoy i himicheskii kompleksoy - problemy i resheniya*. Materialy Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konf. T. 1 [Forest and chemical complexes - problems and solutions. Proc. of the Sci-Pr. Conf. Vol. 1]. Krasnoyarsk: Sib. St. Technol. Univ. Publ.; 2015. pp. 40-43. In Russian
25. Kolyago SA. Pochvy Krasnoyarskogo gosudarstvennogo zapovednika «Stolby» [Soils of the Stolby Krasnoyarsk natural park]. *Trudy gosudarstvennogo zapovednika "Stolby"* [Proceedings of Stolby National Nature Reserve]. 1967;3:197-247. In Russian
26. *Polevaya geobotanika* [Field Geobotany]. Vol. 3. Lavrenko EM and Korchagina AA, editors. Moscow, Leningrad: Nauka Publ.; 1964. 531 p. In Russian
27. *Metody izucheniya lesnykh soobshchestv* [Methods for forest community study]. Yarmishko VT and Lyanguzova IV, editors. St. Petersburg: NIIHimii St. Petersburg St. Univ. Publ.; 2002. 240 p. In Russian
28. Chistyakova AA. Bol'shoy zhiznennyy tsikl i fitotsenoticheskaya rol' lipy serdtsevidnoy (*Tilia cordata* Mill.) v raznykh chastyakh areala [Long life cycle and phytocenotic role of

- the small-leaved lime (*Tilia cordata* Mill.) in different parts of its area. CandSci. Dissertation, Biology]. Moscow: VI. Lenin Moscow State Pedagogical Institute; 1978. 256 p. In Russian
29. Ipatov VS, Mirin DM. Opisanie fitotsenoza. Metodicheskie rekomendatsii. Uchebnometodicheskoe posobie [Description of phytocoenosis. Methodical recommendations. Guide]. St. Petersburg: St. Petersburg State University, Department of Geobotany and Vegetation Ecology Publ.; 2008. 71 p. In Russian
 30. *Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnye ponyatiya i struktura)* [Plant coenopopulations (basic concepts and structure)]. Uranov AA and Serebryakova TI, editors. Moscow: Nauka Publ.; 1976. 216 p. In Russian
 31. Alekseev VA. Diagnostika zhiznennogo sostoyaniya derev'ev i drevostoev [Diagnosis of the life state of trees and tree stands]. *Lesovedenie* = *Russian Forest Sciences*. 1989;4:51-57. In Russian
 32. Arnaud-Haond S, Belkhir K. GenClon: a computer program to analyse genotypic data, test for clonality and describe spatial clonal organization. *Mol. Ecol.* 2007;7(1):15-17. doi: [10.1111/j.1471-8286.2006.01522.x](https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01522.x)
 33. Dorken ME, Eckert CG. Severely reduced sexual reproduction in northern populations of a clonal plant, *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *J. Ecol.* 2001;89(3):339-350. doi: [10.1046/j.1365-2745.2001.00558.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00558.x)
 34. Arnaud-Haond S, Duarte CM, Alberto F, Serrao EA. Standardizing methods to address clonality in population studies. *Mol. Ecol.* 2007;16(24):5115-5139. doi: [10.1111/j.1365-294X.2007.03535.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03535.x)
 35. Konovalova ME, Sobachkin DS. Cenopopulation structure of the key species in Siberian Pine mountain-taiga forests of the East Sayan mountains. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2020;52:71-84. doi: [10.17223/19988591/52/4](https://doi.org/10.17223/19988591/52/4) In Russian, English Summary
 36. Barannik LP, Egorov VN. Bioecological Feature of Demutation of the Degraded Stand of Siberian Linden. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal* = *Siberian Journal of Ecology* 2007;17(3):421-424.

Информация об авторах:

Седаева Мария Ильинична, канд. биол. наук, м.н.с. лаборатории лесной генетики и селекции Института леса им. В.Н. Сукачева – Обособленного подразделения Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН» (Россия, 660036, г. Красноярск, Академгородок, 50/28).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4089-1691>

E-mail: msedaeva@ksc.krasn.ru

Экарт Александр Карлович, канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории лесной генетики и селекции Института леса им. В.Н. Сукачева – Обособленного подразделения Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН» (660036, г. Красноярск, Россия, Академгородок, 50/28).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8106-596X>

E-mail: aekart@yandex.ru

Степанов Николай Витальевич, д-р биол. наук, доцент, профессор кафедры наземных и водных экосистем Сибирского федерального университета (660041, г. Красноярск, Россия, пр-т Свободный, 79).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0692-8796>

E-mail: stepanov-nik@mail.ru

Кривобок Левонид Владиленич, канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории фитоценологии и лесного ресурсосведения Института леса им. В.Н. Сукачева – Обособленного подразделения Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН» (660036, г. Красноярск, Россия, Академгородок, 50/28).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4105-6281>

E-mail: leo_kr@mail.ru

Кравченко Анна Николаевна, канд. биол. наук, н.с. лаборатории лесной генетики и селекции Института леса им. В.Н. Сукачева – Обособленного подразделения Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН» (660036, г. Красноярск, Россия, Академгородок, 50/28).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4436-7942>

E-mail: kravchenko-anna.n@yandex.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Sedaeva Maria I, Cand. Sci. (Biol.), Junior Researcher, Laboratory of Forest Genetics and Breeding, VN Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 50/28 Akademgorodok, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4089-1691>

E-mail: msedaeva@ksc.krasn.ru

Ekart Alexandr K, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Forest Genetics and Breeding, VN Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 50/28 Akademgorodok, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8106-596X>

E-mail: aekart@yandex.ru

Stepanov Nikolay V, Professor, Dr. Sci. (Biol.), Siberian Federal University, 79 Svobodny Ave., Krasnoyarsk 660041, Russian Federation.

E-mail: stepanov-nik@mail.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0692-8796>

Krivobokov Leonid V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Phytocenology and Forest Resources Science, VN Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 50/28 Akademgorodok, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4105-6281>

E-mail: leo_kr@mail.ru

Kravchenko Anna N, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Forest Genetics and Breeding, VN Sukachev Institute of Forest, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 50/28 Akademgorodok, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4436-7942>

E-mail: kravchenko-anna.n@yandex.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*поступила в редакцию 09.09.2021 г.; повторно 28.01.2022 г.;
принята 17.02.2022 г.; опубликована 20.05.2022 г.*

*Received 09 September 2021; Revised 28 January 2022;
Accepted 17 February 2022; Published 20 May 2022.*