
БОТАНИКА

УДК 581.15:582.475.2

А.П. Барченков

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТВЕННИЦЫ В СЕВЕРНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ (СТАНОВОЕ НАГОРЬЕ)

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Президиума РАН (Программа «Динамика генофондов растений, животных и человека»), СО РАН (проект № 5.18), РФФИ-ККФН (проект № 07-04-96822), РФФИ (проект № 06-04-48052), грант РФФИ № 08-04-00084.

Аннотация. *Представлены результаты исследования изменчивости морфологических признаков лиственницы в Становом нагорье. Выявлены два экотипа, достоверно различающихся по количественным признакам генеративных органов и некоторым особенностям вегетативного строения. Один экотип характеризуется небольшими размерами генеративных органов, столбовидной кроной, трещиноватой текстурой коры и произрастает в горном поясе, другой формируется в поймах рек и котловин и является более крупношишечным с раскидистой кроной и долго сохраняющейся чешуйчатой корой. Основной фактор, вызывающий дифференциацию этих экотипов, – высотная поясность, определяющая фитоценотические и климатические условия произрастания популяции.*

Ключевые слова: *Larix gmelinii*, экотип, высотная поясность, фитоценотические условия, Становое нагорье, экологическая изменчивость.

Изменчивость лиственницы в лесах Станового нагорья до сих пор остается малоизученной, несмотря на то, что основу лесного фонда данной территории составляют преимущественно насаждения и редколесья из лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.), занимающие 93–98% всей лесопокрытой площади.

Становое нагорье протянулось от северной оконечности оз. Байкал до р. Алдан, где граничит с Алданским щитом. Этот горный район представляет собой восточный участок молодого сводового поднятия, отличительной особенностью которого является очень высокая активность современных тектонических движений. Молодой рельеф представлен чередованием высоких монолитных хребтов с глубокими котловинами. Климат нагорья суровый, резко континентальный, среднегодовая температура воздуха от $-5\dots-7^{\circ}\text{C}$ в широких и низких котловинах до -12°C в высокогорных долинах. Годовое количество осадков – от 300 до 1200 мм, в зависимости от высоты над уровнем моря [1].

Из-за неоднородности рельефа и контрастных экологических условий произрастания лиственница Гмелина формирует широкий спектр фенотипических форм: от крупных деревьев высотой до 30 м, произрастающих в основном в поймах рек, до стланиковых форм в самых суровых местообитаниях на верхней границе лесов. Поэтому данный район может являться перспективным для изучения как фенотипической, так и генетической изменчивости

лиственницы. Цель данной работы – анализ внутривидовой и межвидовой изменчивости морфологических признаков лиственницы Гмелина в Становом нагорье.

Объекты и методы исследования

В ходе исследования было изучено два экотипа лиственницы, наиболее распространенных в исследуемом районе. Эти экотипы представлены популяцией, расположенной в среднегорном поясе хребта Удокан (район Чарской котловины) в лиственничнике рододендроновом на высоте 950 м над ур. м., и популяцией, произрастающей в пойме реки Куанда (Муйско-Куандинская долина) в лиственничнике грушанково-мшистом на высоте 554 м над ур. м. Лесоводственные характеристики изученных насаждений представлены в табл. 1.

Таблица 1

Лесоводственные характеристики изученных насаждений

| Экотип | Высота над ур. м., м | Тип леса | Бонитет | Класс возраста | Полнота древостоя | Условия произрастания |
|---------------|----------------------|--------------------|---------|----------------|-------------------|-----------------------|
| Горные леса | 950 | Рододендроновый | Va | VI–VII | 0,2 | Хребет Удокан |
| Долинные леса | 554 | Грушанково-мшистый | V | VII–IX | 0,2 | Пойма р. Куанда |

Изменчивость изучалась по таким признакам, как длина и ширина шишек, число семенных чешуй в шишке, форма края семенной чешуи, размер семян, масса 1000 семян и показатели посевных качеств семян, форма кроны, текстура коры, длина хвои, число хвоинок в пучке. Вариация количественных признаков определялась методами математической статистики и оценивалась по шкале С.А. Мамаева [2]. Показатели посевных качеств семян определялись рентгенографическим методом [3].

Кроме того, были использованы обширные материалы о лесах Станового нагорья, полученные Читинской лабораторией Института леса и древесины СО АН СССР в 1963–1967 гг.

Результаты и их обсуждение

Изменчивость генеративных органов

Морфометрические признаки шишек. В большинстве исследований изменчивости лиственницы особое внимание уделяется характеристике морфологических признаков генеративных органов, поскольку данные признаки имеют важное таксономическое и филогенетическое значение [4–14 и др.]. Установлено, что факторами их изменчивости являются не только генетические особенности отдельных деревьев и популяций, но и экологические условия произрастания.

Индивидуальная изменчивость размеров шишек и числа семенных чешуй в шишке в исследуемых популяциях проявляется преимущественно на низком уровне ($Cv=6,7-11\%$) (табл. 2). Существенных различий в характере внутривидовой вариации этих признаков между экотипами не наблюдалось.

Таблица 2

Изменчивость морфометрических признаков шишек

| Экотип | Длина шишек, мм | | Ширина шишек, мм | | Число семенных чешуй в шишке, шт. | |
|--------------|------------------|----------|------------------|----------|-----------------------------------|----------|
| | $X_{cp} \pm m_x$ | $Cv, \%$ | $X_{cp} \pm m_x$ | $Cv, \%$ | $X_{cp} \pm m_x$ | $Cv, \%$ |
| Среднегорный | 14,9±0,2 | 7,7 | 11,2±0,2 | 8,1 | 14,4±0,3 | 11,0 |
| Пойменный | 16,8±0,2 | 6,7 | 12,8±0,2 | 9,2 | 16,0±0,3 | 10,9 |

Примечание. Здесь и далее X_{cp} – среднее значение признака на пробной площади; m_x – ошибка среднего; Cv – коэффициент вариации признака.

Межпопуляционная изменчивость морфометрических признаков шишек определяется высотной поясностью и проявляется в снижении их средних показателей по мере увеличения высоты расположения популяции над уровнем моря. Например, наименьшие значения размеров шишек и числа семенных чешуй в них были установлены в среднегорной популяции. Эти значения достоверно ($t_{st}=4-6,3$ при $p=0,05$) отличаются от таковых, полученных в пойме р. Куанда. При этом размеры шишек в пойменной популяции и популяций, произрастающих на юге Забайкалья, практически не отличаются ($t_{st}=0,8-2$ при $p=0,05$) [9]. Среднегорная популяция близка по значениям к популяциям из Эвенкии ($t_{st}=1,3-2,3$ при $p=0,05$), исследованным нами ранее [15]. Помимо морфологических различий, неоднородность между северными и южными климатипами лиственницы Гмелина подтверждается и на генетическом уровне [16]. Можно предположить, что Становое нагорье является пограничным ландшафтом между северными и забайкальскими климатипами лиственницы Гмелина. Забайкальский (более теплолюбивый) климатип занимает днища котловин и поймы рек, а приспособленный к более суровым условиям произрастания северный климатип располагается на склонах гор.

Индивидуальная изменчивость размеров семян имеет большую амплитуду по сравнению с размерами шишек. По длине крылатки семени в среднегорной популяции вариация достигает повышенного уровня ($Cv=23,2\%$). Изменчивость длины семени и длины семени с крылаткой соответствует среднему уровню (табл. 3).

Таблица 3

Изменчивость размеров семян лиственницы, мм

| Экотип | Длина семени с крылаткой | | Длина крылатки | | Длина семени | |
|--------------|--------------------------|----------|------------------|----------|------------------|----------|
| | $X_{cp} \pm m_x$ | $Cv, \%$ | $X_{cp} \pm m_x$ | $Cv, \%$ | $X_{cp} \pm m_x$ | $Cv, \%$ |
| Среднегорный | 8,3±0,2 | 15,7 | 5,4±0,2 | 23,2 | 2,9±0,1 | 16,6 |
| Пойменный | 9,5±0,3 | 14,8 | 6,3±0,2 | 17,8 | 3,1±0,1 | 20,3 |

Географическая изменчивость размеров семян проявляется аналогично размерам шишек. При увеличении высоты расположения популяции размеры семян уменьшаются.

Еще одним важным диагностическим признаком является форма края семенной чешуи. Для лиственницы Гмелина характерна выемчатая и прямая формы края семенной чешуи, тогда как у лиственницы сибирской преобладают особи с округлой формой края [11].

При изучении внутривидовой изменчивости формы края семенной чешуи в исследуемых популяциях лиственницы Гмелина обнаружены особи как с выемчатой, так и с прямой формой. Встречаемость особей с прямой формой края семенной чешуи в обеих популяциях не превышает 10–13%. Чаще в популяциях лиственницы Гмелина встречаются деревья с выемчатой или слабо-выемчатой формой края семенной чешуи (87–90%). Каких-либо закономерностей в пространственном размещении деревьев с той или иной формой края семенной чешуи не обнаружено. В литературе указывается, что абсолютное преобладание особей с прямой формой края семенной чешуи было обнаружено лишь в затронутых гибридизацией популяциях лиственницы Гмелина у западной границы ее ареала [11]. В других районах ареала в основном распространены деревья с выемчатой формой края семенной чешуи, встречаемость прямой формы в этих популяциях обычно не превышает 20%. На этом основании можно предположить, что прямая форма края семенной чешуи имеет гибридное происхождение.

На основании вышесказанного можно заключить, что в Становом нагорье встречаются две экологические формы лиственницы, достоверно различающиеся по количественным признакам генеративных органов и сходные по качественным: пойменная форма, произрастающая в поймах рек и днищах котловин, и горная, занимающая склоны гор.

Показатели качества семян. Как и у других древесных пород, у лиственницы изменчивость показателей качества семян тесно связана с климатическими условиями того или иного района произрастания. Так, например, была установлена зависимость массы семян от суммы эффективных температур [17]. Авторы указывают, что с повышением суммы температур до 300° масса семян увеличивается на 1 г. Таким образом, в условиях холодного климата формируются древостои с мелкими семенами, а по мере повышения температуры масса семян увеличивается. Такая зависимость от температурного режима является одной из основных причин географической изменчивости массы семян.

В горных ландшафтах географическая изменчивость показателей качества семян подчиняется высотной поясности. По нашим данным, в Становом нагорье при увеличении высоты произрастания популяции показатели качества семян снижаются (табл. 4, 5). Такая же зависимость была установлена для популяций лиственницы сибирской в высокогорных лиственничниках Алтая и Тувы [18].

Одной из основных причин низкого качества семян в горных популяциях является недостаточное развитие зародыша семени. При исследовании горных климатипов лиственницы обнаружен большой процент (30–60%) семян,

зародыш которых не достигает нормального размера [18]. Недостаточное развитие зародыша в семени резко снижает его жизнеспособность. Семена, в которых зародыш занимает всего $\frac{1}{4}$ эмбрионального канала, вообще являются нежизнеспособными и не прорастают [3]. В исследованной нами горной популяции до 28% семян с одного дерева имели неразвитый зародыш.

Таблица 4

Изменчивость массы 1000 семян лиственницы, г

| Экотип | Общая масса 1000 семян | | Масса 1000 полнозернистых семян | |
|--------------|------------------------|----------|---------------------------------|----------|
| | $X_{cp} \pm m_x$ | $Cv, \%$ | $X_{cp} \pm m_x$ | $Cv, \%$ |
| Среднегорный | 2,1±0,1 | 17,1 | 2,7±0,1 | 15,9 |
| Пойменный | 2,8±0,1 | 13,9 | 3,5±0,1 | 14,3 |

Таблица 5

Изменчивость показателей посевных качеств семян, %

| Экотип | Энергия прорастания | | Жизнеспособность | | Полнозернистость | |
|--------------|---------------------|------|------------------|------|------------------|------|
| | $X_{cp} \pm m_x$ | Cv | $X_{cp} \pm m_x$ | Cv | $X_{cp} \pm m_x$ | Cv |
| Среднегорный | 23,5±1,6 | 37,2 | 24,2±1,6 | 36,9 | 38,9±1,8 | 25,0 |
| Пойменный | 30,6±2,0 | 35,7 | 31,3±2,0 | 35,6 | 42,3±2,7 | 34,8 |

Изменчивость вегетативных органов

Форма кроны. Наиболее распространенными для лиственницы являются яйцевидно-пирамидальная и пирамидальная формы кроны, а в старших возрастных классах – цилиндрическая и продолговато-яйцевидная [4, 19]. Однако каждая из этих форм сильно варьирует в деталях очертания, характере ветвления, густоте и пр. Этот признак в значительной степени зависит от возраста и условий роста дерева, поэтому оценить его генетическую обусловленность очень трудно. Однако имеются многочисленные сведения о наследуемости этого признака [20–22 и др.].

По мнению некоторых исследователей, форма кроны может служить диагностическим признаком в систематике лиственниц Восточной Сибири [23]. Лиственница сибирская имеет крону конусообразной формы, а лиственница Гмелина – усеченную на верхушке с широко распростертыми ветвями.

В исследуемом районе морфологическое разнообразие лиственницы по форме кроны обусловлено преимущественно высотной поясностью, которая определяет фитоценотические и климатические условия произрастания популяции. На склонах Станового нагорья встречается 5 основных форм кроны лиственницы Гмелина: овальная (узко- и широкоовальная); яйцевидная (обратнойяйцевидная); пирамидальная; елевидная; столбовидная. Встречается также продолговатая крона с косо вверх направленными ветвями. Кроме того, перестойные деревья формируют ширококолонновидную и неправильно-кустистую кроны. В пойменных лиственничниках встречаются преимущественно деревья с овальной кроной. С увеличением абсолютной высоты произ-

растания форма кроны меняется от яйцевидной до столбовидной. В подгольцовых лиственничных редколесьях часто встречаются также флагообразные ветровые формы крон.

Кроме того, у лиственниц в Чарской котловине почти повсеместно отмечено формирование вторичной столбовидной кроны. Несмотря на то, что данная форма уже была описана для деревьев, растущих на каменистых склонах у верхней границы лесов (подгольцовые лиственничные редколесья) [19], Л.К. Поздняков указывает ее для лишайниковых лиственничников подгорных шлейфов, но причины ее формирования до сих пор полностью не определены [10]. Н.В. Дылис считает происхождение столбовидной кроны загадочным и не связанным с фитоценоотическими условиями, т.к. она встречается в разреженных древостоях [4]. По материалам исследований Читинской лаборатории Института леса можно заключить, что вторичная столбовидная форма кроны у деревьев лиственницы формируется в разреженных древостоях под влиянием неблагоприятных климатических условий.

В сомкнутых лесах резкие колебания температур, свойственные климату котловины, сглаживаются, условия для развития растительности здесь более благоприятные. Разреженные лиственничники не могут смягчить суровых условий, благодаря чему сучья первичных крон деревьев, составляющих эти древостои, повреждаются морозами и отмирают, стимулируя возникновение вторичных крон. Это подтверждается отсутствием столбовидных крон у лиственниц, формирующих густые пойменные древостои. Чаще всего деревья с вторичной столбовидной кроной встречаются в подгольцовых редколесьях. Своим возникновением вторичные столбовидные кроны лиственницы Гмелина обязаны способности старых брахибластов и спящих почек на ее стволах и ветвях образовывать ауксибласты и давать начало новым ветвям.

Текстура коры. В горах и котловинах Станового нагорья по характеру растрескивания можно выделить следующие формы коры лиственницы: чешуйчатую, продольно-трещиноватую и соснообразную. Переход от первой формы к третьей осуществляется по мере увеличения высоты ствола. Часто в нижней, более старой, части ствола кора бывает продольно-трещиноватой, а в верхней, более молодой, – чешуйчатой. Зависимость от условий произрастания выражается в различных сроках изменения характера растрескивания корки. В наиболее благоприятных условиях пойменных лиственничников чешуйчатая кора сохраняется на стволах 50–80-летних деревьев. В среднегорье процесс образования продольно-трещиноватой коры начинается с 15–20-летнего возраста, поэтому практически у всех деревьев этой популяции отмечена продольно-трещиноватая кора.

Характер растрескивания коры является результатом радиального роста дерева. Деревья, имеющие наибольший прирост по диаметру, образуют чешуйчатую кору. Замедление роста приводит к образованию продольно-трещиноватой коры. Наконец, почти полная приостановка роста в толщину у перестойных деревьев влечет за собой образование соснообразной коры. Если же прирост по диаметру постоянен, но имеет ничтожную величину, как в подгольцовых редколесьях, то образуется плотная трещиноватая кора с небольшими блоками.

Длина хвои и число хвоинок в пучке. Хвоя – самый чувствительный орган, быстро реагирующий на условия окружающей среды и определяющий рост и развитие других органов растения. Несмотря на значительную экологическую обусловленность, внутривидовая вариация длины хвои и числа хвоинок в пучке, как в среднегорной, так и в пойменной популяциях, не превышает среднего уровня (табл. 6). При этом проявляются четко выраженные межпопуляционные различия по длине хвои в исследуемых экотипах ($t_{st}=4,7$ при $p=0,05$). В пойменной популяции длина хвои значительно превышает показатели, зарегистрированные в среднегорье. Аналогичная ситуация наблюдается и у лиственницы сибирской в горах плато Путорана [15].

Таблица 6

Изменчивость длины хвои и числа хвоинок в пучке

| Экотип | Длина хвои, мм | | Число хвоинок в пучке, шт. | |
|--------------|------------------|----------|----------------------------|----------|
| | $X_{cp} \pm m_x$ | $Cv, \%$ | $X_{cp} \pm m_x$ | $Cv, \%$ |
| Среднегорный | 13,9±0,4 | 13,9 | 22,2±0,5 | 13,3 |
| Пойменный | 16,7±0,5 | 15,4 | 23,7±0,5 | 12,3 |

Полученные данные свидетельствуют о том, что изменчивость этого признака в значительной степени определяется влажностью климата. Это заключение подтверждается результатами испытаний различных климатипов лиственницы Гмелина в географических культурах Читинской области [24]. Установлена положительная корреляция длины хвои с годовой суммой осадков ($r=0,5$), т.е. при увеличении влажности климата длина хвои увеличивается.

Окраска и опушенность годичного побега. Окраска и опушенность молодых побегов – важные признаки при диагностике лиственниц [4, 11, 19]. Обстоятельные исследования изменчивости этих признаков проведены Н.В. Дылисом [4]. Установлено, что для континентальных лиственниц характерна светлая окраска годичного побега, а для приморских видов и климатипов – темная. По сравнению с сибирской лиственницей, для которой характерна соломенно-желтая окраска побегов, лиственница Гмелина отличается явным преобладанием особей с относительно более темными побегами: желтовато-бурой и близких к ней окрасок [11].

Опушенность молодых побегов у деревьев в пределах популяции очень лабильна и широко варьирует даже в пределах экологически однородной среды. Географическое расположение лиственниц с голыми и опушенными побегами не имеет территориальной и экологической обособленности. Лиственницы с голыми и опушенными побегами встречаются во всех частях ареала. Однако при сравнении приморских и континентальных видов и климатипов наблюдаются вполне ясные и определенные различия. Например, в приморских частях Дальнего Востока чаще всего встречается лиственница с побегами голыми или почти голыми, а в Забайкалье и Якутии наоборот, доминируют лиственницы с различно опушенными побегами [4].

В наших исследованиях не выявлено существенных изменений этих признаков с увеличением абсолютной высоты произрастания популяции. Как в среднегорной, так и в пойменной популяции обнаружено преобладание де-

ревьев с опушенными побегами (85–96%) и темной (красновато-бурой) их окраской (61,5–68%). От 32 до 39% особей в обеих популяциях имеют желто-бурю окраску побега. Темная пигментация побега может иметь адаптивное значение, т.к. усиливает его прогреваемость и увеличивает транспирацию.

Таким образом, в результате проведенных исследований установлено, что в Становом нагорье четко выражена экологическая изменчивость морфологических признаков лиственницы, связанная с высотной поясностью. Выделены два экотипа, различающиеся как по морфометрическим признакам генеративных органов, так и по морфологическому строению. В верхнем поясе гор формируется специфичный фенотип лиственницы, характеризующийся небольшими размерами генеративных органов, столбовидной кроной и трещиноватой текстурой коры. Другой фенотип формируется в поймах рек и котловин и является более крупношишечным, с раскидистой кроной и долго сохраняющейся чешуйчатой корой. По показателям качества семян исследуемые экотипы также различаются. Семена с наибольшей массой и наилучшими посевными качествами формируются у пойменного экотипа. При увеличении высоты произрастания популяции данные показатели снижаются.

Литература

1. *Природные условия и естественные ресурсы СССР. Предбайкалье и Забайкалье.* М.: Наука, 1965. 491 с.
2. *Мамаев С.А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 283 с.
3. *Щербакowa М.А.* Определение качества семян хвойных пород рентгенографическим методом. Красноярск: Краснояр. рабочий, 1965. 35 с.
4. *Дылис Н.В.* Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. М.: АН СССР, 1961. 209 с.
5. *Ирошников А.И.* Закономерности внутривидовой изменчивости лиственницы сибирской и кедрa сибирского // Доклады ученых – участников Международного симпозиума по селекции, генетике и лесному семеноводству хвойных пород. Пушкино, 1972. С. 26–37.
6. *Ирошников А.И.* Структура популяций хвойных пород Южной Сибири // Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород. Свердловск, 1974. С. 30–35.
7. *Ирошников А.И.* Интродукция лиственницы в Южной Сибири // Изменчивость и интродукция древесных растений Сибири. Красноярск: ИЛИД СО РАН СССР, 1984. С. 19–31.
8. *Милютин Л.И.* Естественная гибридизация сибирской и даурской лиственниц и популяционная структура лиственницы Чекановского // Состояние и перспективы развития лесной генетики, селекции, семеноводства и интродукции: Методы селекции древесных пород. Рига, 1974. С. 201–204.
9. *Милютин Л.И.* Взаимоотношения и изменчивость близких видов древесных растений в зонах контакта их ареалов (на примере лиственницы сибирской и даурской): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Красноярск, 1983. 45 с.
10. *Поздняков Л.К.* Даурская лиственница. М.: Наука, 1975. 310 с.
11. *Круклис М.В.* Лиственница Чекановского. М.: Наука, 1977. 210 с.
12. *Абаимов А.П.* Лиственница Гмелина и Каяндера (систематика, география, изменчивость, естественная гибридизация): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1980. 24 с.
13. *Абаимов А.П., Коропачинский И.Ю.* Лиственница Гмелина и Каяндера. Новосибирск: Наука, 1984. 120 с.
14. *Путенихин В.П.* Лиственница Сукачева на Южном Урале. Уфа, 1993. 195 с.

15. Барченков А.П. Изменчивость видов рода *Larix* Mill. в Средней Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2007. 17 с.
16. Яхнева Н.В. Генетико-таксономический анализ популяций лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* Rupr.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2004. 16 с.
17. Кузьмина Н.А., Черепнин В.Л. Географическая изменчивость веса семян лиственницы сибирской в Средней Сибири // Лесоведение. 1973. № 3. С. 35–39.
18. Прошников А.И., Милютин Л.И., Черепнин В.Л., Щербакова М.А. Изменчивость качества семян хвойных пород в Восточной Сибири // Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск, 1974. С. 56–76.
19. Сукачев В.Н. К истории развития лиственницы // Лесное дело. 1924. С. 12–44.
20. Козубов Г.М. О росте сосны узкокромной формы // Лесное хозяйство. 1963. № 10. С. 23–25.
21. Петров С.А., Драгавцев В.А. Методика изучения генетической изменчивости популяций древесных растений // Лесоведение. 1969. № 5. С. 54–59.
22. Орленко Е.Г. Ранняя диагностика наследственных свойств плюсовых хвойных деревьев // Доклады ученых – участников Международного симпозиума по селекции, генетике и лесному семеноводству хвойных пород. Пушкино, 1972. С. 71–78.
23. Прозоровский Н.А. Ботаническая география с основами общей ботаники. М.: Советская наука, 1956. 482 с.
24. Макаров В.П., Бобринев В.П., Милютин Л.И. Географические культуры лиственницы в Восточном Забайкалье. Улан-Удэ, 2002. 380 с.