

ISSN 0024-1148

Номер 4

Июль - Август 2023

ЛЕСОВЕДЕНИЕ



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Номер 4, 2023

Оригинальные статьи

- Роль зеленых насаждений в адаптации урбоэкосистем к изменениям климата
О. В. Семенюк, В. М. Телеснина, Л. Г. Богатырев, О. Ю. Баранова 339
- Элементный состав валежа различных древесных пород и стадий разложения в широколиственном лесу заповедника “Калужские Засеки”
Л. Г. Ханина, В. Э. Смирнов, М. В. Бобровский 353
- Влияние лесорастительных условий на эмиссию CO₂ с поверхности почвы среднетаежных сосняков Республики Коми
А. Ф. Осипов 369
- Формирование древостоев на выработанных торфяных болотах северо-востока Европейской части России
А. Н. Уланов, А. В. Смирнова, Н. А. Уланов 379
- Особенности восстановления жизненных функций сосны Палласа в постпирогенный период
В. П. Коба 388
- Биологическая продуктивность послепожарных лиственничников в горных районах Красноярского края
И. А. Целитан, И. М. Данилин 398
- Подходы к улучшению состояния полезащитных лесных полос на Северном Кавказе
А. С. Манаенков 412
- Разработка и применение двух мультиплексов ядерных микросателлитных локусов для анализа генетической изменчивости популяций сосны обыкновенной из разных частей ареала
Н. В. Семериков 427
- Использование стимуляторов для предпосевной обработки семян сосны обыкновенной
С. А. Кабанова, А. Н. Кабанов, И. С. Кочегаров, М. А. Данченко, В. А. Борцов, П. Ф. Шахматов 434
-

Краткие сообщения

- Important Forest Areas of the Orel Region
L. L. Kiseleva, E. A. Parakhina, and Zh. G. Silaeva 442
-
-

CONTENTS

No. 4, 2023

Original Articles

- The Role of Greenery in Adaptation of Urban Ecosystems to Climate Change
O. V. Semenyuk, V. M. Telesnina, L. G. Bogatyryov, and O. Yu. Baranova 339
- Dead Wood Elements Composition in Different Tree Species and Stages of Decay
in the Broad-Leaved Forests of the Kaluzhskie Zaseki Reserve
L. G. Khanina, V. E. Smirnov, and M. V. Bobrovskiy 353
- Forest Growing Conditions Affect the CO₂ Emission from the Soil Surface
in the Middle Taiga Pine Forests of the Komi Republic
A. F. Osipov 369
- Forest Stands Formation on Exhausted Peat Bogs in the North-East
of the European Part of Russia
A. N. Ulanov, A. V. Smirnova, and N. A. Ulanov 379
- Peculiarities of the Vital Functions Restoration in Pallas Black Pines Following
a Forest Fire
V. P. Koba 388
- Biological Productivity of the Post-Fire Larch Forests in the Mountain Regions
of Krasnoyarsk Krai
I. A. Tselitan and I. M. Danilin 398
- Approaches to Improving the State of the Shelterbelts in the Northern Caucasus
A. C. Manaenkov 412
- Development and Application of Two Multiplexes of Nuclear Microsatellite Loci
for the Analysis of Genetic Variability of Scots Pine Populations
in Different Parts of the Range
N. V. Semerikov 427
- Use of Stimulants for Pre-Sowing Treatment of the Scots Pine Seeds
*S. A. Kabanova, A. N. Kabanov, I. S. Kochegarov, M. A. Danchenko,
V. A. Bortsov, and P. F. Shakhmatov* 434

Short Communications

- Important Forest Areas of the Orel Region
L. L. Kiseleva, E. A. Parakhina, and Zh. G. Silaeva 442
-
-

УДК 645.01.631

РОЛЬ ЗЕЛЕННЫХ НАСАЖДЕНИЙ В АДАПТАЦИИ УРБООКОСИСТЕМ К ИЗМЕНЕНИЯМ КЛИМАТА¹

© 2023 г. О. В. Семенюк^а, *, В. М. Телеснина^а, Л. Г. Богатырев^а, О. Ю. Баранова^б^аМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, д. 1-12, Москва, 119991 Россия^бЦентральный научно-исследовательский и проектный институт Минстроя России,
просп. Вернадского, д. 29, Москва, 119331 Россия

*E-mail: olgatour@rambler.ru

Поступила в редакцию 13.09.2022 г.

После доработки 11.10.2022 г.

Принята к публикации 21.02.2023 г.

В целях разработки предложений по управлению функционированием зеленого каркаса города проведено изучение древесных насаждений и их подстилок, а также некоторых аспектов биологического круговорота городских экосистем в рамках оптимизации углеродного следа. Актуальность темы обусловлена условиями глобального потепления климата и необходимостью выявления источников прямого и косвенного антропогенного воздействия на углеродный баланс, а также необходимостью оценки вклада эмиссии углерода в атмосферу урбанизированных территорий. Подстилка, несмотря на небольшой вклад в общий запас углерода экосистемы, является наиболее мобильным горизонтом, связывающим растительность и минеральные горизонты почвы, а ее типология и свойства — важнейшие характеристики, которые могут быть использованы для проведения мониторинга городских экосистем. Установлено, что в урбозэкосистемах, по сравнению с природными аналогами, отмечается увеличение интенсивности биологического круговорота, что связано с изменением соотношения древесных пород в зеленом каркасе города в сторону существенного увеличения доли лиственных, применением системы ухода за зелеными насаждениями и деструктивным воздействием рекреации на подстилки. Снижение количества углерода в подстилках хвойных насаждений в результате рекреационного воздействия в процентном выражении составляет 20–57%, в случае сбора опада лиственных пород — до 90%, при этом в абсолютном выражении утрата запасов углерода сопоставима и равна 20–23 кг/100 м² (отметим, что вариант подстилок лиственных насаждений показывает абсолютные величины потерь углерода в 3 раза выше). Все исследованные варианты городских зеленых насаждений, подверженные выраженному антропогенному воздействию, демонстрируют снижение замкнутости биологического круговорота по сравнению с ненарушенными. Изменение направленности круговорота органического вещества урбозэкосистем в сторону его депонирования в составе наземного детрита может быть реализовано как путем регулирования интенсивности ухода за зелеными насаждениями, так и за счет снижения его потери при рекреации — проектными решениями организации ландшафтных объектов с отведением транзитных потоков посетителей от мест расположения хвойных экосистем.

Ключевые слова: урбозэкосистемы, биологический круговорот, баланс углерода, лесная подстилка, зеленый каркас, мониторинг.

DOI: 10.31857/S0024114823040083, EDN: XSCXDX

В последние десятилетия на фоне значительного увеличения площади урбанизированных территорий возрастает интерес к проблеме устойчивого развития городов и разработке подходов к оптимизации экологического состояния урбандолиафтов. Данная тема приобретает особую

актуальность в рамках проблемы глобального потепления климата, выявления источников прямого и косвенного антропогенного влияния на углеродный баланс, а также оценки вклада эмиссии углерода в атмосферу территориями городов.

Зеленый каркас города является механизмом мягкого регулирования экологического состояния урбозэкосистем за счет реализации разнообразных экосистемных функций, снижает загрязненность и запыленность атмосферы, влияет на влажность и температуру воздуха, ветровой и радиационный режимы, содержание кислорода и

¹ Работа выполнена в рамках государственного задания НИР № 121040800321-4 “Индикаторы трансформации биогеохимических циклов биогенных элементов в природных и антропогенных экосистемах” и Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы МГУ им. М.В. Ломоносова “Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды”.

углекислого газа в атмосфере и т.д. В настоящее время особую актуальность приобретают климатообразующие функции как для природных лесных территорий, так и зеленого каркаса городов (Лукина и др., 2020).

С другой стороны, городские зеленые насаждения функционируют в условиях различных антропогенных воздействий, таких как влияние транспорта, промышленного производства и рекреационных воздействий и др. В мегаполисах зеленый каркас выступает как важнейший фактор, регулирующий его общее экологическое состояние, и в то же время является компонентом, который формируется городской средой и человеком. С усилением урбанизации возрастает рекреационная роль зеленых насаждений (Зонн, Карпачевский, 1987).

На сегодня выделяется несколько направлений в исследованиях городских экосистем. Одно из них – это работы теоретической направленности, куда входят разработка концепции рекреационного лесопользования на урбанизированных территориях (Рысин С., Рысин Л., 2011), а также выделение приоритетных направлений развития лесной науки как основы устойчивого управления лесами (Лукина и др., 2015). В их числе представлены об экосистемных услугах, среди категорий которых выделены поддерживающие услуги, к ним относятся исследования почвообразования, фотосинтеза и круговорота элементов, что имеет непосредственное отношение к проблеме функционирования лесных насаждений в условиях мегаполисов. Подчеркивается, что при управлении городскими лесами необходим междисциплинарный подход, включающий все уровни управления, чтобы обеспечить реализацию максимального потенциала городского озеленения (O'Brien et al., 2022).

Другие направления включают работы, связанные с решением практических задач. Одним из примеров является изучение роли древостоя в сохранении ассимиляционных возможностей экосистемы и характера их изменчивости в условиях возможного запыления (Казанцева, Соловьева, 2009).

Активно изучается влияние на городские насаждения рекреации, которое сопровождается деградацией напочвенного покрова и появлением нелесных видов. В подстилке происходит целый ряд важнейших процессов, таких как уменьшение ее запасов, мощности, увеличения доли трудно разлагаемых компонентов (Рысин, 2007; Калякина и др., 2017; Спицына, Дашева, 2020).

В практической плоскости рассматривается проблема баланса углерода в условиях урбоэкосистем (Chen et al., 2022), подчеркивается его слабое закрепление в городских аналогах по сравнению с естественными лесами при анализе триады – запасов углерода в насаждениях, в подстилке и

почве (Mandal et al., 2022). Обзор публикаций показывает, что именно этим трем компонентам уделяется особое внимание. Так, в древостое оценка запасов углерода решается в рамках методики Д.Г. Замолотчикова с соавторами (1998). Для почв исследованиями Л.Г. Богатырева и И.О. Алябиной (2011) дана оценка поведению углерода, а его запасы по территории России картографически определены работами Д.С. Орлова с соавторами (1996) и Д.Г. Щепашенко (2013).

Подстилка является важным компонентом баланса углерода экосистемы. При оценке поглощения углерода учитывают его прирост во всех пулах лесной экосистемы – фитомассы, в том числе и подстилки (Замолотчиков и др., 2018). В современный период моделирования циклов углерода подчеркивается важность оценки органического вещества, сосредоточенного в сопряженных горизонтах подстилки (Чертов, Надпорожская, 2016).

Для подстилок городских насаждений проведена оценка скорости круговорота органического вещества с использованием подстильно-опадного коэффициента, (предложен в классической работе Н.И. Базилевич и Л.Е. Родина (1965)), который был выражен в процентах и назван коэффициентом запаса подстилки (Казимилова, 1987).

Таким образом, изучение растительности и подстилок, а также связанных с ними некоторых аспектов биологического круговорота городских экосистем является весьма актуальной задачей в рамках проблемы углеродного баланса. Полученная в данной работе информация послужит основой для разработки предложений по управлению и оптимизации функционирования зеленого каркаса города.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

В качестве объектов исследований выступили два городских лесопарка, особо охраняемые природные территории (ООПТ) Москвы – природно-исторический парк “Битцевский лес” и природно-исторический парк “Измайлово”, а также территории ботанического сада и парковой зоны кампуса МГУ. Исследованы такие компоненты экосистем, как древесные насаждения и подстилки. Характеристики подстилок получены в результате проведения полевых и лабораторных исследований. Оценка особенностей городских зеленых насаждений проводилась на основе обобщения и анализа собственных и литературных данных.

Исследуемые насаждения представлены двумя группами – листовыми и хвойными породами в условиях различного антропогенного воздействия. Для листовых насаждений актуальным и масштабным в городских условиях является сбор подстилки, влияние которого на биологический круговорот было предметом исследования. Лист-

венные насаждения представлены породами, наиболее распространенными в Москве (липа, клен, береза), при этом подобраны и условно эталонные насаждения, и насаждения, где применяются системы ухода и сбор подстилок (регулярный или периодический). При регулярном уходе сбор подстилки проводится каждый год, при периодическом — раз в несколько лет, в условно эталонных экосистемах сбор подстилок не проводится. Подробное описание этих лиственных насаждений представлено в более ранней работе авторов (Телеснина, Семенюк, 2022).

Хвойные насаждения (ели и лиственницы) были выбраны на особо охраняемых природных территориях (ООПТ) и изучены на предмет воздействия рекреации. Эти два еловых фитоценоза расположены на территории Битцевского парка, а также два лиственничных фитоценоза — на территории парка “Измайлово”. И ельники, и лиственничники представлены в двух вариантах — с незначительной рекреационной нагрузкой (1 стадия депрессии (Рысин и др., 2006)) и с умеренной рекреационной нагрузкой (3–4 стадия депрессии).

Ельник ясенниково-зеленчуковый, не подверженный рекреации, представляет собой искусственные насаждения ели возрастом около 100 лет с участием липы сердцелистной (*Tilia cordata*) (формула древостоя 9Е1Л). Ельник крапивно-живучковый вытоптан и засорен, в древостое незначительно участвует липа (8Е2Л), возраст которой также около 100 лет.

Лиственничник кислично-зеленчуковый, не подверженный рекреации, представляет собой искусственные насаждения, древостой состоит из двух ярусов — лиственницы (10Л) и клена с липой (9К1Л). Лиственничник недотрогово-крапивно-зеленчуковый, подверженный вытаптыванию, также состоит из двух ярусов — 10Л (лиственница) и 10К (клен). Возраст обоих лиственничников составляет около 120 лет.

С точки зрения методических подходов авторами предложен ряд показателей, характеризующих структурно-функциональную организацию подстилок и связанных напрямую с биологическим круговоротом. В группу параметров, определяющих структурную организацию подстилок, включены общие запасы и мощность подстилок. Особенности долговременного функционирования органического вещества и скорость его разложения характеризуются типологией подстилок. Деструктивные маломощные подстилки морфологически представляют собой однослойные подстилки, состоящие из опада прошлых лет (горизонт L). Они свидетельствуют о высокой скорости переработки растительного опада, что чаще встречается в лиственных насаждениях. При низкой скорости разложения опада формируются мощные многослойные подстилки — ферментативные и гуми-

фицированные (Богатырев, 1990), соответственно с 2 или 3 горизонтами (горизонты F и H), что в большей мере характерно для хвойных насаждений и указывает на низкую скорость биологического круговорота в экосистеме. Параметры, характеризующие особенности функционирования, включают в себя долю детрита и легкоразлагаемых компонентов, соотношение мощности и запасов органического вещества в верхнем горизонте L по отношению к сумме нижележащих горизонтов.

Подстилку в хвойных насаждениях отбирали на площади 25 × 25 см в 5 тессерах с учетом пространственного положения (приствольные пространства, кроны и окна). Для подстилок определена классификационная принадлежность по Л.Г. Богатыреву (1990), мощность, запасы на абсолютно сухое вещество. Определялся фракционный состав верхнего горизонта L подстилок (хвоя, ветки, шишки и др.). К детриту были отнесены мелкие фракции, происхождение которых нельзя определить, их долевое участие свидетельствует об активности разложения органического вещества подстилок и указывает на скорость биологического круговорота. Легко разлагаемые компоненты представлены суммой листьев и ветоши. Для оценки интенсивности биологического круговорота были использованы такие показатели функционирования подстилки, как отношение мощности и запасов в верхних горизонтах подстилки к аналогичным показателям в нижележащих. Ежегодно реализуемый объем органического вещества подстилок рассчитывался как разница запасов легко разлагаемых компонентов в до- и послелистопадный периоды. Методика и результаты исследования подстилок лиственных насаждений представлены в более ранних работах (Семенюк и др., 2021).

Запасы углерода в подстилках лиственных и хвойных насаждений рассчитывали на 100 м², поскольку это соответствует площади исследованной части фитоценоза, на которой осуществляли геоботаническое описание. Для хвойных насаждений, характеризующихся высокой пространственной дифференциацией свойств подстилок, при расчетах учитывалось соотношение площадей, занимаемых приствольными повышениями, подкороновыми пространствами и окнами. Площадь приствольных и подкороновых пространств определяли исходя из их примерного радиуса, площадь окон соответствовала разности 100 м² и совокупности площадей приствольных, подкороновых пространств и площадей сечений стволов. Запасы углерода в подстилках всех изучаемых экосистем определены на основе данных содержания углерода в подстилках еловых и лиственных насаждений, приведенных в работе Д.Г. Щепашенко с соавторами (2013). Для статистической обработки полученных результатов использова-

ны программы Exel и Statistica. На основании ранее полученных данных по свойствам подстилок (Семенюк и др., 2021а; Семенюк и др., 2021б) были рассчитаны величина снижения мощности и запасов подстилок и углерода в результате применения системы ухода за насаждениями, величина убыли запаса углерода в ежегодном цикле разложения подстилок в условно эталонных экосистемах.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Растительность городских экосистем

Зеленый каркас города включает как природные и слабо преобразованные экосистемы, которые располагаются в пределах особо охраняемых природных территорий, так и искусственные насаждения. В искусственных насаждениях преобладают экосистемы с монодоминантным древостоем, что определяется особенностью проектных решений по формированию древесных групп и массивов (Горохов, 2005). Насаждения часто характеризуются упрощенной ярусной структурой и специфическими режимами ухода (удаление подростка и подлеска, кошение травостоя и сбор подстилок (Телеснина, Семенюк, 2022)).

Массив городских насаждений состоит из отдельных представителей древесно-кустарниковой растительности, которая может быть охарактеризована с точки зрения видового состава, его аборигенности или “привнесенности” (так называемые инвазивные и интродуцированные виды), и с точки зрения состояния (от неудовлетворительного до хорошего), и с точки зрения содержания этих зеленых насаждений (применения различных мероприятий по уходу) и т.д. (Баранова, Семенюк, 2018). Городские искусственно созданные зеленые насаждения отличаются особенностями видового состава, в частности высокой долей инвазивных видов (клен ясенелистный (*Acer negundo* L.), различные виды тополей и др.), а также своеобразием живого напочвенного покрова (Полякова, 1992). Согласно данным за 2020 год, которые представлены в Докладе о состоянии окружающей среды в г. Москве, на территории города произрастает почти 300 видов деревьев, самой распространенной древесной породой (без учета территорий ООПТ) является клен ясенелистный (18.9% от общего количества), затем по мере убывания: клен (другие виды) – 13.8%, липа – 11.7%, береза – 11.3%, тополь – 7.5%, сосна и ель – по 1.7% и др. В отличие от городских, зеленые насаждения пригородных зон и всей территории Московской области, которые можно назвать “фоновыми” по отношению к московским, обладают несколько иным соотношением древесных пород: береза – 40.6%, ель – 23.5%, сосна – 20.2%, осина – 8.6%, дуб – 1.5%, ольха серая (*Alnus incana* (L.)) – 2.5%, ольха черная (*Alnus glutinosa* (L.)) – 1.8%, ли-

па – 0.7%, остальные породы – 0.6% (Лесной план ..., 2018).

По сравнению с фоновыми территориями (рис. 1), в урбоэкосистемах значительно увеличена доля лиственных пород (с 50 до 96%), которые создают повышенную скорость биологического круговорота, что определяет город как систему активного движения органического вещества. Формирование зеленого каркаса города с низким долевым участием хвойных насаждений, которые активно накапливают углерод как в многолетних органах, включая хвою, так и в подстилках, приводит к формированию ландшафтов с низкой способностью сохранять органическое вещество в составе наземного детрита. Таким образом, от соотношения лиственных и хвойных насаждений будет зависеть интенсивность круговорота, а также депонирование углерода на ландшафтном уровне.

Несмотря на то, что запасы органического вещества в древостое значительно выше его запасов в подстилках, постоянный поток поступающего органического вещества за счет ежегодного опада и динамичность свойств подстилок определяют высокие риски смещения сбалансированного соотношения процессов формирования подстилок в сторону ускорения их минерализации и изменения углеродного баланса.

Изменения баланса органического вещества и углерода в условиях города, прежде всего, связано с антропогенными воздействиями на экосистемы.

Лиственные насаждения: применение системы ухода и сбора подстилки

Особенности биологического круговорота, протекающего в условиях городских насаждений, осложняются целым рядом мероприятий, представляющих собой специальную систему ухода за зелеными насаждениями. Среди них следует назвать удаление подростка и подлеска, сбор опада и кошение травостоя. Удаление подростка и подлеска приводит к упрощению вертикальной структуры фитоценоза, уменьшению запасов растительного опада, поступающего на поверхность почвы, а также проникновению светлюбивых видов в живой напочвенный покров (Телеснина, Семенюк, 2022).

Сбор опада обуславливает изъятие органического вещества из цикла углерода, тем самым снижая его включение в процессы биологического круговорота. Уборка и вывоз подстилки зачастую являются предметом дискуссий, т.к. подстилка выполняет широкий спектр экологических функций и ее удаление приводит к трансформации биогеоценозов. Мероприятия по сбору и вывозу подстилки проводятся для сельтебных и сельтебно-транспортных ландшафтов, а также тех частей парковых территорий, которые активно

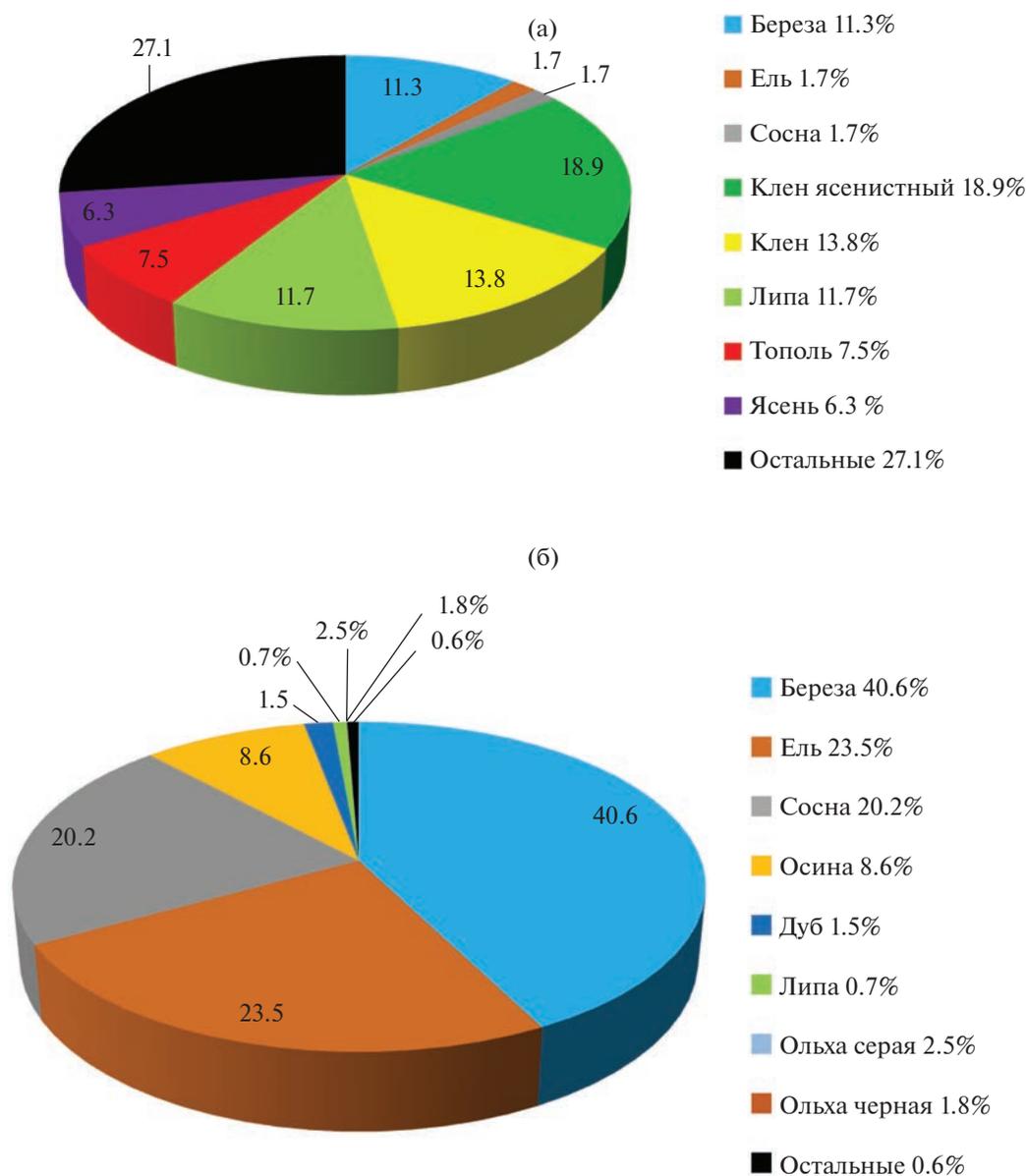


Рис. 1. Породный состав зеленых насаждений Москвы (2020) и Московской области (2018) (Доклад “О состоянии окружающей среды в городе Москве в 2020 году”. Москва, 2021; Лесной план Московской области на 2019–2028 годы. Книга 2 (Приложения). Красногорск. 2018. URL: <https://klh.mosreg.ru/download/document/3613606>): (а) – Москва, (б) – Московская область.

используются в рекреационных целях, и эта необходимость обосновывается несколькими причинами. Удаление подстилки снижает возможность ее самопроизвольного возгорания, что снижает пожароопасность, уменьшаются вероятность поступления опада в водостоки с последующим их загрязнением, негативное влияние аллергического компонента подстилки на здоровье населения, вероятность травм для пешеходов в сырую погоду при попадании листьев на пешеходные дорожки, уровень потенциального загрязнения почвы и грунтовых вод.

Результаты исследования влияния ухода за насаждениями на подстилки показали, что периодический и регулярный сбор опада приводит к значительному изменению свойств подстилок, снижая их мощность и запасы. В условиях ухода снижение мощности подстилок оценивается от 50 до 100%, что часто выражается в фрагментарном покрытии поверхности почвы.

В условиях ухода за насаждениями и сбора подстилки потери углерода оказываются в 2–3 раза выше, чем при убыли запасов подстилки в результате годового цикла преобразования органического

Таблица 1. Ежегодно реализуемый углерод подстилок в естественном биологическом круговороте и снижение его запасов в условиях ухода за листовыми насаждениями (кг/100 м² и %)

Насаждения	Общий запас углерода в подстилках, кг/100м ² (после листопада)	Снижение запасов углерода в подстилках					
		ежегодно реализуемый углерод в естественном биологическом круговороте		потеря углерода при сборе подстилки в условиях ухода			
		потеря углерода, кг/100 м ²	доля от общего запаса, %	периодический уход		регулярный уход	
				потеря углерода, кг/100 м ²	доля от общего запаса, %	потеря углерода, кг/100 м ²	доля от общего запаса, %
Береза	23.9	5.7	24	13.6	57	20.8	87
Липа	23.6	8.7	37	9.4	40	19.1	81
Клен	30.4	10.3	34	6.1	20	22.5	74

вещества (табл. 1). Из круговорота удаляется при периодическом уходе 45–60%, а при регулярном – до 90% от общих запасов подстилки.

Как показывают исследования, в процессе естественного функционирования подстилок ежегодно реализуется 25–40% от общих запасов подстилки, в то время как в результате сбора подстилки в осенний период из экосистем удаляется до 80–90% запасов органического вещества детрита, что приводит практически к полной потере углерода детрита из данных экосистем (табл. 1). Однако сбор детрита предполагает дальнейшую переработку и вторичное использование изъятых органического вещества, что на уровне глобального цикла углерода определяет его относительно невысокие потери и характеризует данный подход утилизации как весьма экологичный.

В условиях ухода снижение запасов подстилок главным образом связано с механическим удалением опада. Однако потери органического вещества подстилок отмечаются также и в результате интенсификации биологического круговорота в листовых насаждениях, подверженных уходу. По причине упрощения вертикальной структуры, приводящей к увеличению освещенности, а также в результате кошения травостоя и, как следствие, увеличения видового разнообразия травянистых растений и доли видов с высоким содержанием зольных элементов, поступающих в почву, усиливается активность микробиоты, разлагающей органическое вещество (Телеснина и др., 2018), что приводит к интенсификации круговорота, снижению запасов подстилки и высвобождению углерода из детрита.

Хвойные насаждения: влияние рекреации на свойства подстилок и баланс углерода

По сравнению с подстилками листовых насаждений, подстилки еловых насаждений характеризуются значительным накоплением органического вещества (до 10000 г/м²), в ельниках

раньше наступает дигрессия в результате рекреации (Карпачевский, 2005; Ильина, Сапожников, 2007; Кузнецов и др., 2017), поэтому ельники наиболее показательны в плане оценки антропогенного воздействия на свойства подстилок. Функция депонирования углерода в подстилках приобретает особую актуальность в рамках проблемы глобального потепления климата, выявления источников прямого и косвенного антропогенного влияния на углеродный баланс, а также оценки вклада эмиссии углерода в атмосферу урбанизированными территориями. В отличие от листовых насаждений, для хвойных отмечается высокая неоднородность пространственного распределения свойств подстилок в результате дифференцирующего влияния кроны дерева-эдификатора. Перечисленные выше особенности подстилок определили необходимость проведения детального изучения детрита хвойных фитоценозов при решении вопроса об оценке изменения состояния детрита и запаса углерода подстилок хвойных насаждений в условиях рекреации.

Результаты исследований рекреационного воздействия на подстилки хвойных насаждений показали, что в условиях рекреации в системе ствол-крона-окно наблюдаются значительные изменения свойств подстилок. Отмечено упрощение строения подстилок в результате антропогенного воздействия, что наиболее ярко проявляется в еловых насаждениях – если в ненарушенных насаждениях встречаются 3 типа подстилок – гумифицированные (горизонты L-F-H), ферментативные (горизонты L-F) и деструктивные (горизонт L) подстилки, то в рекреационном ельнике гумифицированные подстилки не встречаются, а деструктивные преобладают над ферментативными. В контрольном листовничке встречаются исключительно ферментативные подстилки, тогда как в рекреационном появляются деструктивные.

При рекреационном воздействии сокращается мощность подстилок, что наиболее ярко проявляется в приствольных пространствах (рис. 1) – в

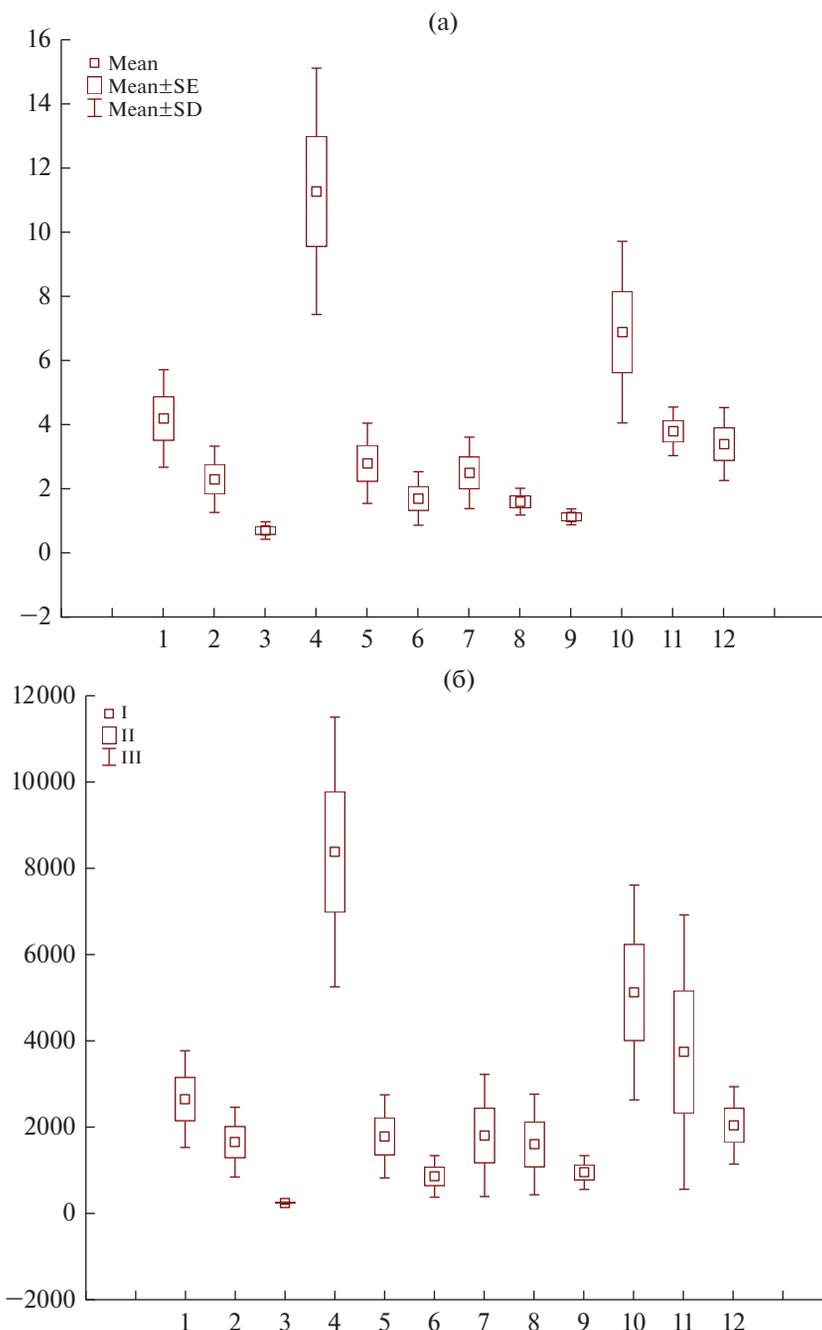


Рис. 2. Мощность (а) и запасы (б) подстилок. Ельник рекреационный: 1 – ствол, 2 – крона, 3 – окно; ельник контрольный: 4 – ствол, 5 – крона, 6 – окно; лиственничник рекреационный: 7 – ствол, 8 – крона, 9 – окно; лиственничник контрольный: 10 – ствол, 11 – крона, 12 – окно.

3 раза – в ельниках, в 2.5 – в лиственничниках. При этом в ельниках выявлено значимое уменьшение мощности только в приствольных пространствах и окнах, а в лиственничниках во всех компонентах тессеры (рис. 2). Форма кроны лиственницы в течение жизни меняется от конической до цилиндрической, что также отражается на равномерности поступления опада и формировании пространственного распределения под-

стилки (Коропачинский, Встовская, 2012). Следовательно, поскольку ель и лиственница принципиально различаются по строению кроны, периодичности опада и составу хвои, это сказывается на свойствах подстилок и их пространственном распределении.

Установленные различия свойств подстилок по элементам тессеры на контрольных участках выражены в ельнике более отчетливо, чем в лист-

Таблица 2. Показатели функционирования подстилок хвойных насаждений

Участок тессеры	Запасы мелких фракций, г/м ²	Долевое участие мелких фракций, %	L/F + H (мощность)	L/F + H (запас)
Ельник нарушенный				
Ствол	44.0	3.3	0.8	0.4
Крона	37.0	5.3	0.4	0.5
Окно	8.4	3.2	0.7	0.7
Ельник контрольный				
Ствол	185.4	14.3	0.3	0.2
Крона	248.2	19.8	1.0	1.5
Окно	90.1	13.3	0.5	0.8
Лиственничник нарушенный				
Ствол	215.7	8.0	0.6	0.8
Крона	415.7	7.3	1.7	0.8
Окно	239.4	12.1	3.6	7.6
Лиственничник контрольный				
Ствол	240.6	10.5	0.7	0.2
Крона	111.2	8.0	0.3	0.1
Окно	72.9	6.9	0.6	0.2

венничнике (табл. 2). Пространственное распределение мощности и запасов подстилки в ненарушенных насаждениях весьма неоднородно — в приствольных повышениях мощность и запасы выше, чем в других точках тессеры, особенно в ельнике (в 4–8 раз).

Ненарушенные хвойные насаждения, особенно еловые, в условиях города накапливают значительные запасы органического вещества, сопоставимые с запасами аналогичных природных ненарушенных насаждений (Семенюк и др., 2022), и депонируют углерод в форме наземного детрита. Мощность подстилок и их запасы существенно сокращаются при рекреационном воздействии, особенно в приствольных пространствах, нивелируется ее различие под разными частями кроны. В рекреационном ельнике запасы подстилок значительно снижаются в приствольных пространствах и окнах по сравнению с контролем, тогда как в нарушенном лиственничнике уменьшение запасов во всех компонентах тессеры имеет характер тенденции. Применительно к еловым насаждениям наиболее уязвимыми зонами тессеры в плане влияния рекреации являются приствольные пространства и зона окон, которые наиболее перспективны для использования при мониторинговых исследованиях наземного детрита. В лиственничных насаждениях такими зонами являются приствольные пространства, хотя дифференциация свойств подстилок выражена меньше — как в ненарушенных, так и в рекреационных насаждениях.

Перечисленные различия в свойствах подстилок изученных насаждений дополняются показателями функционирования подстилок (табл. 2). Одним из показателей интенсивности биологического круговорота является доля мелких фракций, относительное увеличение которой свидетельствует о меньшей активности разложения органического вещества и его депонировании (Семенюк и др., 2021a; Семенюк и др., 2021b и др.). В еловых ненарушенных насаждениях во всех компонентах тессер доля этой фракции в 4–5 раз выше, чем в подстилках рекреационного ельника, различия еще более существенны для запасов мелких фракций. Для лиственничных насаждений подобной тенденции не наблюдается, что, возможно, связано со своеобразием биологии лиственницы — с одной стороны, это хвойная порода, с другой — хвоя более легко разлагается и ежегодно опадает со всех частей кроны, в отличие от ели. Поэтому в определенном смысле лиственничные подстилки подобны лиственным, и некоторые показатели могут не реагировать существенно на рекреационную нагрузку.

Что касается отношения мощности (или запасов) горизонта L к сумме мощностей (или запасов) других горизонтов, увеличение этого показателя в рекреационных насаждениях хорошо выражено в лиственничниках, тогда как в ельниках — только в приствольных пространствах.

Запасы углерода подстилок, рассчитанные на 100 м², различаются для ненарушенных еловых и лиственничных насаждений, в ненарушенных насаждениях ели запасы углерода почти в 1.5 раза

Таблица 3. Запасы углерода (кг/100 м²) и его потери (%) из подстилок хвойных насаждений в условиях рекреации

Насаждения		Запасы углерода		
		общий запас, кг/100м ²	потеря запаса, кг/м ²	доля потери от общего запаса, %
Ельник	Контроль	83.2	22.6	27
	Рекреация	60.6		
Лиственничник	Контроль	116.1	66.1	57
	Рекреация	50.0		

ниже, чем в лиственничнике (табл. 3). В ходе рекреации эти различия несколько нивелируются.

В хвойных насаждениях, подверженных рекреации, отмечается существенное снижение запасов углерода, накопленного наземным детритом, в 1.4 раз и в 2.3 раза в ельниках и лиственничниках соответственно. Потери углерода составляют для подстилок еловых насаждений 27%, а для лиственничных насаждений – 57% от общего запаса углерода подстилок.

При сопоставлении абсолютных потерь углерода в результате уборки подстилки для лиственных насаждений и в результате рекреации для хвойных (рис. 3) максимальные потери выявлены для лиственничных насаждений, тогда как минимальные – для кленовых насаждений с периодическим уходом. Таким образом, периодический уход наименее травматичен для углеродного баланса экосистемы. Если рассматривать потерю углерода в долях от изначального запаса, картина несколько другая – 70–90% углерода подстилки теряется при регулярном уходе за лиственными насаждениями, в то время как потеря при рекреации в хвойных насаждениях примерно сопоставима с потерей при периодическом уходе. Однако потеря углерода в лиственничниках и здесь превышает аналогичный показатель в ельниках.

Потери запасов углерода, накапливаемого наземным детритом, определяются суммой биогенных, абиогенных процессов и антропогенного воздействия – физическим измельчением компонентов подстилки, перемешиванием подстилки с минеральными горизонтами, активностью микробиоты и т.д. В результате происходит перераспределение углерода в другие компоненты экосистемы, в том числе и поступление в атмосферу в составе диоксида углерода. Возможно, более интенсивные потери углерода наземного детрита в результате рекреационного воздействия в лиственничных насаждениях, нежели в еловых, обусловлены изначально большей микробиологической активностью при разложении опада, что отражается в повышении скорости биологического круговорота органического вещества.

В биологическом круговороте экосистем, в том числе и городских, зеленые насаждения, их опад и формирующиеся из него подстилки (назем-

ный детрит) являются важнейшими составляющими механизма, который обеспечивает депонирование углерода. Подстилка является интегральным показателем биологического круговорота, отражающим основные направления функционирования экосистем, которая чрезвычайно отзывчива на смену локальных экологических условий и антропогенных воздействий, в том числе на и городских территориях (Богатырев и др., 1999; Семенюк и др., 2021; Семенюк и др., 2022). На основе изучения свойств подстилок можно диагностировать особенности экологического состояния и биологического круговорота насаждений в различных экологических условиях, оценить влияние антропогенных факторов и определить соотношение потери и депонирования органического вещества в системе, что имеет несомненную ценность при изучении баланса углерода.

Доступность изучения, простота получения информации об основных свойствах в полевых условиях и высокая чувствительность к антропогенным воздействиям позволяют использовать подстилки, прежде всего, хвойных насаждений, в качестве индикаторов для экспресс-оценки состояния органического вещества и направленности биологического круговорота в системе городского мониторинга.

Адаптация урбоэкосистем к антропогенным воздействиям возможна на основе управления углеродным балансом в направлении снижения антропогенных поступлений CO₂ в атмосферу как за счет его накопления в живом и мертвом веществе зеленых насаждений, так и за счет предотвращения или снижения интенсивности разложения органического вещества наземного детрита.

Полученные в результате исследования материалы позволяют сформулировать некоторые предложения по управлению зеленым каркасом города.

К наиболее экологически ценным среди городских насаждений относятся ненарушенные и слабо нарушенные экосистемы по причине стабильного состояния баланса углерода. В контексте вопроса углеродного следа особое экологическое значение приобретают особо охраняемые природные территории (ООПТ), которые являются основными депозитариями природных и квазиприрод-

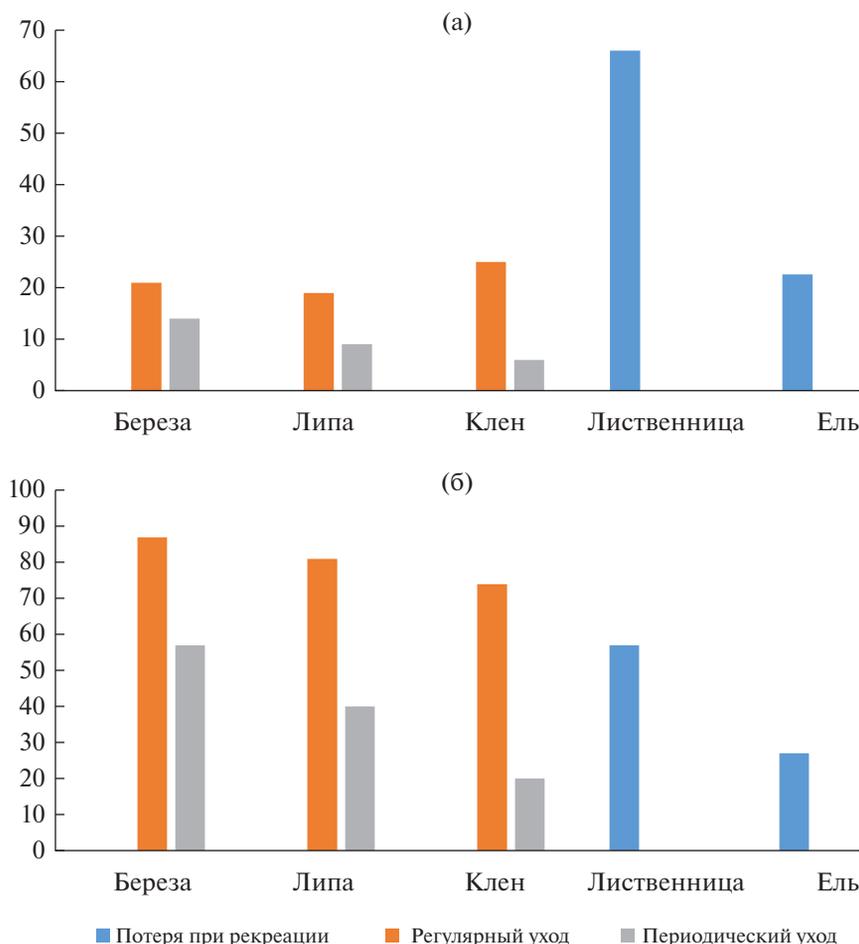


Рис. 3. Потеря углерода наземного детрита (подстилки) в ходе антропогенного воздействия: (а) – абсолютная, кг/100 м², (б) – в % от исходного запаса.

ных экосистем. ООПТ нуждаются в сохранении, в том числе путем уменьшения активности использования с минимальным размещением на их территории объектов инфраструктуры, а также в увеличении их площади, что положительно скажется на балансе углерода как на локальном, так и глобальном уровне.

В зеленом каркасе города в целом применение периодического ухода за лиственными насаждениями по сравнению с регулярным оказывает минимальное влияние на углеродный баланс, что является основанием для рекомендации к его широкому применению в пределах городских территорий.

Несмотря на то, что хвойные породы по сравнению с лиственными менее устойчивы в городской среде, они являются более затратными как при выращивании посадочного материала, так и в уходе, относительно низкая скорость биологического круговорота в хвойных биогеоценозах и формирование значительного запаса органического вещества в подстилках позволяют рассмат-

ривать еловые насаждения как наиболее эффективные с точки зрения депонирования углерода и рекомендовать увеличение их долевого участия в формировании зеленого каркаса города.

Для оптимального функционирования и углеродного баланса в хвойных насаждениях необходим режим их максимальной сохранности, особенно для лиственничных насаждений, которые в ходе рекреации теряют больше углерода из наземного детрита, чем еловые, поэтому нуждаются в особом регулировании рекреационной нагрузки.

При организации мониторинга за запасами наземного детрита в качестве точек отбора образцов рекомендуется использование зоны окон и приствольных пространств еловых насаждений как наиболее чувствительных к рекреационной нагрузке.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В урбоэкосистемах по сравнению с природными отмечается увеличение интенсивности биоло-

гического круговорота, что связано с изменением соотношения древесных пород в зеленом каркасе города в сторону существенного увеличения доли лиственных, применением системы ухода за зелеными насаждениями и деструктивным воздействием рекреации на подстилки. Потери углерода подстилок хвойных насаждений (20–57%) в результате рекреационного воздействия в процентном выражении ниже, чем его убыль (до 90%) при сборе опада лиственных пород, однако в абсолютном выражении снижение запасов углерода сопоставимы и составляют 20–23 кг/100м² за исключением варианта подстилок лиственных насаждений, где потери углерода в 3 раза выше. Все исследованные варианты городских зеленых насаждений, подверженные выраженному антропогенному воздействию, демонстрируют снижение замкнутости биологического круговорота по сравнению с ненарушенными.

Подстилка, несмотря на небольшой вклад в общий запас углерода экосистемы, является наиболее мобильным горизонтом, связывающим растительность и минеральные горизонты почвы, а ее типология и свойства – важнейшие характеристики, которые могут быть использованы для проведения мониторинга городских экосистем.

В городских условиях изменение направленности круговорота органического вещества в сторону его депонирования в составе наземного детрита может быть осуществлено как путем регулирования интенсивности ухода за зелеными насаждениями, так и за счет снижения его потерь при рекреации – путем реализации проектных решений по организации ландшафтных объектов с отведением транзитных потоков посетителей от мест расположения хвойных экосистем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранова О.Ю., Семенов О.В.* Экологические подходы и особенности проектирования на озелененных природоохранных городских территориях // Академический вестник УралНИИпроект РААСН. 2018. № 4(39). С. 23–32.
- Богатырев Л.Г.* О классификации лесных подстилок // Почвоведение. 1990. № 3. С. 118–127.
- Богатырев Л.Г., Алябина И.О.* Поведение органического углерода в почвах // Национальный атлас почв Российской Федерации. М.: Изд-во “Астрель”, 2011. С. 226–228.
- Богатырев Л.Г., Сапожникова В.А., Воедино А.А.* Трансформация органического вещества в сосновых экосистемах как один из критериев оценки интенсивности круговорота // Вестник МГУ. Серия 17. Почвоведение. 1999. № 3. С. 13–23.
- Горохов В.А.* Зеленая природа города. М.: Архитектура-С, 2005. 592 с.
- Доклад “О состоянии окружающей среды в городе Москве в 2020 году”.* / Под ред. А.О. Кульбачевского. 2021. 330 с.
- Замолодчиков А.Г., Грабовский В.И., Честных О.В.* Динамика баланса углерода в лесах федеральных округов Российской Федерации // Вопросы лесной науки. 2018. Т. 1. № 1. С. 1–24.
- Замолодчиков Д.Г., Уткин А.И., Коровин Г.Н.* Определение запасов углерода по зависимым от возраста насаждений конверсионно-объемным коэффициентам // Лесоведение. 1998. № 3. С. 84–93.
- Зонн С.В., Карпачевский Л.О.* Проблемы лесного почвоведения и современные методы лесорастительной оценки почв // Почвоведение. 1987. № 9. С. 6–15.
- Ильина Т.М., Сапожников А.П.* Лесные подстилки как компонент лесного биогеоценоза // Вестник КрасГАУ. 2007. № 5. С. 45–47.
- Казанцева М.Н., Соловьева А.А.* Экологические последствия радикальной обрезки крон тополя бальзамического (*Populus balsamifera* L.) в городских насаждениях Тюмени // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2009. № 9. С. 128–135.
- Казимирова Р.Н.* Почвенно-биогеоценозические исследования в парках и лесах южного берега Крыма // Почвоведение. 1987. № 7. С. 89–95.
- Калякина Р.Г., Ангальт Е.М., Бурлуцкий А.Ю.* Формирование лесной подстилки в городских лесах (на примере урочища Качкарский мар) // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2017. № 4(66). С. 250–252.
- Карпачевский Л.О.* Экологическое почвоведение. М.: ГЕОС, 2005. 336 с.
- Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н.* Древесные растения азиатской России. Новосибирск: Гео, 2012. 707 с.
- Кузнецов В.А., Рыжова И.М., Стома Г.В.* Изменение свойств почв лесопарков Москвы при высоком уровне рекреационной нагрузки // Почвоведение. 2017. № 10. С. 1270–1280.
- Лесной план Московской области на 2019–2028 годы. Книга 2. Красногорск, 2018. 345 с. URL: <https://klh.mosreg.ru/download/document/3613606>
- Лукина Н.В., Исаев А.С., Крышень А.М., Онучин А.А., Сирин А.А., Гагарин Ю.Н., Барталев С.А.* Приоритетные направления развития лесной науки как основы устойчивого управления лесами // Лесоведение. 2015. № 4. С. 243–254.
- Лукина Н.В., Гераськина А.П., Горнов А.В., Шевченко Н.Е., Куприн А.В., Чернов Т.И., Чумаченко С.И., Шанин В.Н., Кузнецова А.И., Тебенькова Д.Н., Горнова М.В.* Биоразнообразие и климаторегулирующие функции лесов: актуальные вопросы и перспективы исследований // Вопросы лесной науки. 2020. Т. 3. № 4. С. 1–90.
- Орлов Д.С., Бирюкова О.Н., Суханова Н.И.* Органическое вещество почв Российской Федерации. М.: Наука, 1996. 253 с.
- Полякова Г.А.* Флора и растительность старых парков Подмосковья. М.: Наука, 1992. 224 с.
- Родин Л.Е., Базилевич Н.И.* Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.: Наука, 1965. 264 с.
- Рысин Л.П., Абатуров А.В., Савельева Л.И., Меланхольд П.Н., Полякова Г.А., Рысин С.Л.* Динамика и устойчивость рекреационных лесов. М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. 165 с.

- Рысин Л.П.* Рекреационное лесопользование: научные и практические аспекты // Лесобиологические исследования на Северо-Западе таежной зоны России: итоги и перспективы. Материалы научной конференции, посвященной 50-летию Института леса Карельского научного центра РАН (3–5 октября). Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. С. 83–94.
- Рысин С.Л., Рысин Л.П.* О необходимости разработки концепции рекреационного лесопользования на урбанизированных территориях // Лесной вестник. 2011. № 4. С. 129–138.
- Семенюк О.В., Телеснина В.М., Богатырев Л.Г., Бенедиктова А.И.* Использование особенностей структурно-функциональной организации подстилок для оценки интенсивности круговорота в городских насаждениях (на примере Москвы) // Почвоведение. 2021а. № 5. С. 592–605.
- Семенюк О.В., Телеснина В.М., Богатырев Л.Г., Бенедиктова А.И.* Оценка влияния ухода за городскими насаждениями на свойства подстилок в условиях мегаполиса // Вестник Моск. ун-та. Серия 17. Почвоведение. 2021б. № 2. С. 3–10.
- Семенюк О.В., Телеснина В.М., Богатырев Л.Г., Бенедиктова А.И., Кузнецова Я.Д.* Оценка внутрибиогеоценозной изменчивости лесных подстилок и травяно-кустарничковой растительности в еловых насаждениях // Почвоведение. 2020. № 1. С. 31–43.
- Семенюк О.В., Телеснина В.М., Богатырев Л.Г., Земсков Ф.И.* Подстилки городских насаждений как индикатор интенсивности биологического круговорота в условиях мегаполиса // Почвоведение. 2022. № 6. С. 1–14.
- Спицына Н.Т., Дашеева О.С.* Комплексная оценка состояния рекреационных насаждений города Улан-Удэ Республики Бурятия // Хвойные бореальной зоны. 2020. Т. 38. № 3–4. С. 136–145.
- Телеснина В.М., Семенюк О.В.* Индикационная роль травяного яруса в почвенно-экологических исследованиях в условиях ухода за озелененными территориями г. Москвы (на примере территории МГУ) // Вестник МГУ. Серия 17. Почвоведение. 2022. № 1. С. 42–51.
- Телеснина В.М., Семенюк О.В., Богатырев Л.Г., Бенедиктова А.И.* Особенности напочвенного покрова и лесных подстилок в искусственных липовых насаждениях в зависимости от характера ухода (на примере УОПЭЦ “Чашниково”) // Вестник МГУ. Серия 17. Почвоведение. 2018. № 2. С. 3–11.
- Чертов О.Г., Надпорожская М.А.* Модели динамики органического вещества почв: проблемы и перспективы // Компьютерные исследования и моделирование. 2016. Т. 8. № 2. С. 391–399.
- Щенаценко Д.Г., Мухортова Л.В., Швиденко А.З., Ведрова Э.Ф.* Запасы органического углерода в почвах России // Почвоведение. 2013. № 2. С. 123–132.
- Chen X., Zhang X., Xu Zh., Wei H.* Urbanization induced changes in the accumulation mode of organic carbon in the surface soil of subtropical forests. *Catena*. 2022. V. 214. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2022.106264>
- Mandal S., Chatterjee P., Das N., Banerjee R., Batabual S., Gangopadhyay S., Mondal A.* Modelling the role of urban forest in the regulation of carbon balance in an industrial area of India. *Acta Ecologica Sinica*. 2022. V. 42. № 5. P. 553–564. <https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2022.05.005>
- O'Brien L.E., Urbanek R.E., Gregory J.D.* Ecological Functions and human benefits of urban of urban forests. *Urban Forestry & Urban Greening*. 2022. V. 75. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2022.127707>

The Role of Greenery in Adaptation of Urban Ecosystems to Climate Change

O. V. Semenyuk¹ *, V. M. Telesnina¹, L. G. Bogatyryov¹, and O. Yu. Baranova²

¹Lomonosov Moscow State University, Leninskie Gory 1, Moscow, 119991 Russia

²Central research and engineering institute of the Construction Ministry of the Russian Federation, Vernadskogo ave., 29, Moscow, 119331 Russia

*E-mail: olgatour@rambler.ru

In order to develop proposals for managing the functioning of the city's green frame, a study has been carried out, regarding tree plantations and their litter layers, as well as some aspects of the urban ecosystems' biological cycle of as part of the optimisation of the carbon footprint. The topic's relevance is due to the global warming and the need to identify sources of direct and indirect anthropogenic impact on the carbon balance, as well as the need to assess the contribution of carbon emissions to the atmosphere of urban areas. The litter, despite its small contribution to the total carbon stock of the ecosystem, is the most mobile horizon, connecting vegetation and mineral soil horizons, thus its typology and properties are the most important characteristics that can be used to monitor urban ecosystems. It has been established that in urban ecosystems, compared to the natural analogues, there is an increase in the biological cycle intensity, which is associated with the following factors: a shift in the ratio of tree species in the city's green frame towards a significant increase in the proportion of deciduous trees, the use of a greenery maintenance system and the destructive impact of recreation on litter layers. The percentage decrease in the amount of carbon in the litter of coniferous plantations as a result of recreational impact is 20–57%, in the case of the leaf litter collection – up to 90%, while in absolute terms the loss of carbon reserves is comparable and equal to 20–23 kg/100 m² (we note that that the litter variant of larch plantations shows the absolute values of carbon losses 3 times higher). All studied variants of urban greenery subject to pronounced anthropogenic impact, demonstrate a decrease in the biological cycle isolation compared to undisturbed ones. A change in the organic matter circulation direction in urban ecosystems towards its depositing as a part of terrestrial detritus can be implemented both by regulating

the intensity of the greenery maintenance, and by reducing its loss during recreation – design solutions for the organisation of landscape objects with the diversion of visitors' transit flows from the locations of conifers ecosystems.

Keywords: urban ecosystems, biological cycle, carbon balance, forest floor, green frame, monitoring.

Acknowledgements: The study has been carried out within the framework of the State contract № 121040800321-4 “The indicators of the transformation of biogeochemical cycles of biogenic elements in natural and anthropogenic ecosystems” and the Development Program of the Interdisciplinary Scientific and Educational School of Moscow State University. “The future of the planet and global environmental changes”.

REFERENCES

- Baranova O.Y., Semenyuk O.V., *Ekologicheskoe proektirovanie na ozelenennykh prirodookhrannykh gorodskikh territoriyakh* (Environmental approaches and features of design for green specially protected natural urban areas), *Akademicheskii vestnik UralNIIproekt RAASN*, 2018, No. 4(39), pp. 22–27.
- Bogatyrev L.G., Alyabina I.O., *Povedenie organicheskogo ugleroda v pochvakh* (Behavior of organic carbon in soils), In: *Natsional'nyi atlas pochv Rossiiskoi Federatsii* (National Atlas of Soils of the Russian Federation), Moscow: Izd-vo “Astrel”, 2011, pp. 226–228.
- Bogatyrev L.G., *O klassifikatsii lesnykh podstilok* (On forest litter classification), *Pochvovedenie*, 1990, No. 3, pp. 118–127.
- Bogatyrev L.G., Sapozhnikova V.A., Voedilo A.A., *Transformatsiya organicheskogo veshchestva v sosnovykh ekosistemakh kak odin iz kriteriev otsenki intensivnosti krugovorota* (Transformation of organic matter in pine ecosystems as one of the criteria for assessing the intensity of the cycle), *Vestnik MGU. Seriya 17. Pochvovedenie*, 1999, No. 3, pp. 13–23.
- Chen X., Zhang X., Xu Zh., Wei H., *Urbanization induced changes in the accumulation mode of organic carbon in the surface soil of subtropical forests*, *Catena*, 2022, Vol. 214. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2022.106264>
- Chertov O.G., Nadporozhskaya M.A., *Modeli dinamiki organicheskogo veshchestva pochv: problemy i perspektivy* (Models of soil organic matter dynamics: problems and perspectives), *Komp'yuternye issledovaniya i modelirovanie*, 2016, Vol. 8, No. 2, pp. 391–399.
- Doklad “O sostoyanii okruzhayushchei sredy v gorode Moskve v 2020 godu”*, (Report “On the state of the environment in the city of Moscow in 2020”), 2021, 330 p.
- Gorokhov V.A., *Zelenaya priroda goroda* (Green nature of the city), Moscow: Arkhitektura-S, 2005, 592 p.
- Il'ina T.M., Sapozhnikov A.P., *Lesnye podstilki kak komponent lesnogo biogeotsenoza* (Forest litter as a component of forest biogeocenosis), *Vestnik KrasGAU*, 2007, No. 5, pp. 45–48.
- Kalyakina R.G., Angal't E.M., Burlutskii A.Y., *Formirovanie lesnoi podstilki v gorodskikh lesakh (na primere urochishcha Kachkarskii mar)* (Forest litter formation in urban forests (on the pattern of the Kachkarsky Mar natural boundary)), *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2017, No. 4(66), pp. 250–252.
- Karpachevskii L.O., *Ekologicheskoe pochvovedenie* (Ecological soil science), Moscow: GEOS, 2005, 336 p.
- Kazantseva M.N., Solov'eva A.A., *Ekologicheskie posledstviya radikal'noi obrezki kron topolya bal'zamicheskogo (Populus balsamifera L.) v gorodskikh nasazhdeniyakh Tyumeni* (Ecological consequences of crowns radically cuttings of balsam poplar (*Populus balsamifera L.*) in urban plantations of Tyumen), *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya*, 2009, No. 9, pp. 128–135.
- Kazimirova R.N., *Pochvenno-biogeotsenoticheskie issledovaniya v parkakh i lesakh yuzhnogo berega Kryma* (Soil-biogeocenotic studies in parks and forests of the southern coast of Crimea), *Pochvovedenie*, 1987, No. 7, pp. 89–95.
- Koropachinskii I.Y., Vstovskaya T.N., *Drevesnye rasteniya aziatskoi Rossii* (Woody plants of Asian Russia), Novosibirsk: Geo, 2012, 707 p.
- Kuznetsov V.A., Ryzhova I.M., Stoma G.V., *Changes in the properties of soils of Moscow forest parks under the impact of high recreation loads*, *Eurasian Soil Science*, 2017, Vol. 50, No. 10, pp. 1225–1235.
- Lesnoi plan Moskovskoi oblasti na 2019–2028 gody*, (Forest plan of the Moscow region for 2019–2028), Krasnogorsk, 2018, Book 2, available at: <https://klh.mosreg.ru/download/document/3613606>
- Lukina N.V., Geras'kina A.P., Gornov A.V., Shevchenko N.E., Kuprin A.V., Chernov T.I., Chumachenko S.I., Shanin V.N., Kuznetsova A.I., Teben'kova D.N., Gornova M.V., *Bioraznoobrazie i klimatoreguliruyushchie funktsii lesov: aktual'nye voprosy i perspektivy issledovaniya* (Biodiversity and climate regulating functions of forests: current issues and prospects for research), *Voprosy lesnoi nauki*, 2020, Vol. 3, No. 4, pp. 1–90.
- Lukina N.V., Isaev A.S., Kryshen' A.M., Onuchin A.A., Sirin A.A., Gagarin Y.N., Bartalev S.A., *Prioritetnye napravleniya razvitiya lesnoi nauki kak osnovy ustoichivogo upravleniya lesami* (Research priorities in forest science – the basis of sustainable forest management), *Lesovedenie*, 2015, No. 4, pp. 243–254.
- Mandal S., Chatterjee P., Das N., Banerjee R., Batabual S., Gangopadhyay S., Mondal A., *Modelling the role of urban forest in the regulation of carbon balance in an industrial area of India*, *Acta Ecologica Sinica*, 2022, Vol. 42, No. 5, pp. 553–564. <https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2022.05.005>
- O'Brien L.E., Urbanek R. E., Gregory J.D., *Ecological Functions and human benefits of urban of urban forests*, *Urban Forestry & Urban Greening*, 2022, Vol. 75. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2022.127707>
- Orlov D.S., Biryukova O.N., Sukhanova N.I., *Organicheskoe veshchestvo pochv Rossiiskoi Federatsii* (Organic matter in soils of the Russian Federation), Moscow: Nauka, 1996, 253 p.

- Polyakova G.A., *Flora i rastitel'nost' starykh parkov Podmoskov'ya* (Flora and vegetation of old parks of Podmoskov'ye), Moscow: Nauka, 1992, 224 p.
- Rodin L.E., Bazilevich N.I., *Dinamika organicheskogo veshchestva i biologicheskii krugovorot zol'nykh elementov i azota v osnovnykh tipakh rastitel'nosti zemnogo shara* (Organic matter dynamics and biogeochemical cycles of mineral constituents and nitrogen across the dominant vegetation types around the world), Moscow–Leningrad: Nauka, 1965, 253 p.
- Rysin L.P., Abaturov A.V., Savel'eva L.I., Melankholin P.N., Polyakova G.A., Rysin S.L., *Dinamika i ustoychivost' rekreatsionnykh lesov* (Dynamics and sustainability of recreational forests), Moscow: T-vo nauchnykh izdaniy KMK, 2006, 165 p.
- Rysin L.P., *Rekreatsionnoe lesopol'zovanie: nauchnye i prakticheskie aspekty* (Recreational forest management: scientific and practical aspects), *Lesobiologicheskie issledovaniya na Severo-Zapade taezhnoi zony Rossii: itogi i perspektivy* (Forest biological research in the North-West of the taiga zone of Russia: results and prospects), Petrozavodsk, Proc. of Sci. Conf., dedicated to the 50th anniversary of Forest Institute of Karelian Research Centre of Russian Academy of Sciences, 3–5 October, 2007, Petrozavodsk: KarNTs RAN, 2007, pp. 83–94.
- Rysin S.L., Rysin L.P., *O neobkhodimosti razrabotki kontseptsii rekreatsionnogo lesopol'zovaniya na urbanizirovannykh territoriyakh* (On the necessity of developing of a concept of recreational use of forests in the urbanized areas), *Lesnoi vestnik*, 2011, No. 4, pp. 129–138.
- Schepaschenko D.G., Shvidenko A.Z., Mukhortova L.V., Vedrova E.F., *The pool of organic carbon in the soils of Russia*, *Eurasian Soil Science*, 2013, Vol. 46, No. 2, pp. 107–116.
- Semenyuk O.V., Telesnina V.M., Bogatyrev L.G., Benediktova A.I., Kuznetsova Y.D., *Assessment of intra-biogeocenotic variability of forest litters and dwarf shrub–herbaceous vegetation in spruce stands*, *Eurasian Soil Science*, 2020, Vol. 53, No. 1, pp. 27–38.
- Semenyuk O.V., Telesnina V.M., Bogatyrev L.G., Benediktova A.I., *Structural and functional organization of forest litters as indicators of biological cycling intensity in urban forest stands (an example of Moscow)*, *Eurasian Soil Science*, 2021, Vol. 54, No. 5, pp. 738–749.
- Semenyuk O.V., Telesnina V.M., Bogatyrev L.G., Benediktova A.I., *Otsenka vliyaniya ukhoda za gorodskimi nasazhdeniyami na svoystva podstilok v usloviyakh megapolisa* (The features of urban ecosystem litters according to type of planting care), *Vestnik Mosk. un-ta. Seriya 17. Pochvovedenie*, 2021, No. 2, pp. 3–10.
- Semenyuk O.V., Telesnina V.M., Bogatyrev L.G., Zemskov F.I., *Litters of urban stands as an indicator of the intensity of biological cycling in a megapolis (by the example of Bitsevsky park, Moscow)*, *Eurasian Soil Science*, 2022, Vol. 55, No. 6, pp. 710–721.
- Spitsyna N.T., Dasheeva O.S., *Kompleksnaya otsenka sostoyaniya rekreatsionnykh nasazhdenii goroda Ulan-Ude Respubliki Buryatiya* (Comprehensive assessment of the state of recreational plantations in Ulan-Ude of the Republic of Buryatia), *Khvoynye boreal'noi zony*, 2020, Vol. 38, No. 3–4, pp. 136–145.
- Telesnina V.M., Semenyuk O.V., *Indikatsionnaya rol' travyanogo yarusy v pochvenno-ekologicheskikh issledovaniyakh v usloviyakh ukhoda za ozelenennymi territoriyami g. Moskvy (na primere territorii MGU)* (The indicative role of the grass tier in soil-ecological research in the conditions of caring for the green areas of Moscow (case study of the MSU territory)), *Vestnik MGU. Seriya 17. Pochvovedenie*, 2022, No. 1, pp. 42–51.
- Telesnina V.M., Semenyuk O.V., Bogatyrev L.G., Benediktova A.I., *Osobennosti napochvennogo pokrova i lesnykh podstilok v iskusstvennykh lipovykh nasazhdeniyakh v zavisimosti ot kharaktera ukhoda* (Features of a ground cover and forest litter of artificial lime plantations depending on the nature of care), *Vestn. Mosk. un-ta. Ser. 17. Pochvovedenie*, 2018, No. 2, pp. 3–11.
- Zamolodchikov D.G., Grabovskii V.I., Chestnykh O.V., *Dinamika balansa ugleroda v lesakh federal'nykh okrugov Rossiiskoi Federatsii* (Dynamic pattern of carbon balance in the forests of federal districts of the Russian Federation), *Voprosy lesnoi nauki*, 2018, Vol. 1, No. 1, pp. 1–24.
- Zamolodchikov D.G., Utkin A.I., Korovin G.N., *Opreделение zapasov ugleroda po zavisimym ot vozrasta nasazhdenii konversionno-ob"emnym koeffitsientam* (Determination of carbon stocks by age-dependent conversion-volume coefficients), *Lesovedenie*, 1998, No. 3, pp. 84–93.
- Zonn S.V., Karpachevskii L.O., *Problemy lesnogo pochvovedeniya i sovremennye metody lesorastitel'noi otsenki pochvy* (Issues of forest soil science and modern methods of forest soil assessment), *Pochvovedenie*, 1987, No. 9, pp. 6–15.

УДК 630*181.9

ЭЛЕМЕНТНЫЙ СОСТАВ ВАЛЕЖА РАЗЛИЧНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД И СТАДИЙ РАЗЛОЖЕНИЯ В ШИРОКОЛИСТВЕННОМ ЛЕСУ ЗАПОВЕДНИКА “КАЛУЖСКИЕ ЗАСЕКИ”¹

© 2023 г. Л. Г. Ханина^{а, *}, В. Э. Смирнов^{а, b}, М. В. Бобровский^с^аИнститут математических проблем биологии РАН – филиал Института прикладной математики им. М.В. Келдыша РАН, ул. Профессора Виткевича, д. 1, Пушино, 142290 Россия^бЦентр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, ул. Профсоюзная, д. 84/32 стр. 14, Москва, 117485 Россия^сИнститут физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН – обособленное подразделение ФИЦ ПНЦБИ РАН, ул. Институтская, д. 2, корп. 2, Пушино, 142290 Россия

*E-mail: khanina.larisa@gmail.com

Поступила в редакцию 10.10.2022 г.

После доработки 27.10.2022 г.

Принята к публикации 21.02.2023 г.

Анализировали содержание и массовую концентрацию восьми химических элементов Al, Ca, Cu, K, Mg, Mn, P и Zn в валежной древесине восьми видов деревьев на пяти стадиях разложения. Образцы древесины отбирали на участке массового ветровала 2006 г. в многовидовом широколиственном лесу в заповеднике “Калужские засеки”. Исследовали валеж семи видов лиственных деревьев: клена остролистного (*Acer platanoides*), березы повислой (*Betula pendula*), ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior*), осины обыкновенной (*Populus tremula*), дуба черешчатого (*Quercus robur*), липы сердцевидной (*Tilia cordata*), вяза шершавого (*Ulmus glabra*) и одного хвойного вида дерева – ели европейской (*Picea abies*). Проводили серию однофакторных дисперсионных анализов для оценки влияния видовой принадлежности лежащих стволов и стадии разложения валежа (включая нулевую стадию для контрольных образцов) на плотность, содержание элементов и их массовую концентрацию. Виды деревьев наиболее ярко различались по содержанию и массовой концентрации Mn, Zn, Mg, Ca и K: R^2 изменялся от 50 до 23% для содержания и от 53 до 19% для массовой концентрации элементов указанного ряда. Лидерами по содержанию этих элементов были следующие виды: Mn – клен, береза, ель, липа; Zn – береза и осина; Mg – клен, вяз; Ca – вяз; K – липа, вяз. Стадии разложения древесины оказались значимым фактором вариации для содержания Mn, P, Cu, Zn и Ca: R^2 изменялся от 22 до 16%. В ходе деструкции древесины стволов происходило существенное увеличение содержания указанных элементов. Поддержание циклов биофильных элементов успешнее реализуется при наличии валежа разных видов на разных стадиях разложения.

Ключевые слова: крупные древесные остатки, стадии разложения, биофильные элементы, дисперсионный анализ, рингпорные виды, диффузнопорные виды, отдел Angiospermae, ель европейская, заповедник “Калужские засеки”.

DOI: 10.31857/S0024114823040034, EDN: XONOZA

Крупные древесные остатки (КДО) играют важную роль в круговороте питательных веществ в качестве временного запаса углерода, макро- и микроэлементов, которые становятся доступными для биоты в процессе деструкции валежа (Thom, Seidl, 2016; Harmon et al., 2020). Количественные оценки запасов биофильных элементов в КДО, их динамики в процессе разложения необходимы для моделирования, оценки и прогноза качества выполнения лесами своих экосистемных функций, прежде всего, регулирующей (регулиру-

вание климата, циклов элементов питания, почвенного плодородия) и поддерживающей (почвообразование, сохранение местообитаний организмов) (Millennium Ecosystem Assessment, 2005; Лукина, 2020). Особенности разложения КДО и динамика биофильных элементов в валежной древесине и других компонентах КДО в равнинных широколиственных лесах изучены крайне слабо, что отчасти является следствием относительной редкости этих лесов в настоящее время. Однако в условиях потепления климата площадь широколиственных лесов может заметно увеличиваться (Löf et al., 2012), что определяет особую важность и актуальность их изучения. Полевые

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке РФФ, проект 22-24-01063.

эксперименты по разложению валежа в умеренных лесах были заложены в 2010-х гг. в ряде стран Европы (Fischer et al., 2010; Cornelissen et al., 2012; Müller et al., 2020; и др.). Суть экспериментов заключается в том, что части срубленных стволов разных видов помещали на различающиеся лесные участки и на разных этапах разложения стволов анализировали характеристики валежа, почвы, сообщества деструкторов. Наше исследование, как и упомянутые эксперименты, также проводилось в зоне умеренных лесов, но в естественных условиях многовидового мезофитного широколиственного леса. Цель работы – проверка гипотезы о значимости влияния вида дерева, группы видов деревьев и стадии разложения валежа на элементный состав древесины.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Описание объекта исследования. Исследование проводили в государственном природном заповеднике “Калужские засеки”, который находится в восточноевропейском регионе зоны широколиственных лесов (Растительность ..., 1980), между 53°30′–53°50′ с.ш. и 35°35′–35°55′ в.д. Заповедник расположен в пределах Русской платформы, в северо-западной части Среднерусской возвышенности, на водоразделе рек Оки и Вытебети (приток р. Жиздры). Преобладающие высоты – 150–250 м н.у.м.; наивысшая точка – 275 м. Рельеф образован полого-холмистым покровом ледниковой морены, эрозионный, густо расчлененный овражно-балочной и речной сетью. На ближайшей метеорологической станции Сухиничи (расстояние от района исследования 65 км) среднегодовая температура с 1991 по 2020 год составила 5.9°C, а с 2006 по 2020 гг. – 6.3°C (Булыгина и др., 2022). Самая высокая среднемесячная температура наблюдалась в июле (18.8°C), самая низкая – в январе (–7.3°C). Продолжительность безморозного периода – около 140 дней, вегетационного периода (со среднесуточной температурой выше 5°C) – около 180 дней. Среднегодовое количество осадков с устранением систематических погрешностей осадкомерных приборов с 1991 по 2015 гг. составило 662 мм (Справочник ..., 1967; Ильин и др., 2022).

В июне 2006 г. на южном участке заповедника произошел массовый ветровал вследствие ураганного ветра, сопровождавшегося мощным грозовым ливнем, местами с градом. Ветровал идентифицирован под номером 246 в спутниковой базе данных по ветровальным событиям в лесах европейской части России (Shikhov et al., 2020). По данным космических снимков и наземного картирования было выявлено, что ветровалом поврежден 291 участок площадью от 0.04 до 51 га (Бобровский, Стаменов, 2020); общая площадь поврежденных лесов – 285 га. В наибольшей сте-

пени ветровалом были затронуты средневозрастные и приспевающие леса с доминированием осины и березы, в наименьшей степени – старовозрастные дубравы. Запас валежа (крупных древесных остатков диаметром от 5 см) в 2010 г. варьировал от 198 до 463 м³ га⁻¹ при среднем значении 344 ± 47 м³ га⁻¹ (указано ст. откл. здесь и далее).

Полевые исследования проводили в 2020 г. на участке ветровала, расположенном недалеко от деревни Ягодное. До ветровала участок представлял собой осиново-широколиственный лес с участием дуба, клена, липы и ели. По данным лесоустройства 1999 г., исследованный участок ветровала пришелся на три выдела, формулы древостоя которых были 8Ос2Д, 3Д2Ос1Е1Кл1Лп и 4Ос3Д1Е1Кл1Лп; возраст деревьев первого яруса составлял от 50 до 95 лет (Бобровский, Стаменов, 2020). Почвы – дерново-подзолы на флювиогляциальных песках. По описанию Khanina et al. (2019), растительность на участке тяготеет к ассоциации *Quercus-Tilietum cordatae* Laivinsh 1986 ex Laivinsh in Solomesč et al. 1993.

Методы полевых исследований. С целью изучения влияния видовой принадлежности валежа и стадии его разложения на элементный состав отбирали образцы древесины из валежа 7 видов лиственных деревьев: клена остролистного, березы повислой, ясеня обыкновенного, осины обыкновенной, дуба черешчатого, липы сердцевидной и вяза шершавого, а также одного хвойного вида дерева – ели европейской. Образцы валежа были отнесены к одной из пяти стадий разложения по стандартной методике (Renvall, 1995; Shorohova, Shorohov, 2001) с небольшими изменениями для широколиственных видов (Khanina, Bobrovsky, 2021); древесина на первой стадии была наименее, а на пятой стадии – наиболее разложившейся. Образцы собраны без коры путем отпиливания диска от лежащего бревна, вырезания из него кубиков со стороной около 3 см и фиксации точного размера кубика штангенциркулем. Образцы на последней стадии разложения отбирали в цилиндрический бюкс (объем около 70 см³) путем накрывания субстрата бюксом и последующего его смещения на твердую поверхность с помощью ножа. Контрольные образцы на нулевой стадии разложения были взяты с помощью торцевой фрезы из стоящих живых деревьев тех же видов. Диаметр на высоте груди (ДВН) измеряли для исследованных стоящих деревьев и на расстоянии 1.3 м от основания ствола для лежащих бревен, также измеряли диаметр ствола в месте взятия образца.

Лабораторный анализ. Все образцы древесины были высушены в сушильном шкафу при температуре 60°C в течение 96 ч. и взвешены. Объемная плотность была рассчитана путем деления сухой массы на свежий объем образца. После измельчения образцов проводили определение содержа-

Таблица 1. Характеристики исследованных деревьев восьми видов с числом образцов

Вид дерева	Лежащие стволы			Живые деревья	
	число стволов	средний dbh (ст.откл.)	число образцов	число деревьев (образцов)	средний dbh (ст.откл.)
Клен остролистный	4	22.3 (3.59)	10	2	29.8 (4.60)
Береза повислая	5	26.8 (5.54)	10	2	26.0 (4.24)
Ясень обыкновенный	5	23.3 (4.56)	11	2	17.3 (0.35)
Ель европейская	6	36.5 (3.62)	12	2	48.5 (6.36)
Осина обыкновенная	10	26.2 (4.24)	19	2	43.3 (10.96)
Дуб черешчатый	4	43.0 (12.41)	6	2	36.0 (11.31)
Липа сердцевидная	6	21.7 (2.73)	11	3	32.2 (13.53)
Вяз шершавый	1	28	7	2	35.3 (18.03)
Всего	41	28.1 (8.38)	86	17	33.4 (12.12)

ния (концентрации) Al, Ca, Cu, K, Mg, Mn, P и Zn (мг кг⁻¹ сухой массы) методом атомно-абсорбционной спектрометрии (Agilent Technologies 5110 ICP-OES). Массовую концентрацию (г м⁻³) рассчитывали путем умножения массовой доли на плотность образца.

Статистический анализ. Перед анализом все переменные были преобразованы в десятичные логарифмы для (1) уменьшения влияния выбросов в данных на результаты анализа; (2) приближения данных к нормальному распределению; (3) выполнения требования однородности дисперсий (ослабления связей между средними и дисперсиями) и (4) линеаризации связей в корреляционном анализе. Зависимости между содержаниями анализируемых элементов и измеренными диаметрами валежа оценивали с помощью коэффициента корреляции Пирсона. Влияние видовой принадлежности лежащих деревьев и стадии разложения валежа (включая нулевую стадию для контрольных образцов) на плотность, содержание элементов и их массовую концентрацию оценивали в серии однофакторных дисперсионных анализов (ANOVA). Дисперсионный анализ проводили как для видов, так и для групп видов, объединенных по специфике анатомического строения древесины. Аналогично многим авторам (Cornelissen et al., 2012; Yang et al., 2022) различали три группы древесных видов: (1) ель, у которой, как у всех видов отдела Gymnospermae, проводящие сосуды представлены узкими трахеями; (2) группу диффузнопорных видов: клен, березу, осину и липу, у которых сосуды достаточно однородны по диаметру и равномерно распределены в древесине, и (3) группу рингопорных видов: ясень, дуб и вяз, в древесине которых различаются более крупные сосуды, формирующиеся в начале вегетационного сезона и образующие выраженное кольцо на поперечном срезе, и более мелкие сосуды, формирующиеся летом и осенью (Бенькова, Швейнгрубер, 2004). Для стадий разложения в рамках ANOVA дополнительно оценивали полиномиальные тренды

первого–третьего порядков. С целью выявления переменных, в наибольшей степени характеризующих различия между видами, группами видов и стадиями разложения, рассчитывали v -критерий (Husson et al., 2017). Все расчеты были выполнены в среде статистического программирования R (R Core Team, 2022). В работе был принят 5%-ный уровень значимости.

В анализ было включено 86 образцов из 41 лежащего ствола и по одному образцу из 17 живых стволов восьми видов деревьев, всего 103 образца (табл. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В целом состояние лежащих стволов и древесины спустя 14 лет после массового ветровала очень гетерогенно: на одном стволе и на одном спиле было отмечено до 4-х стадий разложения. На исследуемом участке ветровала практически для каждого вида была найдена древесина на всех стадиях разложения. Исключение составили ель, дуб и вяз: на стволах ели не было найдено древесины на 1-ой стадии (для изучения свойств валежа древесина 1-ой стадии была отобрана со ствола, находящегося рядом с ветровалом); для вяза на исследуемом участке не обнаружили древесины 5-ой стадии, но на участке был найден только 1 лежащий ствол вяза, на котором обнаружена древесина на первых четырех стадиях разложения, а для дуба все лежащие стволы, упавшие во время ветровала, находились на 1-ой или 2-ой стадиях разложения. Древесина дуба на 4-ой стадии разложения была отобрана с крупных скелетных ветвей лежащих стволов.

По размерным характеристикам исследованные стволы ели и дуба значимо превышали стволы всех остальных видов (табл. 1); DBH осины был значимо больше DBH ясеня и липы.

Средняя плотность древесины снизилась более чем в 10 раз от начальных значений у живых деревьев: с 482 ± 135.6 кг м⁻³ до 47 ± 14.5 кг м⁻³ на

Таблица 2. Характеристики образцов: вид, стадия разложения, плотность (кг м^{-3}) и содержание элементов (мг кг^{-1}): среднее значение (ср.) и стандартное отклонение (с.о.)

Виды	Ста- дии	Плотность		Al		Ca		K		Cu		Mg		Mn		P		Zn	
		ср.	с.о.	ср.	с.о.	ср.	с.о.	ср.	с.о.	ср.	с.о.	ср.	с.о.	ср.	с.о.	ср.	с.о.	ср.	с.о.
Клен	0	617.9	3.5	8.4	0.3	1035.5	202.9	804.5	71.4	2.7	1.6	97.0	19.9	37.3	12.3	84.2	2.5	6.8	2.7
	1	432.0	32.4	15.9	7.2	4056.0	1141.3	1083.0	1214.8	5.3	2.9	899.5	296.3	107.9	31.3	94.5	43.1	14.9	5.4
	2	251.5	44.5	32.8	4.6	9135.0	3570.9	975.5	961.0	3.2	0.7	1135.0	489.3	153.5	30.4	161.5	123.7	29.4	2.0
	3	128.6	4.4	20.9	10.1	4312.3	2186.8	2227.7	503.5	2.9	1.6	1137.3	1076.4	209.0	137.0	270.3	213.8	9.7	4.8
	4	76.8	3.9	25.3	8.9	5559.5	2027.3	1329.0	766.5	4.4	4.0	419.0	4.2	134.5	4.9	305.0	93.3	16.5	9.2
Береза	5	38.4	NA	89.0	NA	19375.0	NA	349.0	NA	6.7	NA	629.0	NA	1492.0	NA	345.0	NA	31.0	NA
	0	439.0	13.4	16.3	3.8	1133.0	742.5	728.0	227.7	3.3	0.4	153.5	50.2	65.1	19.7	139.2	80.3	16.3	3.9
	1	402.6	55.6	22.8	11.6	1649.5	419.3	1292.5	313.2	10.4	12.1	304.0	140.0	140.8	24.3	210.5	47.4	23.5	14.9
	2	269.8	19.7	25.5	4.9	3180.5	163.3	1758.5	150.6	2.4	0.1	440.5	14.8	148.4	82.6	152.5	98.3	42.2	25.2
	3	232.9	13.5	43.9	46.9	3518.0	913.6	1553.5	972.3	3.5	3.8	367.0	43.8	74.7	54.2	150.5	162.0	46.7	6.1
Ясень	4	100.7	12.0	109.1	76.2	11353.5	1207.0	635.0	123.0	6.6	1.1	1061.0	625.1	756.6	190.9	502.0	69.3	405.5	116.7
	5	65.3	3.0	106.2	80.7	8679.5	6227.5	1064.0	736.8	7.1	3.1	608.0	551.5	171.7	126.4	382.0	108.9	168.0	70.7
	1	349.6	29.9	23.4	11.4	2053.5	1023.2	1021.0	414.4	2.9	0.8	289.0	48.1	9.8	3.6	91.5	21.9	4.5	1.4
	2	228.7	14.4	18.6	3.5	2373.7	874.8	546.7	158.2	1.7	0.4	159.3	83.6	13.5	6.1	95.9	69.5	6.6	2.4
	3	167.3	10.1	46.5	10.7	1790.5	509.8	393.0	101.8	3.9	3.5	180.5	87.0	15.6	2.2	150.5	7.8	12.6	7.7
Ель	4	94.2	16.3	32.8	5.4	1949.5	43.1	304.0	188.1	2.5	0.8	139.0	89.1	18.8	15.1	88.0	76.4	6.0	2.0
	5	68.0	3.3	89.1	11.5	2302.0	292.7	364.0	205.1	2.6	0.1	136.8	85.1	18.2	1.1	124.3	95.8	9.0	0.8
	0	318.5	2.3	12.5	4.9	3945.5	4804.8	5179.5	4024.5	16.8	4.6	350.4	413.9	64.2	12.5	3354	4573	105	131
	1	359.5	2.8	24.3	1.9	857.5	16.3	330.0	29.7	1.4	0.3	79.0	18.5	73.8	8.8	68.6	31.7	13.2	4.0
	2	239.3	33.3	12.0	10.0	1134.0	278.6	118.5	67.2	1.4	0.1	89.0	17.0	214.9	21.4	26.5	25.6	10.9	3.9
Ель	3	168.0	6.2	55.2	53.4	1201.0	651.9	246.3	133.5	1.2	0.3	102.3	24.1	121.3	14.8	80.5	55.7	11.6	2.5
	4	93.2	7.0	147.7	170.2	2376.5	37.5	761.0	84.9	4.1	2.3	261.5	0.7	366.0	233.3	243.5	145.0	24.2	6.8
	5	43.1	13.7	865.8	319.6	3320.8	469.4	379.7	46.6	4.4	2.3	448.8	104.5	482.6	28.0	258.4	30.0	40.1	2.5

Таблица 2. Окончание

Виды	Ста- дии	Плотность		Al		Ca		K		Cu		Mg		Mn		P		Zn	
		сп.	с.о.	сп.	с.о.	сп.	с.о.	сп.	с.о.	сп.	с.о.	сп.	с.о.	сп.	с.о.	сп.	с.о.	сп.	с.о.
Осина	0	363.3	120.5	53.2	63.4	4576.5	5883.8	1434.5	607.4	44.1	57.9	255.0	72.1	23.1	14.1	441.5	451.8	135.4	173.5
	1	399.9	37.1	13.9	0.2	2270.0	425.7	929.0	379.0	3.3	1.0	215.5	171.8	15.0	9.9	49.3	10.9	19.2	4.0
	2	247.7	6.4	28.7	3.5	5057.3	3707.3	2209.0	2654.1	3.2	0.3	703.0	429.4	49.4	13.8	271.0	303.0	57.9	61.0
	3	148.6	39.5	35.5	33.4	2643.3	1022.7	681.3	430.4	3.0	1.0	239.0	92.6	43.3	7.5	203.0	204.5	30.4	14.7
	4	78.1	13.2	109.9	69.9	6180.3	3296.6	2004.0	1741.2	5.2	3.5	592.5	329.7	93.5	63.9	481.3	257.1	57.8	23.9
Дуб	5	35.1	5.7	337.1	324.3	6779.7	1841.3	888.9	387.0	11.9	4.8	532.3	234.8	245.0	213.6	603.4	220.9	86.0	31.0
	0	513.0	54.8	10.4	0.5	687.5	433.5	888.5	437.7	3.3	2.4	68.8	18.7	26.7	16.1	144.6	106.6	4.0	3.1
	1	468.6	34.9	25.3	10.2	2678.0	2915.2	486.3	74.2	8.9	6.6	109.5	80.5	17.0	7.2	119.1	111.4	9.2	6.1
	2	273.3	NA	16.6	NA	980.0	NA	1034.0	NA	5.1	NA	76.3	NA	34.7	NA	49.5	NA	4.4	NA
	4	91.2	7.0	44.5	10.6	1127.5	197.3	1359.5	252.4	10.0	1.4	86.5	10.6	56.1	14.1	296.0	2.8	9.5	2.1
Липа	0	398.7	122.9	17.4	17.9	4578.3	6613.5	1257.0	638.4	3.9	4.4	278.0	281.5	78.3	60.4	168.0	80.6	14.4	16.1
	1	336.6	27.3	64.8	62.5	3138.5	1758.6	1199.0	165.5	4.6	4.6	191.5	14.8	58.4	14.7	118.0	15.6	17.2	15.3
	2	270.8	40.5	20.3	11.8	2389.0	264.5	2873.0	2250.0	1.7	0.0	345.0	272.9	67.1	4.7	805.0	909.3	11.5	4.2
	3	174.7	20.4	19.5	14.8	3244.0	1108.7	3527.5	676.7	2.9	1.4	431.0	227.7	280.7	91.5	221.5	140.7	4.9	1.2
	4	125.5	7.7	18.1	2.6	3481.5	3198.2	1526.5	932.7	1.5	0.4	327.0	65.1	118.5	14.8	99.5	14.8	4.1	0.1
Вяз	5	53.8	8.0	205.1	262.0	7002.8	3025.4	974.8	241.6	16.5	16.5	360.5	86.1	416.1	531.9	675.7	297.8	36.9	39.5
	0	562.0	18.4	10.6	0.6	4456.0	1476.4	1695.0	205.1	3.2	0.0	299.0	94.8	5.3	5.3	242.5	14.8	5.5	3.5
	1	389.3	5.5	36.2	12.5	6125.5	120.9	3823.0	1598.1	3.2	2.0	683.0	200.8	27.6	27.4	262.5	89.8	19.8	20.1
	2	283.3	NA	18.7	NA	5012.0	NA	972.0	NA	4.7	NA	762.0	NA	15.3	NA	258.0	NA	6.3	NA
	3	176.8	6.9	56.3	41.4	2591.0	53.7	988.5	87.0	1.8	0.0	169.5	0.7	14.5	2.1	126.0	28.3	5.1	0.5
4	139.4	2.5	111.1	100.5	6458.0	923.5	1096.5	140.7	5.6	0.7	625.0	125.9	78.7	69.8	452.5	82.7	9.6	3.0	

Примечание. NA указано для вариантов, когда имеется одно значение в группе (вид-стадия).

Таблица 3. Эффекты видовой принадлежности и стадии разложения валежа на элементный состав древесины в соответствии с результатами ANOVA

Пере- менная	Содержание элемента, мг кг ⁻¹						Массовая концентрация, г м ³				
	источник вариации	df*	SS [#]	MS ^{\$}	F- статистика	P- значение	df	SS	MS	F- статистика	P- значение
Al	Виды	7	2.599	0.371	1.520	0.170	7	1.108	0.158	1.200	0.311
	Остатки	95	23.197	0.244			95	12.531	0.132		
	Стадии	5	13.362	2.672	20.849	<0.001	5	1.131	0.226	1.755	0.129
	Тренд										
	линейный	1	11.395	11.395	88.893	<0.001	1	0.015	0.015	0.118	0.732
	квадр.	1	1.214	1.214	9.474	0.003	1	0.216	0.217	1.679	0.198
	кубич.	1	0.592	0.592	4.620	0.034	1	0.608	0.608	4.716	0.032
Ca	Остатки	97	12.434	0.128			97	12.508	0.129		
	Виды	7	3.355	0.479	4.005	<0.001	7	3.959	0.566	3.712	0.001
	Остатки	95	11.369	0.120			95	14.476	0.152		
	Стадии	5	2.331	0.466	3.649	0.005	5	4.790	0.958	6.811	<0.001
	Тренд										
	линейный	1	1.894	1.894	14.828	<0.001	1	4.505	4.505	32.03	<0.001
	квадр.	1	0.196	0.196	1.537	0.218	1	0.037	0.037	0.267	0.607
Cu	кубич.	1	0.092	0.092	0.723	0.397	1	0.099	0.099	0.702	0.404
	Остатки	97	12.392	0.128			97	13.644	0.141		
	Виды	7	1.766	0.252	2.027	0.059	7	2.650	0.379	2.072	0.054
	Остатки	95	11.825	0.125			95	17.360	0.183		
	Стадии	5	2.938	0.588	5.350	<0.001	5	9.542	1.908	17.681	<0.001
	Тренд										
	линейный	1	0.374	0.375	3.409	0.068	1	8.335	8.335	77.220	<0.001
K	квадр.	1	2.242	2.242	20.415	<0.001	1	0.741	0.741	6.862	0.010
	кубич.	1	0.088	0.088	0.805	0.372	1	0.095	0.095	0.877	0.352
	Остатки	97	10.653	0.110			97	10.470	0.108		
	Виды	7	3.292	0.470	4.095	<0.001	7	6.118	0.874	3.138	0.005
	Остатки	95	10.909	0.115			95	26.460	0.279		
	Стадии	5	0.905	0.181	1.321	0.262	5	18.581	3.716	25.752	<0.001
	Тренд										
Mg	линейный	1	0.544	0.544	3.972	0.049	1	17.950	17.950	124.39	<0.001
	квадр.	1	0.019	0.019	0.138	0.711	1	0.249	0.249	1.727	0.192
	кубич.	1	0.316	0.316	2.303	0.132	1	0.304	0.304	2.109	0.150
	Остатки	97	13.296	0.137			97	13.998	0.144		
	Виды	7	5.144	0.735	7.636	<0.001	7	5.230	0.747	4.651	<0.001
	Остатки	95	9.143	0.096			95	15.260	0.161		
	Стадии	5	1.242	0.248	1.847	0.111	5	6.745	1.349	9.520	<0.001
Mg	Тренд										
	линейный	1	1.078	1.079	8.020	0.006	1	6.054	6.054	42.72	<0.001
	квадр.	1	0.008	0.008	0.062	0.803	1	0.530	0.530	3.742	0.056
	кубич.	1	0.059	0.059	0.442	0.508	1	0.065	0.065	0.455	0.501
	Остатки	97	13.044	0.135			97	13.746	0.142		

Таблица 3. Окончание

Переменная	Содержание элемента, мг кг ⁻¹						Массовая концентрация, г м ³				
	источник вариации	df*	SS [#]	MS [§]	F-статистика	P-значение	df	SS	MS	F-статистика	P-значение
Mn	Виды	7	15.450	2.207	13.400	<0.001	7	13.310	1.902	15.39	<0.001
	Остатки	95	15.650	0.165			95	11.740	0.124		
	Стадии	5	6.787	1.357	5.417	<0.001	5	0.997	0.199	0.804	0.549
	Тренд										
	линейный	1	6.508	6.508	25.969	<0.001	1	0.899	0.899	3.623	0.060
	квадр.	1	0.170	0.170	0.676	0.413	1	0.051	0.051	0.204	0.652
	кубич.	1	0.001	0.001	0.004	0.947	1	0.002	0.002	0.008	0.931
Остатки	97	24.307	0.251			97	24.057	0.248			
P	Виды	7	1.887	0.270	1.516	0.171	7	2.330	0.333	1.752	0.106
	Остатки	95	16.890	0.178			95	18.050	0.190		
	Стадии	5	4.214	0.843	5.613	<0.001	5	6.194	1.239	8.472	<0.001
	Тренд										
	линейный	1	1.555	1.556	10.360	0.002	1	5.070	5.070	34.68	<0.001
	квадр.	1	2.286	2.286	15.226	<0.001	1	0.766	0.766	5.239	0.024
	кубич.	1	0.285	0.285	1.897	0.172	1	0.274	0.274	1.874	0.174
Остатки	97	14.564	0.150			97	14.184	0.146			
Zn	Виды	7	12.510	1.787	13.530	<0.001	7	7.831	1.119	6.896	<0.001
	Остатки	95	12.550	0.132			95	15.411	0.162		
	Стадии	5	4.254	0.851	3.966	0.003	5	3.611	0.722	3.569	0.005
	Тренд										
	линейный	1	2.922	2.922	13.619	<0.001	1	3.203	3.203	15.83	<0.001
	квадр.	1	1.034	1.034	4.819	0.031	1	0.144	0.144	0.714	0.400
	кубич.	1	0.156	0.156	0.727	0.396	1	0.164	0.164	0.811	0.370
Остатки	97	20.809	0.215			97	19.630	0.202			

Примечание. * – степени свободы, # – сумма квадратов, § – средний квадрат, квадр. – тренд квадратичный, кубич. – тренд кубический.

пятой стадии разложения (табл. 2). Начальная плотность сильно варьировала от минимальных значений (менее 300 кг м⁻³ у осины и липы) до более чем 700 кг м⁻³ у ясеня. Плотность на пятой стадии разложения для всех видов была менее 100 кг м⁻³. В совокупности для всех стадий разложения плотность древесины не различалась между видами деревьев ($p = 0.058$), но различалась между группами видов и была значимо выше у рингопорных, чем у диффузопорных видов. Стадии разложения объясняли 93% вариации плотности для всех видов, взятых вместе; плотность значимо уменьшалась (в основном линейно) с увеличением стадии разложения.

Виды деревьев наиболее ярко различались по содержанию и массовой концентрации Mn, Zn,

Mg, Ca и K (табл. 3, 4). Максимум содержания и массовой концентрации Mn наблюдался в среднем у ели, клена остролистного и березы; минимальные средние значения наблюдались у ясеня, вяза и дуба. У липы и осины только массовые концентрации Mn в среднем значимо отличались от общегруппового среднего (были больше и меньше соответственно). Средние значения Zn оказались максимальными у березы и осины, минимальными – у всех рингопорных видов, а также у липы. В целом видовая принадлежность объясняла 50 и 53% вариации показателей Mn (содержания и массовой концентрации соответственно) и 50 и 34% тех же показателей Zn. Средние значения содержания и массовой концентрации Mg были максимальными у клена остролистного, у вяза толь-

Таблица 4. Средние значения содержания (мг кг^{-1}) и массовой концентрации (г м^{-3}) элементов для валежа восьми анализируемых видов деревьев. Полу жирный шрифт – значимо максимальные, подчеркивание – значимо минимальные средние значения по ν -критерию

Виды деревьев	Элементы				
	Ca	K	Mg	Mn	Zn
	Содержание, мг кг^{-1}				
Клен	5990.3	1284.7	761.8	248.8	16.3
Береза	4919.0	1171.9	489.0	226.2	117.0
Ясень	3866.1	787.9	208.9	<u>18.9</u>	<u>8.8</u>
Ель	2156.6	1046.9	229.5	232.1	33.0
Осина	4992.2	1306.1	455.7	106.7	64.3
Дуб	<u>1580.5</u>	873.6	<u>89.4</u>	<u>31.4</u>	<u>7.4</u>
Липа	4232.1	1782.0	321.8	180.9	<u>16.4</u>
Вяз	4919.2	1797.6	479.4	<u>29.7</u>	<u>9.6</u>
	Массовая концентрация, г м^{-3}				
Клен	1044.9	292.3	163.6	31.2	3.6
Береза	757.5	301.1	91.2	38.4	15.1
Ясень	1765.8	339.2	71.1	<u>6.4</u>	<u>2.7</u>
Ель	<u>367.6</u>	<u>278.0</u>	<u>34.4</u>	27.9	6.9
Осина	622.3	222.0	63.4	<u>8.4</u>	9.0
Дуб	595.8	262.2	31.9	8.7	2.5
Липа	967.5	408.5	71.0	26.5	<u>3.4</u>
Вяз	1548.8	647.2	146.3	<u>6.5</u>	3.1

ко массовая концентрация была значимо больше общегруппового среднего, минимальные средние значения (для обоих показателей) наблюдались у ели и дуба. В целом 36 и 26% вариации содержания и массовой концентрации Mg соответственно объяснялись видовой принадлежностью валежа. Для Ca те же значения R^2 составили 23 и 21%; при этом по содержанию Ca ни один вид значимо не отличался в большую сторону от общегруппового среднего, а в меньшую отличались ель и дуб; по массовой концентрации значимо максимальное среднее значение было у вяза, а минимальное – у ели. Для K те же значения R^2 составляли 23 и 19%: максимальные средние значения обоих показателей были у вяза, а минимальные – у ели; помимо вяза, у липы среднее содержание K было гораздо выше общегруппового среднего значения.

Исследуемые нами группы видов также хорошо различались по содержанию и массовой концентрации тех же элементов, хотя значения R^2 были меньшими (от 6 до 43%). Содержание Mn, Zn у группы рингопорных видов оказалось значимо меньше, чем у группы диффузнопорных видов

и чем у ели. Содержание Mg было значимо больше у диффузнопорных, чем у всех остальных групп видов. Содержание K – значимо меньше у ели, чем у остальных групп, а Ca – значимо меньше у ели, чем у группы диффузнопорных видов. По массовой концентрации перечисленных элементов исследуемые группы видов также значимо различались, но существенно слабее.

Стадии разложения древесины оказались значимым фактором вариации для содержания Mn, P, Cu, Zn и Ca: R^2 изменялся в этом ряду от 22 до 16% (табл. 3). Отметим, что содержание Al настолько сильно варьировало в образцах, что логарифмирование значений (как и другие преобразования) не дало возможности рассматривать стадии разложения в качестве фактора изменения этой переменной в дисперсионном анализе. Содержание многих элементов (Ca, Cu, K, P) в образцах, взятых с живых деревьев, также сильно варьировало (рис. 1): максимальные значения более чем в 50 раз превышали минимальные, что было отмечено и в образцах одного вида, и для средних значений разных видов. Вместе с тем содержание Mn, P, Cu, Zn и Ca значимо увеличивалось на пятой стадии; тренд был преимущественно линейным, за исключением P и Cu, для которых квадратичный тренд являлся наиболее значимым (табл. 3). Массовая концентрация элементов ожидается уменьшалась по мере потери массы, с увеличением стадии разложения: тренд был значимым и линейным, и это наблюдалось для всех исследуемых элементов, кроме Mn, для которого тренд оказался незначимым. Для остальных перечисленных выше элементов стадия разложения определяла от 16 до 57% вариации их массовой концентрации.

Для исследуемых образцов древесины наблюдались довольно высокие корреляции содержания элементов между собой (рис. 2). Практически все корреляции были положительные, за исключением K с Mn и Al. Наиболее высокая корреляция наблюдалась между Ca и Mg ($r = 0.77$). Значения $0.5 < r < 0.6$ были для пар Al – Zn, Ca – P, Ca – Zn, K – P, Cu – Zn, Mg – P, Mg – Zn, Mn – Zn и P – Zn. Диаметры ствола на расстоянии 1.3 от корневой шейки и в месте взятия образца древесины не коррелировали с содержанием и массовой концентрацией исследуемых элементов, за исключением Ca и Mg, с которыми наблюдалась значимая, но слабая отрицательная корреляция ($r = -0.33$; $p \leq 0.001$ и $r = -0.26$; $p \leq 0.05$ соответственно).

Содержание всех элементов, анализируемых в настоящей работе, сильно варьировало: коэффициенты вариации нетрансформированных значений по всем видам и по всем стадиям разложения находились в диапазоне от 86% у K до 213% у Al. Высокая вариация содержания элементов на уровне отдельных деревьев известна по литерату-

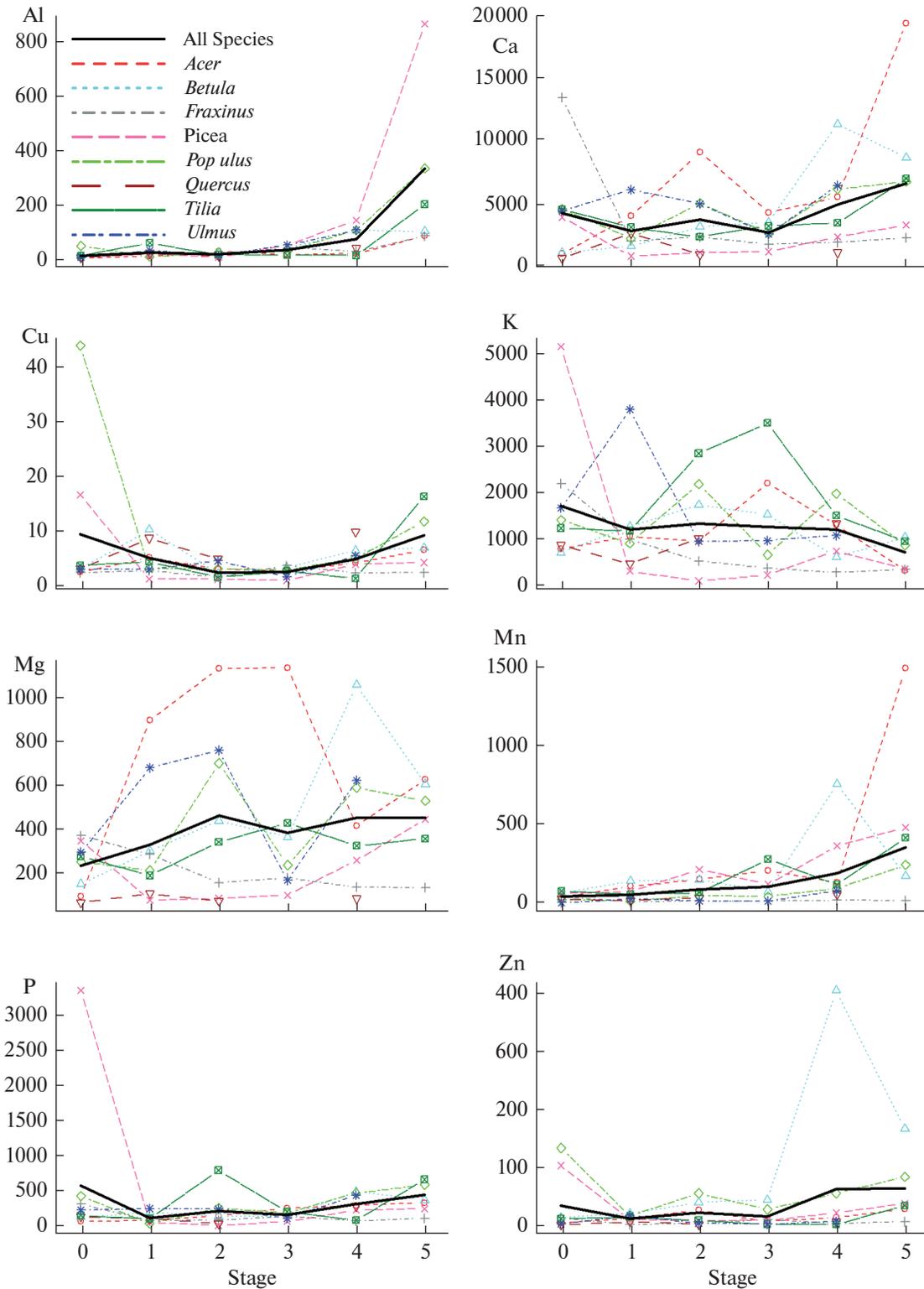


Рис. 1. Тренды концентраций исследуемых химических элементов (мг кг⁻¹) по стадиям разложения валежа для восьми видов деревьев. Полу жирная линия — среднее значение для всех видов.

ре (Rothpfeffer, Karlton, 2007). Несмотря на высокую вариацию и небольшой размер выборок, нами были получены достаточно четкие результаты. Были выявлены (1) увеличение содержания прак-

тически всех анализируемых элементов в ходе разложения и (2) различия в содержании и массовой концентрации элементов у разных видов и групп видов деревьев.

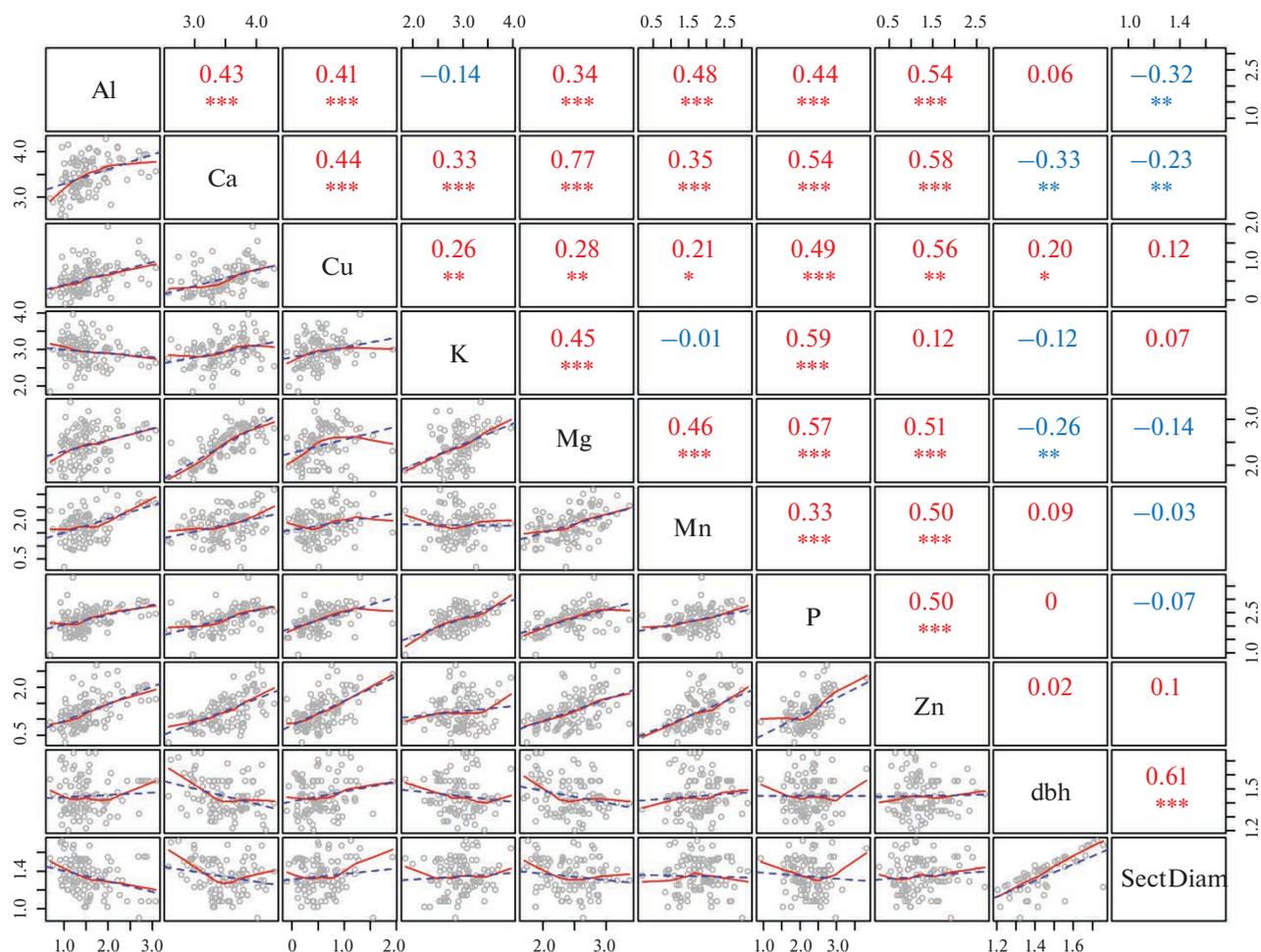


Рис. 2. Корреляции между логарифмами содержания химических элементов в валеже восьми видов деревьев. dbh, SectDiam – диаметры ствола на расстоянии 1.3 от корневой шейки и в месте взятия образца древесины. Символы *, ** и *** обозначают уровень значимости $p \leq 0.05$, 0.01 и 0.001, соответственно.

Отметим, что мы получили довольно низкие значения плотности ели и березы для живых здоровых деревьев: в нашем исследовании средние плотности были 318.5 и 439 кг м^{-3} соответственно, против, например, 395 и 481 кг м^{-3} начальной плотности (Shorohova, Kapitsa, 2014) или 358 и 474 кг м^{-3} первого класса разложения (Yatskov et al., 2003), полученных для тех же видов в бореальных лесах России. Вероятно, это связано с высокими скоростями роста этих типичных бореальных видов в условиях мезофитного широколиственного леса и, возможно, особенно в последние годы. Образцы, взятые коронкой с внешней части стволов, содержали древесину, сформированную в последние годы, для которых были отмечены более высокие значения среднегодовых температур.

Содержание исследованных элементов существенно увеличивалось на последних стадиях разложения. Это было характерно для Mn, P, Cu, Zn и Ca и нетипично для Mg и K, увеличение содержания которых наблюдалось для отдельных видов

на первой, второй и третьей стадиях разложения при падении на четвертой и пятой стадиях (наиболее ярко для K) (рис. 1). Динамика элементов при разложении древесного субстрата в целом совпала с результатами, представленными в работах других авторов. Так, отмечалось возрастание N и P, начиная с 3-ей стадии разложения, в образцах ели, отобранных в горах Швейцарии (Bütler et al., 2007); увеличение содержания N, P и Ca при отсутствии четкой динамики для K и Mg в пнях березы и ели, оставленных после рубок в Южной Финляндии (Palviainen et al., 2010); увеличение содержания N, P, Ca, Mg при уменьшении содержания K в горных дубово-сосновых лесах умеренно-субтропической зоны в Китае (Yuan et al., 2017); возрастание N, P и Ca при постоянном содержании Mg и уменьшении K в валеже в широколиственных лесах в Северной Америке (Gorgolewski et al., 2020). Увеличение содержания более широкого набора элементов – N, Ca, Mn, Cu при уменьшении K и Mg наблюдалось также при раз-

ложении опада в еловых лесах на северном пределе их распространения (Lukina et al., 2017); увеличение содержания N, P, S, Ca, Mn, Mg при постоянном уровне K в древесине ели – в лесах Германии (Herrmann, Bauhus, 2018), увеличение содержания N, P, S, Ca, Mg, Mn, Al и Fe (Dhiedt et al., 2019), а также Zn и Cu (Arnstadt et al., 2016) – в буковых и смешанных лесах Европы. Таким образом, содержание всех исследуемых элементов, кроме K и Mg, в перечисленных работах увеличивалось, хотя другие результаты тоже встречались в литературе (Krankina et al., 1999). Содержание углерода либо слегка возрастало, либо оставалось неизменным. Массовая концентрация элементов в древесине в некоторых работах не уменьшалась; это наблюдалось в случаях, когда потери плотности были невелики. Arnstadt et al. (2016) отмечают, что для Ca, Mg, Fe, Al и Cu концентрации элементов, умноженные на объемную плотность, увеличиваются до момента потери 40–50% плотности, а потом уменьшаются. Аналогичные значения мы наблюдали на наших данных.

Причины увеличения содержания многих элементов в ходе разложения зачастую связывают с потерями массы вследствие микробного дыхания и выноса органического вещества (Krankina et al., 1999; Holub et al., 2001). Однако многочисленные данные свидетельствуют, что только калий, как самый подвижный элемент, уменьшается из-за вымывания (Krankina et al., 1999; Kuehne et al., 2008), содержание остальных элементов либо не меняется (чаще всего это C), либо в процентном отношении увеличивается. Возможно, увеличение содержания многих элементов связано с деятельностью деструкторов – в первую очередь бактерий и грибов. Показано, что валеж заселяется азотфиксирующими бактериями, которые способствуют увеличению содержания азота и повышению активности грибов-ксилобионтов (Tláškal et al., 2021). Также на поздних стадиях разложения грибы, обитающие в почве, начинают колонизировать мягкую разлагающуюся древесину, и на ней появляются микоризные грибы (Lindahl, Tunlid, 2015), которые вносят свой дополнительный вклад в элементный состав древесного субстрата.

Достаточно много исследований в последние годы посвящено содержанию Mn в валеже. Известна высокая роль, которую играет в разложении лигнина марганец пероксидаза (MnP) – фермент, вырабатываемый многими базидомицетами, относящимися к группе белой гнили (Hofrichter, 2002). Аккумуляция больших концентраций Mn в темных пятнах разлагающейся древесины, связанной с базидомицетами, была также показана Blanchette (1984). Min et al. (2022) установили, что MnP участвует не только в разложении лигнина, но и целлюлозы, оказывая синергетический эффект на ее разложение вместе с целлюлазой. При этом обогащение разнообразного древесного субстра-

та марганцем существенно увеличивает скорость разложения лигнина за счет возрастания активности MnP (Sun et al., 2021). Вероятно, грибы потребляют Mn из почвы, увеличивают содержание этого элемента в мицелии и, соответственно, в валеже. Возможно, аналогичные процессы и циклы реализуются и с другими элементами, содержание которых увеличивается на поздних стадиях разложения. Содержание Mn в нашем исследовании изменялось от 1.5 до 1492 мг кг⁻¹ (у живого вяза и клена на пятой стадии разложения соответственно), и в целом содержание Mn было настолько велико, что его массовая концентрация, единственного среди анализируемых элементов, значительно не уменьшалась в ходе разложения. При этом выявлено высокое разнообразие грибного населения на изучаемом участке ветровала: по плодовым телам было выявлено 100 видов базидомицетов, 72 из них относились к грибам белой гнили (Ханина и др., 2022). Вероятно, высокое содержание Mn в валеже на поздних стадиях разложения в основном связано с высоким обилием грибов белой гнили на исследуемом участке.

Наши результаты сравнительного анализа содержания и массовой концентрации 8 элементов у 8 видов деревьев в естественных условиях массового ветровала в целом совпали с результатами полевых экспериментов последних лет (Kahl et al., 2017; Purahong et al., 2018b; Yang et al., 2022). В нашем исследовании практически каждый анализируемый вид дерева характеризовался своим “максимальным” по концентрации элементом, и для всех анализируемых элементов были выявлены свои “аккумуляторные” виды деревьев (табл. 4): Ca – вяз; K – липа, вяз; Mg – клен, вяз; Mn – клен, береза, ель, липа; Zn – береза и осина. Для ясеня и дуба не было выявлено элемента, содержание или массовая концентрация которого была бы максимальной. Однако именно эти виды (вместе с вязом) обычно обладают наименьшей скоростью разложения и тем самым в наибольшей степени способствуют запасанию углерода в лесных экосистемах с КДО. Интересно, что вяз, по нашим наблюдениям, при небольшой скорости разложения также являлся лидером по запасам кальция, калия и магния. В целом рингопорные виды в наименьшей степени аккумулировали исследуемые элементы в отличие от диффузнопорных видов отдела Angiospermae.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши результаты изучения валежа восьми видов деревьев показали, что в ходе деструкции древесины стволов происходит существенное увеличение содержания Mn, P, Cu, Zn и Ca. Значимые отличия по содержанию и массовой концентрации между валежной древесиной разных видов выявлены для Mn, Zn, Mg, Ca и K. Лидерами по

содержанию этих элементов были следующие виды: Mn – клен, береза, ель, липа; Zn – береза и осина; Mg – клен, вяз; Ca – вяз; K – липа, вяз.

Наше исследование подтвердило, что крупные древесные остатки являются принципиально важным компонентом лесных экосистем. Поддержание циклов биофильных элементов успешнее реализуется при наличии валежа разных видов на разных стадиях разложения, что дополняет выводы, полученные при проведении полевых экспериментов о важности разнообразия древесных субстратов в зоне умеренных лесов для поддержания биологического разнообразия деструкторов древесины (Purahong et al., 2018a; Rieker et al., 2022). Описанные нами особенности элементного состава и его динамики в валеже разных видов деревьев можно использовать для оценок круговорота и прогноза изменений концентраций элементов в лесных экосистемах.

Авторы благодарят администрацию заповедника “Калужские засеки” за помощь в организации полевых исследований, а также Ивана Владимировича Жмайлова, ведущего специалиста ФБУ “Российский музей леса”, за активное участие в отборе и подготовке образцов и помощь в выполнении полевых работ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бенькова В.Е., Швейнгрубер Ф.Х. Анатомия древесины растений России. Берн: Хаупт, 2004. 465 с.
- Бобровский М.В., Стаменов М.Н. Катастрофический ветровал 2006 года на территории заповедника “Калужские засеки” // Лесоведение. 2020. № 6. С. 523–536.
- Бульгина О.Н., Разуваев В.Н., Трофименко Л.Т., Швец Н.В. Описание массива данных среднемесячной температуры воздуха на станциях России. Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2014621485. URL: <http://meteo.ru/data/156-temperature#описание-массива-данных> (дата обращения 29.09.2022).
- Ильин Б.М., Бульгина О.Н., Богданова Э.Г., Веселов В.М., Гаврилова С.Ю. Описание массива месячных сумм осадков, с устранением систематических погрешностей осадкомерных приборов. URL: <http://meteo.ru/data/506-mesyachnye-summy-osadkov-s-ustraneniem-sistematiceskikh-pogreshnostej-osadkomernykh-priborov> (дата обращения 25.10.2022).
- Лукина Н.В. Глобальные вызовы и лесные экосистемы // Вестник РАН. 2020. Т. 90. № 6. С. 528–532.
- Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 431 с.
- Справочник по климату СССР. Вып. 8. Часть IV. Влажность воздуха, атмосферные осадки и снежный покров. Л.: Гидрометеиздат, 1967.
- Ханина Л.Г., Волобуев С.В., Смирнов В.Э., Тутукина М.Н., Шелякин П.В., Бобровский М.В. Разнообразие сообществ грибов и бактерий и динамика физико-химических свойств древесины широколиственных видов деревьев и ели европейской в ходе деструкции после массового ветровала // Доклады Международной конференции “Математическая биология и биоинформатика”. Т. 9. Пушино: ИМПБ РАН, 2022. Статья № е. <https://doi.org/10.17537/icmbb22.48>
- Arnstadt T., Hoppe B., Kahl T., Kellner H., Krüger D., Bauhus J., Hofrichter M. Dynamics of fungal community composition, decomposition and resulting deadwood properties in logs of *Fagus sylvatica*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris* // Forest Ecology and Management. 2016. V. 382. P. 129–142.
- Blanchette R.A. Manganese accumulation in wood decayed by white rot fungi // Phytopathology. 1984. V. 74. P. 725–730.
- Bütler R., Patty L., Le Bayon R.-C., Guenat C., Schlaepfer R. Log decay of *Picea abies* in the Swiss Jura Mountains of central Europe // Forest Ecology and Management. 2007. V. 242. № 2–3. P. 791–799.
- Cornelissen J.H.C., Sass-Klaassen U., Poorter L., van Geffen K., van Logtestijn R.S.P., van Hal J. et al. Controls on coarse wood decay in temperate tree species: birth of the LOGLIFE experiment // Ambio. 2012. V. 41. P. 231–245.
- Dhiedt E., De Keersmaecker L., Vandekerckhove K., Verheyen K. Effects of decomposing beech (*Fagus sylvatica*) logs on the chemistry of acidified sand and loam soils in two forest reserves in Flanders (northern Belgium) // Forest Ecology and Management. 2019. V. 445. P. 70–81.
- Fischer M., Bossdorf O., Gockel S., Hansel F., Hemp A., Hesenmoller D., Korte G., Nieschulze J., Pfeiffer S., Prati D., Renner S., Schoning I., Schumacher U., Wells K., Buscot F., Kalko E.K.V., Linsenmair K.E., Schulze E.D., Weisser W.W. Implementing large-scale and long-term functional biodiversity research: the Biodiversity Exploratories // Basic Appl. Ecol. 2010. V. 11. P. 473–485.
- Gorgolewski A., Rudz P., Jones T., Basiliko N., Caspersen J. Assessing coarse woody debris nutrient dynamics in managed northern hardwood forests using a matrix transition model // Ecosystems. 2020. V. 23. P. 541–554.
- Harmon M.E., Fasth B.G., Yatskov M., Kastendick D., Rock J., Woodall C.W. Release of coarse woody detritus-related carbon: A synthesis across forest biomes // Carbon Balance Management. 2020. V. 15. P. 1–21.
- Herrmann S., Bauhus J. Nutrient retention and release in coarse woody debris of three important central European tree species and the use of NIRS to determine deadwood chemical properties // Forest Ecosystems. 2018. V. 5. № 1. 22 p. <https://doi.org/10.1186/s40663-018-0140-4>
- Hofrichter M. Review: lignin conversion by manganese peroxidase (MnP) // Enzyme and Microbial Technology. 2002. V. 30. P. 454–466.
- Holub S.M., Spears J.D., Lajtha K. A reanalysis of nutrient dynamics in coniferous coarse woody debris // Canadian Journal of Forest Research. 2001. V. 31. № 11. P. 1894–1902.
- Husson F., Le S., Pages J. Exploratory Multivariate Analysis by Example Using R. London: Chapman & Hall/CRC Press, 2017. 248 p.
- Kahl T., Arnstadt T., Baber K., Bässler C., Bauhus J., Borken W. et al. Wood decay rates of 13 temperate tree species in rela-

- tion to wood properties, enzyme activities and organismic diversities // *Forest Ecology and Management*. 2017. V. 391. P. 86–95.
- Khanina L.G., Bobrovsky M.V.* Value of large *Quercus robur* fallen logs in enhancing the species diversity of vascular plants in an old-growth mesic broad-leaved forest in the Central Russian Upland // *Forest Ecology and Management*. 2021. V. 491. Article No. 119172.
- Khanina L.G., Bobrovsky M.V., Zhmaylov I.V.* Vegetation diversity on the microsites caused by tree uprooting during a catastrophic windthrow in temperate broadleaved forests // *Russian J. Ecosystem Ecology*. 2019. V. 4. № 3. 1. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2019-3-1>
- Krankina O.N., Harmon M.E., Griazkin A.V.* Nutrient stores and dynamics of woody detritus in a boreal forest: modeling potential implications at the stand level // *Canadian J. Forest Research*. 1999. V. 29. P. 20–32.
- Kuehne C., Donath C., Müller-Using S.I., Bartsch N.* Nutrient fluxes via leaching from coarse woody debris in a *Fagus sylvatica* forest in the Solling Mountains, Germany // *Canadian J. Forest Research*. 2008. V. 38. P. 2405–2413.
- Lindahl B.D., Tunlid A.* Ectomycorrhizal fungi – potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs // *New Phytol.* 2015. V. 205. № 4. P. 1443–1447.
- Löf M., Brunet J., Hickler T., Birkedal M., Jensen A.* Restoring broadleaved forests in southern Sweden as climate changes // A goal-oriented approach to forest landscape restoration. *World Forests*. 2012. V. 16. P. 373–391.
- Lukina N.V., Orlova M.A., Steinnes E., Artemkina N.A., Gorbacheva T.T., Smirnov V.E., Belova E.A.* Mass-loss rates from decomposition of plant residues in spruce forests near the northern tree line subject to strong air pollution // *Environmental Science and Pollution Research*. 2017. <https://doi.org/10.1007/s11356-017-9348-z>
- Millennium Ecosystem Assessment.* Ecosystems and Human Well-being: Synthesis. Washington, DC: Island Press, 2005.
- Min K., Kim Y.H., Kim J., Kim Y., Gong G., Um Y.* Effect of manganese peroxidase on the decomposition of cellulosic components: Direct cellulolytic activity and synergistic effect with cellulase // *Bioresource Technology*. 2022. V. 343. 126138.
- Müller J., Ulyshen M., Seibold S., Cadotte M., Chao A., Bässler C. et al.* Primary determinants of communities in deadwood vary among taxa but are regionally consistent // *Oikos*. 2020. V. 129. P. 1579–1588.
- Palviainen M., Finer L., Laiho R., Shorohova E., Kapitsa E., Vanha-Majamaa I.* Carbon and nitrogen release from decomposing Scots pine, Norway spruce and silver birch stumps // *Forest Ecology and Management*. 2010. V. 259. № 3. P. 390–398.
- Purahong W., Wubet T., Krüger D., Buscot F.* Molecular evidence strongly supports deadwood-inhabiting fungi exhibiting unexpected tree species preferences in temperate forests // *The ISME J.* 2018a. V. 12. № 1. P. 289–295.
- Purahong W., Wubet T., Lentendu G., Hoppe B., Jariyavidyanont K., Arnstadt T., Baber K. et al.* Determinants of deadwood-inhabiting fungal communities in temperate forests: molecular evidence from a large scale deadwood decomposition experiment // *Frontiers in Microbiology*. 2018b. V. 9. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02120>
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2022. URL: <http://www.R-project.org/> (accessed 29.09.2022)
- Renvall P.* Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland // *Karstenia*. 1995. V. 35. № 1. P. 1–51.
- Rieker D., Krah F.-S., Gossner M.M., Uhl B., Ambarli D., Baber K., Buscot F., Hofrichter M., Hoppe B., Kahl T., Kellner H., Moll J., Purahong W., Seibold S., Weisser W.W., Bässler C.* Disentangling the importance of space and host tree for the beta-diversity of beetles, fungi, and bacteria: Lessons from a large dead-wood experiment // *Biological Conservation*. 2022. P. 109521. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109521>
- Rothpfeffer C., Karlton E.* Inorganic elements in tree compartments of *Picea abies*—Concentrations versus stem diameter in wood and bark and concentrations in needles and branches // *Biomass and Bioenergy*. 2007. V. 31. № 10. P. 717–725.
- Shikhov A.N., Chernokulsky A.V., Azhigov I.O., Semakina A.V.* A satellite-derived database for stand-replacing windthrow events in boreal forests of European Russia in 1986–2017 // *Earth System Science Data*. 2020. V. 12. P. 3489–3513.
- Shorohova E., Kapitsa E.* Mineralization and fragmentation rates of bark attached to logs in a northern boreal forest // *Forest Ecology and Management*. 2014. V. 315. № 1. P. 185–190.
- Shorohova E.V., Shorohov A.A.* Coarse woody debris dynamics and stores in a boreal virgin spruce forest // *Ecol. Bull.* 2001. V. 49. P. 129–135.
- Sun T., Yu C., Berg B., Wei Z., Wang L., Liu X., Feng C., Wu Z., Bai W., Zhang L.* Empirical evidence that manganese enrichment accelerates decomposition // *Applied Soil Ecology*. V. 168. 2021. P. 104148. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2021.104148>
- Thom D., Seidl R.* Natural disturbance impacts on ecosystem services and biodiversity in temperate and boreal forests // *Biol. Rev.* 2016. V. 91. № 3. P. 760–781.
- Tláškal V., Brabcová V., Větrovský T., Jomura M., López-Mondéjar R., Monteiro L.M.O., Saraiva J.P., Human Z.R., Cajthaml T., da Rocha U.N., Baldrian P.* Complementary roles of wood-Inhabiting fungi and bacteria facilitate deadwood decomposition // *mSystems*. 2021. V. 6. № 1. e01078–20.
- Yang S., Sterck F.J., Sass-Klaassen U., Cornelissen J.H.C., van Logtestijn R.S.P., Hefting M., Goudzwaard L., Zuo J., Poorter L.* Stem trait spectra underpin multiple functions of temperate tree species // *Frontiers in Plant Science*. 2022. V. 13. 769551. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.769551>
- Yatskov M., Harmon M.E., Krankina O.N.* A chronosequence of wood decomposition in the boreal forests of Russia // *Canadian Journal of Forest Research*. 2003. V. 33. № 7. P. 1211–1226.
- Yuan J., Hou L., Wei X., Shang Z., Cheng F., Zhang S.* Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in the Qinling Mountains, China // *PLoS One*. 2017. V. 12. № 4. e0175203. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175203>

Dead Wood Elements Composition in Different Tree Species and Stages of Decay in the Broad-Leaved Forests of the Kaluzhskie Zaseki Reserve

L. G. Khanina^{1, *}, V. E. Smirnov^{1, 2}, and M. V. Bobrovskiy³

¹*Institute of Mathematical Problems of Biology of RAS, branch of the Keldysh Institute of Applied Mathematics of RAS, Professora Vitkevicha st., 1, Pushchino, 142290 Russia*

²*Center for Forest Ecology and Productivity of the RAS, Profsoyuznaya st., 84/32 bldg. 14, Moscow, 117997 Russia*

³*Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Pushchino Scientific Center for Biological Research of the Russian Academy of Sciences, Institutskaya st., 2, Pushchino, Moscow Oblast, 142290 Russia*

*E-mail: khanina.larisa@gmail.com

The content and mass concentration of eight chemical elements Al, Ca, Cu, K, Mg, Mn, P, and Zn were analysed in dead wood of eight tree species at five stages of decomposition. Wood samples were taken at the site of the mass windfall of 2006 in a multispecies broadleaved forest in the Kaluzhskie Zaseki nature reserve. Deadwood of seven deciduous trees species was studied: maple (*Acer platanoides*), birch (*Betula pendula*), common ash (*Fraxinus excelsior*), common aspen (*Populus tremula*), English oak (*Quercus robur*), linden (*Tilia cordata*), rough elm (*Ulmus glabra*), as well as one coniferous tree species – Norway spruce (*Picea abies*). A series of one-way analyses of variance was carried out to assess the influence of the species and the stage of deadwood decomposition (including the zero stage for control samples) on the density, content of elements and their mass concentration. Tree species most clearly differed in the content and mass concentration of Mn, Zn, Mg, Ca, and K: R^2 varied from 50 to 23% for the content and from 53 to 19% for the mass concentration of elements of the indicated series. The leaders in the content of these elements were the following species: Mn – maple, birch, spruce, linden; Zn – birch and aspen; Mg – maple, elm; Ca – elm; K – linden, elm. The stages of wood decomposition turned out to be a significant factor of variation for the content of Mn, P, Cu, Zn and Ca: R^2 varied from 22 to 16%. During the destruction of wood trunks, a significant increase in the content of these elements occurred. Maintenance of cycles of biophilic elements is more successfully implemented in the presence of deadwood of different species at different stages of decomposition.

Keywords: coarse woody debris, decomposition stages, biophilic elements, ANOVA, ring-porous species, diffuse-porous species, Angiosperms, Norway spruce

Acknowledgements: The work has been carried out with the financial support from the RSF, project № 22-24-01063.

REFERENCES

- Arnstadt T., Hoppe B., Kahl T., Kellner H., Krüger D., Bauhus J., Hofrichter M., Dynamics of fungal community composition, decomposition and resulting deadwood properties in logs of *Fagus sylvatica*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*, *Forest Ecology and Management*, 2016, Vol. 382, pp. 129–142.
- Ben'kova V.E., Shveingruber F.K., *Anatomiya drevesiny rastenii Rossii* (Anatomy of woods of Russia), Bern: Khaupt, 2004, 465 p.
- Blanchette R.A., Manganese accumulation in wood decayed by white rot fungi, *Phytopathology*, 1984, Vol. 74, pp. 725–730.
- Bobrovskii M.V., Khanina L.G., Zapovednik “Kaluzhskie zaseki” (Nature reserve “Kaluzhskie zaseki”), In: *Otsenka i sokhranenie bioraznoobraziya lesnogo pokrova v zapovednikakh Evropeiskoi Rossii* (Evaluation and conservation of biodiversity of the forest cover in nature reserves of European part of Russia), Moscow: Nauchnyi mir, 2000, pp. 104–124.
- Bobrovskii M.V., Stamenov M.N., Vliyanie katastroficheskogo vetrovala 2006 goda na strukturu i sostav lesnoi rastitel'nosti zapovednika “Kaluzhskie zaseki” (An impact of the year 2006 catastrophic windfall on structure and composition of forest vegetation in “Kaluzhskie Zaseki” Natural Reserve), *Lesovedenie*, 2020, No. 6, pp. 523–536.
- Bulygina O.N., Razuvaev V.N., Trofimenko L.T., Shvets N.V., *Opisanie massiva dannykh srednemesyachnoi temperatury vozdukha na stantsiyakh Rossii. Svidetel'stvo o gosudarstvennoi registratsii bazy dannykh № 2014621485* (Description of the data array of average monthly air temperature at stations in Russia. Certificate of state registration of the database), available at: <http://meteo.ru/data/156-temperature#opisanie-massiva-dannykh> (September 29, 2022).
- Bütler R., Patty L., Le Bayon R.-C., Guenat C., Schlaepfer R., Log decay of *Picea abies* in the Swiss Jura Mountains of central Europe, *Forest Ecology and Management*, 2007, Vol. 242, No. 2–3, pp. 791–799.
- Cornelissen J.H.C., Sass-Klaassen U., Poorter L., van Gelfen K., van Logtestijn R.S.P., van Hal J. et al., Controls on coarse wood decay in temperate tree species: birth of the LOGLIFE experiment, *Ambio*, 2012, Vol. 41, pp. 231–245.
- Dhiedt E., De Keersmaecker L., Vandekerckhove K., Verheyen K., Effects of decomposing beech (*Fagus sylvatica*) logs on the chemistry of acidified sand and loam soils in two forest reserves in Flanders (northern Belgium), *Forest Ecology and Management*, 2019, Vol. 445, pp. 70–81.
- Fischer M., Bossdorf O., Gockel S., Hansel F., Hemp A., Hessenmoller D., Korte G., Nieschulze J., Pfeiffer S., Prati D., Renner S., Schoning I., Schumacher U., Wells K., Buscot F., Kalko E.K.V., Linsenmair K.E., Schulze E.D., Weisser W.W., Implementing large-scale and long-term functional biodiver-

- sity research: the Biodiversity Exploratories, *Basic Appl. Ecol.*, 2010, Vol. 11, pp. 473–485.
- Gorgolewski A., Rudz P., Jones T., Basiliko N., Caspersen J., Assessing coarse woody debris nutrient dynamics in managed northern hardwood forests using a matrix transition model, *Ecosystems*, 2020, Vol. 23, pp. 541–554.
- Harmon M.E., Fasth B.G., Yatskov M., Kastendick D., Rock J., Woodall C.W., Release of coarse woody detritus-related carbon: A synthesis across forest biomes, *Carbon Balance Management*, 2020, Vol. 15, pp. 1–21.
- Herrmann S., Bauhus J., Nutrient retention and release in coarse woody debris of three important central European tree species and the use of NIRS to determine deadwood chemical properties, *Forest Ecosystems*, 2018, Vol. 5, No. 1, 22 p.
DOI 10.1186/s40663-018-0140-4
- Hofrichter M., Review: lignin conversion by manganese peroxidase (MnP), *Enzyme and Microbial Technology*, 2002, Vol. 30, pp. 454–466.
- Holub S.M., Spears J.D., Lajtha K., A reanalysis of nutrient dynamics in coniferous coarse woody debris, *Canadian J. Forest Research*, 2001, Vol. 31, No. 11, pp. 1894–1902.
- Husson F., Le S., Pages J., *Exploratory Multivariate Analysis by Example Using R*, London: Chapman & Hall/CRC Press, 2017, 248 p.
- И'ин B.M., Bulygina O.N., Bogdanova E.G., Veselov V.M., Gavrilova S.Yu., *Opisanie massiva mesyachnykh summ osadkov, s ustraneniem sistematicheskikh pogreshnostei osadkomernykh priborov* (Description of the array of monthly precipitation sums, with the elimination of systematic errors of precipitation gauges), available at: <http://meteo.ru/data/506-mesyachnye-summy-osadkov-s-ustraneniem-sistematicheskikh-pogreshnostej-osadkomernykh-priborov> (25 October, 2022).
- Kahl T., Arnstadt T., Baber K., Bässler C., Bauhus J., Borken W. et al., Wood decay rates of 13 temperate tree species in relation to wood properties, enzyme activities and organismic diversities, *Forest Ecology and Management*, 2017, Vol. 391, pp. 86–95.
- Khanina L.G., Bobrovsky M.V., Value of large Quercus robur fallen logs in enhancing the species diversity of vascular plants in an old-growth mesic broad-leaved forest in the Central Russian Upland, *Forest Ecology and Management*, 2021, Vol. 491, Article No. 119172.
- Khanina L.G., Bobrovsky M.V., Zhmaylov I.V., Vegetation diversity on the microsites caused by tree uprooting during a catastrophic windthrow in temperate broadleaved forests, *Russian J. Ecosystem Ecology*, 2019, Vol. 4, No. 3. 1.
DOI 10.21685/2500-0578-2019-3-1
- Khanina L.G., Volobuev S.V., Smirnov V.E., Tutukina M.N., Shelyakin P.V., Bobrovskii M.V., Raznoobrazie soobshchestv грибов i bakterii i dinamika fiziko-khimicheskikh svoystv drevesiny shirokolistvennykh vidov derev'ev i eli evropeiskoi v khode destruktzii posle massovogo vetrovala (Diversity of fungal and bacterial communities and dynamics of physicochemical traits of wood of broad-leaved tree species and European spruce during decomposition after a mass windthrow), *Mathematical biology and bioinformatics*, Proc. of the International Conf., Pushchino: IMPB RAN, 2022, Vol. 9. DOI 10.17537/icmbb22.48
- Krankina O.N., Harmon M.E., Griazkin A.V., Nutrient stores and dynamics of woody detritus in a boreal forest: modeling potential implications at the stand level, *Canadian J. Forest Research*, 1999, Vol. 29, pp. 20–32.
- Kuehne C., Donath C., Müller-Using S.I., Bartsch N., Nutrient fluxes via leaching from coarse woody debris in a Fagus sylvatica forest in the Solling Mountains, Germany, *Canadian J. Forest Research*, 2008, Vol. 38, pp. 2405–2413.
- Lindahl B.D., Tunlid A., Ectomycorrhizal fungi – potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs, *New Phytol.*, 2015, Vol. 205, No. 4, pp. 1443–1447.
- Löf M., Brunet J., Hickler T., Birkedal M., Jensen A., Restoring broadleaved forests in southern Sweden as climate changes, In: *A goal-oriented approach to forest landscape restoration*, World Forests, 2012, Vol. 16, pp. 373–391.
- Lukina N.V., Global'nye vyzovy i lesnye ekosistemy (Global challenges and forest ecosystems), *Vestnik RAN*, 2020, Vol. 90, No. 6, pp. 528–532.
- Lukina N.V., Orlova M.A., Steinnes E., Artemkina N.A., Gorbacheva T.T., Smirnov V.E., Belova E.A., Mass-loss rates from decomposition of plant residues in spruce forests near the northern tree line subject to strong air pollution, *Environmental Science and Pollution Research*, 2017.
DOI 10.1007/s11356-017-9348-z
- Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*, Washington, DC: Island Press, 2005.
- Min K., Kim Y.H., Kim J., Kim Y., Gong G., Um Y., Effect of manganese peroxidase on the decomposition of cellulosic components: Direct cellulolytic activity and synergistic effect with cellulose, *Bioresource Technology*, 2022, Vol. 343, 126138.
- Müller J., Ulyshen M., Seibold S., Cadotte M., Chao A., Bässler C. et al., Primary determinants of communities in deadwood vary among taxa but are regionally consistent, *Oikos*, 2020, Vol. 129, pp. 1579–1588.
- Palviainen M., Finer L., Laiho R., Shorohova E., Kapitsa E., Vanha-Majamaa I., Carbon and nitrogen release from decomposing Scots pine, Norway spruce and silver birch stumps, *Forest Ecology and Management*, 2010, Vol. 259, No. 3, pp. 390–398.
- Purahong W., Wubet T., Krüger D., Buscot F., Molecular evidence strongly supports deadwood-inhabiting fungi exhibiting unexpected tree species preferences in temperate forests, *The ISME J.*, 2018a, Vol. 12, No. 1, pp. 289–295.
- Purahong W., Wubet T., Lentendu G., Hoppe B., Jariyavidyanont K., Arnstadt T., Baber K. et al., Determinants of deadwood-inhabiting fungal communities in temperate forests: molecular evidence from a large scale deadwood decomposition experiment, *Frontiers in Microbiology*, 2018b, Vol. 9. DOI 10.3389/fmicb.2018.02120
- R Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2022, available at: <http://www.R-project.org/> (September 29, 2022).
- Rastitel'nost' evropeiskoi chasti SSSR* (The vegetation of the European part of the USSR), Leningrad: Nauka, 1980, 431 p.
- Renvall P., Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland, *Karstenia*, 1995, Vol. 35, No. 1, pp. 1–51.
- Rieker D., Krah F.-S., Gossner M.M., Uhl B., Ambarli D., Baber K., Buscot F., Hofrichter M., Hoppe B., Kahl T., Kellner H., Moll J., Purahong W., Seibold S., Weisser W.W., Bässler C., Disentangling the importance of space and host tree for the beta-diversity of beetles, fungi, and bacteria:

- Lessons from a large dead-wood experiment, *Biological Conservation*, 2022, p. 109521.
DOI 10.1016/j.biocon.2022.109521
- Rothpfeffer C., Karlton E., Inorganic elements in tree compartments of *Picea abies* – Concentrations versus stem diameter in wood and bark and concentrations in needles and branches, *Biomass and Bioenergy*, 2007, Vol. 31, No. 10, pp. 717–725.
- Shikhov A.N., Chernokulsky A.V., Azhigov I.O., Semakina A.V., A satellite-derived database for stand-replacing windthrow events in boreal forests of European Russia in 1986–2017, *Earth System Science Data*, 2020, Vol. 12, pp. 3489–3513.
- Shorohova E., Kapitsa E., Mineralization and fragmentation rates of bark attached to logs in a northern boreal forest, *Forest Ecology and Management*, 2014, Vol. 315, No. 1, pp. 185–190.
- Shorohova E.V., Shorohov A.A., Coarse woody debris dynamics and stores in a boreal virgin spruce forest, *Ecol. Bull.*, 2001, Vol. 49, pp. 129–135.
- Spravochnik po klimatu SSSR. Vlazhnost' vozdukha, atmosferynye osadki i snezhnyi pokrov*, (USSR climate data. Humidity, precipitation and snow cover), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1967, Vol. 8, Part 4.
- Sun T., Yu C., Berg B., Wei Z., Wang L., Liu X., Feng C., Wu Z., Bai W., Zhang L., Empirical evidence that manganese enrichment accelerates decomposition, *Applied Soil Ecology*, Vol. 168, 2021, p. 104148.
DOI 10.1016/j.apsoil.2021.104148
- Thom D., Seidl R., Natural disturbance impacts on ecosystem services and biodiversity in temperate and boreal forests, *Biol. Rev.*, 2016, Vol. 91, No. 3, pp. 760–781.
- Tláškal V., Brabcová V., Větrovský T., Jomura M., López-Mondéjar R., Monteiro L.M.O., Saraiva J.P., Human Z.R., Cajthaml T., da Rocha U.N., Baldrian P., Complementary roles of wood-inhabiting fungi and bacteria facilitate dead-wood decomposition, *mSystems*, 2021, Vol. 6, No. 1. e01078-20.
- Yang S., Sterck F.J., Sass-Klaassen U., Cornelissen J.H.C., van Logtestijn R.S.P., Hefting M., Goudzwaard L., Zuo J., Poorter L., Stem trait spectra underpin multiple functions of temperate tree species, *Frontiers in Plant Science*, 2022, Vol. 13, 769551.
DOI 10.3389/fpls.2022.769551
- Yatskov M., Harmon M. E., Krankina O. N., A chronosequence of wood decomposition in the boreal forests of Russia, *Canadian J. Forest Research*, 2003, Vol. 33, No. 7, pp. 1211–1226.
- Yuan J., Hou L., Wei X., Shang Z., Cheng F., Zhang S., Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in the Qinling Mountains, China, *PLoS One*, 2017, Vol. 12, No. 4. e0175203.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175203>

УДК 631.433.3:630*114.35:582.475

ВЛИЯНИЕ ЛЕСОРАСТИТЕЛЬНЫХ УСЛОВИЙ НА ЭМИССИЮ CO₂ С ПОВЕРХНОСТИ ПОЧВЫ СРЕДНЕТАЕЖНЫХ СОСНЯКОВ РЕСПУБЛИКИ КОМИ¹

© 2023 г. А. Ф. Осипов*

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, ул. Коммунистическая, д. 28, ГСП-2, Сыктывкар, 167982 Россия

*E-mail: osipov@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 13.09.2022 г.

После доработки 11.10.2022 г.

Принята к публикации 21.02.2023 г.

В связи с большими разбросами оценок эмиссии CO₂ в лесных экосистемах разных типов актуальным остается получение экспериментальных данных по дыханию их почв. Цель работы – охарактеризовать выделение CO₂ с поверхности почв спелых и приспевающих среднетаежных сосняков с учетом лесорастительных условий. Объектами исследования послужили сосняки сфагновые, черничный и бруснично-лишайниковый, произрастающие на территории лесных стационаров Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Республика Коми). Для измерения эмиссии CO₂ использовали газоанализатор LI-COR 8100 в течение 2008–2017 гг. Дана краткая характеристика погодных условий для периода исследований. В течение бесснежного периода относительно высокие значения потока CO₂ из почвы сосняков выявлены в июле (сосняки сфагновые – 1.9–2.9 г С м⁻² сут⁻¹) и августе (2.5–6.6 г С м⁻² сут⁻¹ – сосняки черничный и бруснично-лишайниковый). Определены межгодовая вариабельность скорости среднемесячной эмиссии CO₂ и влияние погодных условий. Выявлена тесная ($R^2 = 0.49–0.77$) положительная взаимосвязь скорости выделения диоксида углерода с температурой почвы. Корреляция этого процесса с влажностью почвы слабая. В течение летних месяцев с дыханием почвы сосняка черничного в атмосферу выносятся 188–442 г С м⁻², вегетационного периода (01.05–30.09) – 279–563 г С м⁻², бесснежного периода (01.05–31.10) – 308–583 г С м⁻², что в 1.5–1.8 раза выше, чем в сосняках сфагновых и бруснично-лишайниковом в течение бесснежного ($p = 0.014$) и вегетационного ($p = 0.020$) периодов. Достоверного влияния лесорастительных условий на потери С-CO₂ в летние месяцы не выявлено ($p = 0.106$). Сосняки лишайниковый и сфагновые были сопоставимы по величине потока С-CO₂ с поверхности почвы как в течение вегетации, так и бесснежный период ($p > 0.05$). Приведенные данные важны при определении расходной части баланса углерода в лесных экосистемах на европейском северо-востоке России.

Ключевые слова: эмиссия CO₂, температура почвы, влажность почвы, сосняк, температурный коэффициент Q_{10}

DOI: 10.31857/S0024114823040071, EDN: XRZZVT

Эмиссия CO₂ (Rs) с поверхности почвы является крупнейшим потоком, обеспечивающим возврат диоксида углерода в атмосферу (Bond-Lamberty, Thomson, 2010). Вместе с тем обобщенные оценки этого процесса характеризуются большими вариациями полученных значений как на региональном (Mukhortova et al., 2021), так и глобальном уровне (Hashimoto et al., 2015). Синтетический анализ, основанный на прямых измерениях дыхания почвы, был предложен как простое решение для глобальных расчетов потока

CO₂ (Sha et al., 2021). Для этих целей создаются базы данных, примерами которых являются материалы в работах (Mukhortova et al., 2020; Jian et al., 2021). Следовательно, накопление экспериментальных данных, поиск и верификация предикторов для оценки величины эмиссии CO₂ с поверхности почв без прямых измерений продолжают оставаться актуальной задачей исследований (Jian et al., 2020).

Анализ упомянутых выше баз данных по дыханию почвы показал, что определение потоков CO₂ из почвы на территории Российской Федерации проводится в нескольких регионах. Так, уникальные многолетние наблюдения за дыханием почв в лесном и луговом ценозах в связи с климатическими трендами выполнены I.N. Kurganova с

¹ Работа выполнена в рамках темы НИР “Зональные закономерности динамики структуры и продуктивности первичных и антропогенно измененных фитоценозов лесных и болотных экосистем европейского северо-востока России”, номер государственной регистрации 122040100031-8.

Таблица 1. Краткая характеристика исследуемых сосняков

Тип леса (№ ППП)	Тип почвы	Лесная подстилка		
		мощность, см	С, %	N, %
Чернично-сфагновый (26)	Торфянисто-подзолисто-глееватая иллювиально-железистая	18.9	37.0–44.8	0.72–0.94
Чернично-сфагновый (4)	Торфянисто-подзолисто-глееватая иллювиально-гумусово-железистая	17.4	34.3–47.3	0.71–0.83
Черничный влажный	Торфянисто-подзолисто-глееватая иллювиально-гумусово-железистая	9.5	45.9	1.30
Бруснично-лишайниковый	Подзол иллювиально-железистый	1.8	46.2	1.04

соавт. (2020) в южном Подмоскowie. Эмиссия CO₂ с поверхности южнотаежных заболоченных хвойных лесов исследована D. Ivanov с соавт. (2020). Сезонная динамика, взаимосвязь дыхания почвы с ее температурой и влажностью изучены в среднетаежных еловых (Машика, 2006; Кузнецов, 2010) и сосновых (Осипов, 2015; Osipov, 2018) экосистемах Республики Коми. Детальные исследования потока CO₂ из почв лиственничных и сосновых лесов в широтном градиенте Красноярского края проведены сотрудниками Института леса им. В.Н. Сукачева (Masyagina et al., 2020; Masyagina et al., 2021). Для Западной Сибири подобные работы выполнены А.А. Vobrik с соавт. (2020). В качестве отдельного направления следует отметить влияние промышленного аэротехногенного загрязнения на дыхание почв (Kadulin, Koptsik, 2013; Сморгалов, Воробейчик, 2016; Kadulin et al., 2017), где рассматривается также эмиссия CO₂ с поверхности ненарушенных участков.

Среднегодовую температуру воздуха и осадки на метеостанции, где ведется непрерывный мониторинг, возможно рассматривать как основные предикторы при модельных оценках выноса углерода с потоком CO₂ с поверхности почв (Курганова и др., 2019; Jian et al., 2020). Однако эти значения могут быть сходны для насаждений разных типов. Вместе с тем обобщенных исследований, характеризующих влияние условий произрастания на эмиссию CO₂ с поверхности почв насаждений, растущих в близких климатических условиях, явно недостаточно. Получение и анализ таких данных позволит вводить поправочные коэффициенты, при помощи которых будет возможен расчет выноса CO₂ с использованием сведений по температуре воздуха и осадкам на метеостанциях. Следовательно, оценка дыхания почвы с учетом лесорастительных условий является актуальной задачей.

Целью данной работы является определение эмиссии CO₂ с поверхности почвы среднетаежных сосняков с учетом лесорастительных условий на северо-востоке европейской части России.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Работа выполнена в средней тайге Республики Коми. Климат района исследований умеренно-континентальный со среднегодовой температурой воздуха 0.1°C и количеством осадков около 700 мм в год, большая часть которых выпадает в виде дождей. Объектами исследования послужили почвы разных типов сосновых лесов, произрастающих на территории Ляльского и Чернамского лесных стационаров Института биологии Коми НЦ УрО РАН (табл. 1). Древесный ярус фитоценозов формирует сосна (*Pinus sylvestris* L.) с небольшой примесью ели (*Picea abies* (L.) Karst.) и березы. Древостой сосняка черничного IV класса бонитета, а сфагновые и лишайниковый сосняки имеют V класс. Лесная подстилка исследуемых насаждений характеризуется кислой (pH 3.5–4.5) реакцией, верхние минеральные горизонты сложены песками.

Эмиссию диоксида углерода с поверхности почвы сосняков измеряли 1–2 раза в месяц в течение бесснежного (май–октябрь) периода. Для определения скорости потока применяли инфракрасный газоанализатор LI-COR 8100 с почвенной камерой 20 см. При измерении камера устанавливалась на пластиковые основания высотой 10 см, заглубленные в лесную подстилку на 5 см. Растения напочвенного покрова срезали, а в случае повторного прорастания их удаляли. Температуру почвы на глубине 10 см определяли датчиком, входящим в комплектацию прибора, что соответствовало нижней границе или F-горизонту лесной подстилки для почв полугидроморфных ландшафтов и элювиальному горизонту подзола иллювиально-железистого. Влажность лесной подстилки и почвы оценивали весовым методом с последующим переводом в объемные единицы.

Линейные или экспоненциальные уравнения наиболее часто применяют для оценки взаимосвязи потока CO₂ из почв с ее гидротермическими условиями. В данной работе использовали экспоненциальные уравнения, которые были приведены к линейному виду:

$$\ln R_s = \alpha X + \beta, \quad (1)$$

где $\ln R_s$ – логарифмированные данные по дыханию почвы, α и β – коэффициенты уравнения, X – температура/влажность почвы.

Преобразование исходных данных по дыханию почвы было выполнено с целью приведения остатков линейной модели к нормальному распределению и однородности дисперсий ошибок линейной модели.

Для оценки реакции дыхания почвы на изменение ее температуры обычно применяют температурный коэффициент Q_{10} , при расчете которого используется коэффициент α из уравнения 1 (Davidson et al., 2006):

$$Q_{10} = e^{\alpha \times 10} \quad (2)$$

где Q_{10} – температурный коэффициент, e – значение экспоненты, α – коэффициент уравнения 1.

Расчет выноса углерода с эмиссией CO₂ с поверхности почвы (C-CO₂) проводили по среднесуточным значениям температуры почвы, измеренным автономными регистраторами НОВО, используя уравнение 3:

$$R_{s_{\text{period}}} = \sum_{n=1}^n R_{10} Q_{10}^{(T-10)/10}, \quad (3)$$

где $R_{s_{\text{period}}}$ – вынос C-CO₂ за временной интервал, г С м⁻², R_{10} – величина R_s при температуре 10°C, Q_{10} – температурный коэффициент, T – среднесуточная температура почвы на глубине 10 см.

Для приспевающего сосняка чернично-сфагнового и сосняка черничного расчет выноса C-CO₂ для данных 2016 и 2017 гг. проводили по величине среднемесячной эмиссии:

$$R_{s_{\text{period}}} = \sum_{n=1}^n R_s N, \quad (4)$$

где $R_{s_{\text{period}}}$ – вынос C-CO₂ за временной интервал, г С м⁻², R_s – величина среднемесячного потока CO₂, г С м⁻² сут⁻¹, N – число дней в месяце.

Вынос C-CO₂ рассчитывали для летних (июнь–август) месяцев, вегетационного (май–сентябрь) и бесснежного периодов (май–октябрь).

Для статистической обработки данных использовали Microsoft Excel 2010 и R 4.03 (R Core Team, 2020). Рассчитывались средние значения и их ошибки. Нормальность распределения исходных данных и остатков линейных моделей регрессии проверяли методом Шапиро-Уилка. Исходя из этих результатов, для парных сравнений использовались t -критерий (p) или критерий Уилкоксона-Манна-Уитни. Дисперсионный анализ (ANOVA или критерий Краскела-Уоллиса в зависимости от нормальности распределения и однородности дисперсий исходных данных) проводили для оценки различий R_s между объектами исследований и среднемесячными значениями.

Статистический анализ выполнен при 95%-ом уровне значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Погодные условия в период наблюдений. Краткая характеристика погодных условий вегетационных периодов в период исследований приведена на рис. 1. Так, в 2008 г., 2014–2015 гг. они были близки к климатической норме, что выражалось в небольшом отклонении средней температуры воздуха и количества осадков ($\approx 0.7^\circ\text{C}$ и 10% соответственно). Период вегетации 2017 г. характеризовался относительно холодной (ниже на 0.7°C) и сырой (больше на 21%) погодой, тогда как в 2010–2011 гг. и 2013 г. она была теплой ($+1.3\dots+2^\circ\text{C}$), с недостатком (меньше на 18–41%) осадков. Теплая ($+0.9\dots+2.1^\circ\text{C}$) погода с обильным (выше на 26–56%) выпадением осадков наблюдалась в 2009 г., 2012 г. и 2016 г. Гидротермический коэффициент (ГТК) Селянинова в вегетационный период 2013 г. составил 1.0, что свидетельствует о слабо засушливых условиях. В 2010–2011 гг. и 2015 г. погодные условия были влажными, а в остальные годы величины ГТК соответствовали избыточному увлажнению, что характерно для региона исследований.

Сезонная динамика потока CO₂ с поверхности почвы. На рис. 2 представлены данные, характеризующие выделение диоксида углерода с поверхности почвы среднетаежных сосняков. В сфагновых типах сообществ относительно большую скорость (1.9–2.9 г С м⁻² сут⁻¹) потока CO₂ наблюдали в июле. В сосняках черничном и лишайниковом в августе отмечали более высокую интенсивность дыхания почвы в течение бесснежного периода. Так, скорость выделения CO₂ в сосняке черничном в этом месяце в годы исследований изменялась от 2.8 до 6.6 г С м⁻² сут⁻¹, а в бруснично-лишайниковом – от 2.5 до 4.2 г С м⁻² сут⁻¹. Смещение максимума эмиссии в этих типах леса, вероятно, обусловлено большим накоплением тепла в почвах вследствие меньшей мощности лесной подстилки, чем в сосняках сфагновых. Кроме этого, по мере уменьшения светового дня в августе в сосняке черничном на поверхность почвы начинает поступать легкоминерализуемый опад, который сформирован листьями черники (*Vaccinium myrtillus* L.), голубики (*Vaccinium uliginosum* L.) и березы и более активно вовлекается в процессы разложения. Относительно низкие величины дыхания почвы во всех исследуемых сосняках отмечались в мае и октябре, которые были как сопоставимы (сосняк сфагновый и сосняк лишайниковый в 2016 г.), так и различались в годы исследований. Факторный анализ показал, что в сосняках во все периоды наблюдений в течение бесснежного периода существовали досто-

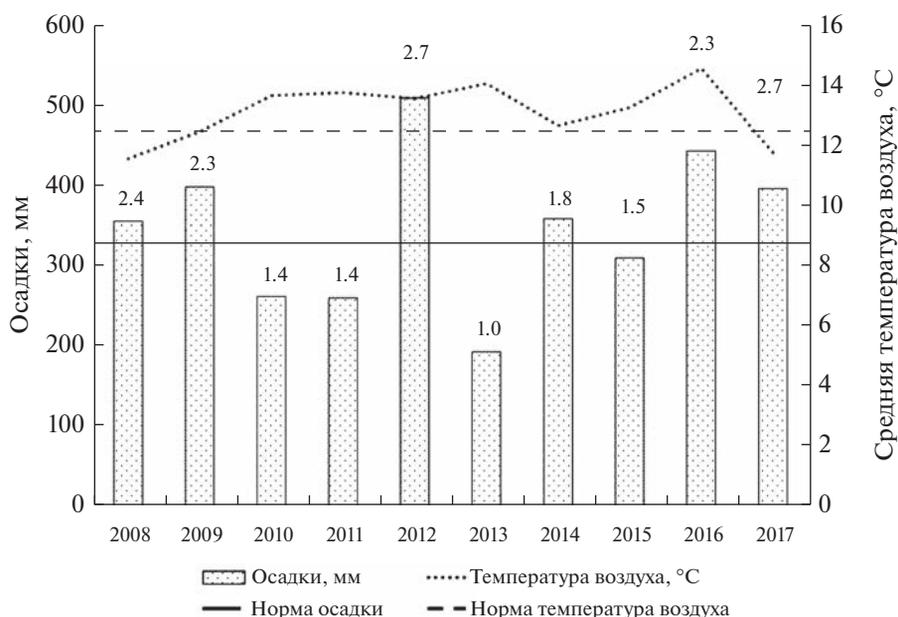


Рис. 1. Средняя температура воздуха и количество поступающих осадков в течение вегетационного периода в годы исследований. Надписи над диаграммой – величина ГТК Селянинова.

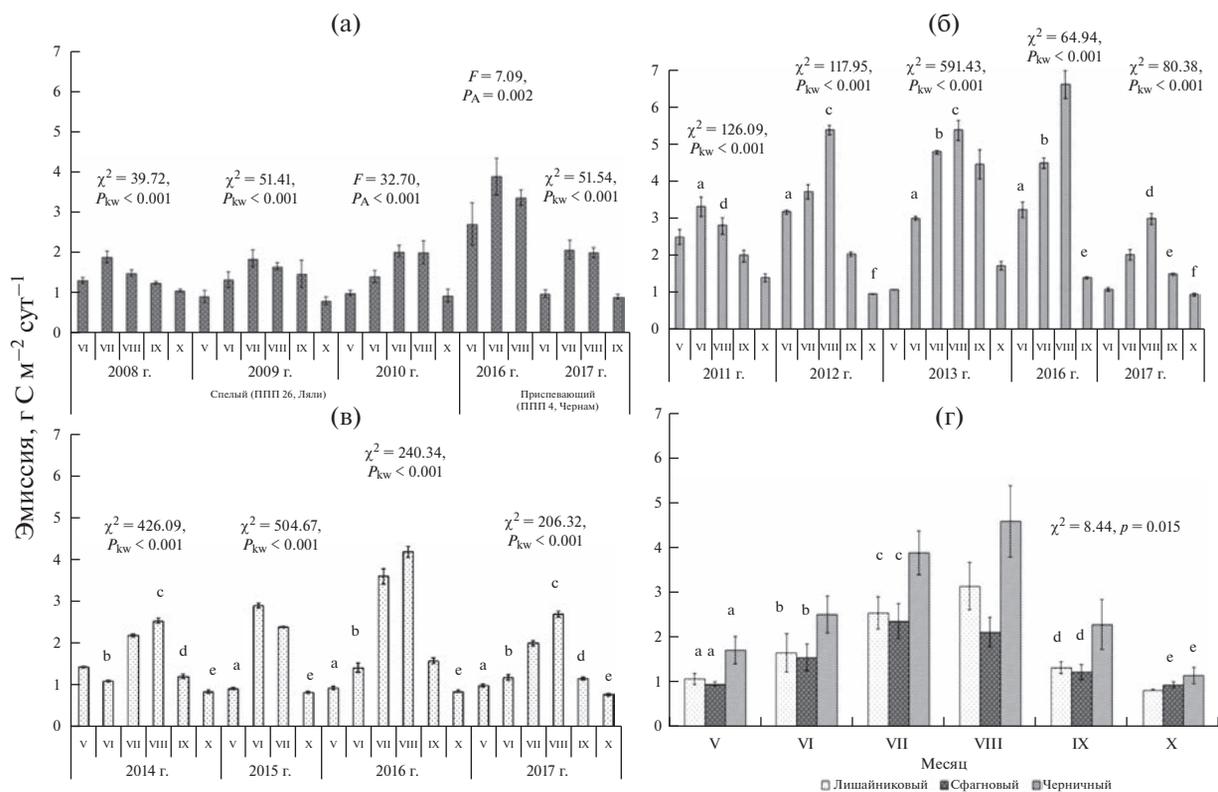


Рис. 2. Выделение углерода с поверхности почвы среднетаежных сосняков: а – чернично-сфагновых; б – черничного; в – бруснично-лишайникового; г – объединенные среднеемесячные данные за все годы исследования. Над диаграммой – результаты факторного анализа. Планки погрешностей – стандартная ошибка. Одинаковыми буквами над столбцами обозначены: на диаграммах а–в показаны месяцы, между которыми отсутствует достоверная межгодовая разница; на диаграмме г – месяцы, в которые не выявлено различий между типами леса.

Таблица 2. Характеристика уравнений ($\ln R_s = \alpha X + \beta$) зависимости эмиссии CO₂ от температуры и влажности почвы

Фактор	Коэффициенты уравнения		R ²	p-value
	α	β		
Сосняки сфагновые				
Температура почвы	0.104	-0.648	0.49	<0.001
Влажность почвы	-0.005	0.661	0.01	0.186
Сосняк черничный				
Температура почвы	0.128	-0.775	0.77	<0.001
Влажность почвы	-0.021	1.253	0.08	0.001
Сосняк бруснично-лишайниковый				
Температура почвы	0.111	-0.815	0.69	<0.001
Влажность почвы	-0.008	0.563	0.02	0.451

верные различия в интенсивности среднемесячной эмиссии CO₂ с поверхности почв.

Условия произрастания оказывают статистически значимое ($p = 0.015$) влияние на интенсивность потока CO₂ с поверхности почвы среднетаежных сосняков (рис. 2г). Сравнение среднемесячных значений CO₂ между отдельными типами леса показало, что в мае достоверные различия Rs между исследованными сообществами отсутствовали ($p > 0.05$). В течение июня – сентября скорость эмиссии диоксида углерода с поверхности почвы сосняка черничного была выше по сравнению с сосняками лишайниковым и сфагновыми в 1.4–2.2 раза, которые, в свою очередь, были сопоставимы по величине дыхания почвы практически во все месяцы, за исключением августа и октября. Довольно близкие величины потока CO₂ в октябре с поверхности почв сосняков черничного и сфагновых, вероятно, обусловлены тем, что их органогенный горизонт предохраняет почву от потери тепла, тогда как быстрое остывание верхних горизонтов подзола иллювиально-железистого в сосняке бруснично-лишайниковом ведет к меньшей скорости дыхания почвы в этот месяц.

Представленные нами данные имеют типичный внутрисезонный ход эмиссии CO₂ с поверхности почвы, приведенный ранее для лесных экосистем средней полосы (Карелин и др., 2014; Ivanov et al., 2020; Kurganova et al., 2020; и др.), европейского севера России (Машика, 2006; Кузнецов, 2010; Kadulin et al., 2017; и др.), Западной и Центральной Сибири (Bobrik et al., 2020; Masyagina et al., 2020; и др.) и Европы (Korkiakoski et al., 2019; Kučinskis, Marozas, 2021; и др.). Как отмечено в приведенных выше работах, сезонная динамика дыхания почвы обусловлена изменениями их температурных условий, развитием подземных органов растений, а также поступлением свежего растительного опада. Максимальные значения потока CO₂ с поверхности почвы исследуемых

нами среднетаежных сосновых сообществ были немного выше по сравнению с сосняками Кольского полуострова и Красноярского края, но ниже в 1.4–2.1 относительно сосняков, произрастающих в южной тайге России, Литве и Финляндии. Следует отметить, что величины дыхания почвы сосняка лишайникового были сходны с насаждениями аналогичного типа в Красноярском крае и выше, чем на Кольском полуострове.

Влияние температуры и влажности почвы на эмиссию CO₂. В табл. 2 представлены обобщенные уравнения, включающие данные по дыханию почвы за весь период наблюдений в среднетаежных сосняках разных типов. Положительная, с достаточно высокими коэффициентами детерминации ($R^2 = 0.49–0.77$) взаимосвязь эмиссии CO₂ с температурой почвы выявлена во всех типах исследуемых сосняков. Влажность почвы оказывает отрицательное влияние на поток диоксида углерода с ее поверхности. Следует также отметить слабую корреляцию ($R^2 = 0.01–0.08$), которая статистически незначима в сосняках сфагновых и бруснично-лишайниковом.

Положительное влияние температуры почвы на интенсивность эмиссии CO₂ с ее поверхности достаточно хорошо освещено для различных типов экосистем (Davidson et al., 2006; Машика, 2006; Курганова и др., 2019; Masyagina et al., 2020; и др.). Вместе с тем авторы отмечают неоднозначную роль влажности почвы. Так, в обзоре, приведенном L. Mukhortova с соавт. (2021), отмечено, что в засушливых условиях увеличение влажности почвы приводит к активизации жизнедеятельности микробиоты и корней и росту скорости дыхания почв, в отличие от переувлажненных сообществ, где наблюдаются ограничение диффузии кислорода и подавление эмиссии CO₂. Данные, показывающие снижение содержания растворенного кислорода при увеличении влажности почвы в среднетаежных сосняках Республики Коми, были

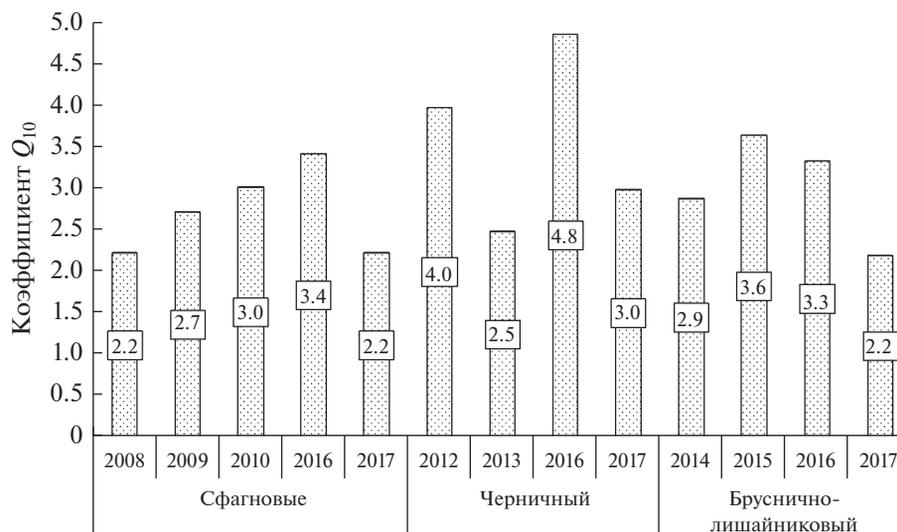


Рис. 3. Величина температурного коэффициента Q_{10} в годы исследований.

приведены ранее К.С. Бобковой (1987). Исследованные нами сосняки произрастают в зоне избыточного увлажнения, что приводит к отрицательному и слабому влиянию влажности почвы на поток диоксида углерода в атмосферу. Близкие к нашим результаты были получены ранее для почв полугидроморфных ландшафтов М.А. Кузнецовым (2010) и Д. Ivanov с соавт. (2020).

Таблица 3. Эмиссия углерода из почвы среднетаежных сосняков, $г С м^{-2}$

Год	Период		
	01.06–31.08	01.05–30.09	01.05–31.10
Сосняки сфагновые			
2009 г.	137.3 ± 12.9 ¹	203.7 ± 19.1	234.0 ± 21.9
2010 г.	135.8 ± 13.4	196.1 ± 19.4	221.8 ± 22.0
2016 г.	306.8 ± 21.6	— ²	—
2017 г.	157.1 ± 8.2	—	—
Сосняк черничный			
2011 г.	208.8 ± 11.4	300.5 ± 35.6	345.2 ± 42.3
2012 г.	248.6 ± 17.4	347.0 ± 24.3	393.0 ± 27.5
2013 г.	240.9 ± 10.8	347.0 ± 15.6	394.4 ± 17.8
2016 г.	441.9 ± 57.4	562.7 ± 63.7	583.3 ± 64.1
2017 г.	188.6 ± 33.5	278.7 ± 37.5	308.2 ± 37.6
Сосняк бруснично-лишайниковый			
2014 г.	179.6 ± 13.7	244.1 ± 16.5	270.5 ± 17.1
2015 г.	174.2 ± 10.5	243.4 ± 15.4	276.2 ± 18.6
2016 г.	211.8 ± 10.0	281.7 ± 12.4	305.0 ± 15.0
2017 г.	158.9 ± 6.4	220.8 ± 8.8	241.7 ± 9.7

¹ — среднее ± ошибка среднего;

² — не рассчитывали.

Значения температурного коэффициента Q_{10} изменялись в годы исследований (рис. 3). Так, в сосняках сфагновых этот показатель варьировал от 2.2 до 3.4, черничном — от 2.5 до 4.8, бруснично-лишайниковом — от 2.2 до 3.6. В литературе приводятся сведения, что коэффициент Q_{10} зависит от условий увлажнения конкретного периода наблюдений (Davidson et al., 2006; Kurganova et al., 2020). Примерно такие же тенденции получены нами в годы, когда исследования проводились на всех объектах. Так, в теплый и влажный 2016 г. наблюдали относительно высокие значения Q_{10} , которые были выше для сосняков сфагновых и черничного, тогда как в “холодный” и влажный 2017 г. этот показатель был ниже. Нами также не обнаружены значимые корреляции между Q_{10} и гидротермическим коэффициентом или средней температурой воздуха в течение вегетации ($p > 0.05$) во всех исследованных насаждениях сосняков.

Установлено, что величина Q_{10} , по различным оценкам, варьирует в широком диапазоне от 2.0 до 8.0 (Машика, 2006; Kurganova et al., 2020; Ivanov et al., 2020; Kučinskis, Marozas, 2021; и др.), что сходно с нашими результатами. По мнению цитированных выше авторов, тип экосистемы и почвы, режим ее температуры и влажности, а также активность микробных сообществ являются наиболее значимыми факторами, определяющими величину температурного коэффициента Q_{10} .

Вынос углерода с эмиссией CO_2 с поверхности почвы. В табл. 3 приведены результаты расчета выноса углерода в атмосферу с эмиссией CO_2 с поверхности почв среднетаежных сосняков. Так, сосняки сфагновые в течение бесснежного периода эмитируют в атмосферу порядка 222–234 $г С м^{-2}$, с существенным (59–61%) вкладом летних меся-

цев. Относительно жаркое лето 2016 г. с частыми ливневыми дождями создало более благоприятные условия как для деструкции растительных остатков опада и мощной торфянистой подстилки сосняка сфагнового, так и дыхания корней деревьев. В результате отмечен достаточно активный вынос углерода дыханием почвы. Следует отметить, что достоверных различий выделения диоксида углерода между летними месяцами в остальные годы не выявлено ($p_t > 0.05$), что для спелого сосняка сфагнового может определяться близкими температурами почвы на глубине 10 см в 2009 и 2010 гг. ($p_t = 0.737$).

В течение бесснежного периода с поверхности подзола иллювиально-железистого сосняка бруснично-лишайникового в атмосферу поступило 242–305 г C м⁻². Доля летних месяцев составляет 63–69%, а вегетационного периода 88–92%, с более высоким участием в 2016 г. Потери углерода с поверхности почвы сосняка черничного с мая по октябрь изменялись от 308 до 583 г C м⁻², которые преимущественно (60–75%) отмечались с июня по август. Необходимо подчеркнуть сходные тенденции выноса углерода в годы, когда измерение происходило одновременно в трех типах сосняков. Выявлено достоверное увеличение (в 1.3–2.2 раза) потерь углерода в форме CO₂ в 2016 г. по сравнению с 2017 г., который был холоднее. Более интенсивный (в 2.0–2.2 раза) рост потока C-CO₂ на болотно-подзолистых почвах, вероятно, связан со снижением количества влаги в органогенных горизонтах, обеспечивших благоприятные условия для деструкции органического вещества и дыхания корней.

Сравнивая вынос углерода в атмосферу в сосняках разных условий произрастания установлено, что его потери с поверхности торфянисто-подзолисто-глеевой иллювиально-гумусово-железистой почвы сосняка черничного в 1.5–1.8 раза выше по сравнению с сосняками сфагновыми и бруснично-лишайниковым в течение бесснежного ($\chi^2 = 8.59$, $p = 0.014$) и вегетационного ($\chi^2 = 7.81$, $p = 0.020$) периодов. Достоверного влияния лесорастительных условий на потери C-CO₂ в летние месяцы не выявлено ($\chi^2 = 4.50$, $p = 0.106$). Сосняки лишайниковый и сфагновые сопоставимы по величине потока C-CO₂ с поверхности почвы как в течение вегетации, так и бесснежного периода ($p > 0.05$).

Анализ литературы показал, что величины потерь углерода с дыханием почв сосновых экосистем варьируют в широких пределах. Так, сосняки лишайниковые и кустарничково-зеленомошные на Кольском полуострове эмитируют в течение летних месяцев 180–360 (Kadulin et al., 2017), а осушенный сосняк в Финляндии за этот же период – 267–285 г C м⁻² (Korkiakoski et al., 2019). Близкие к нашим результаты (286–314 г C м⁻²) для сосня-

ков сходных типов в условиях Сибири приводят О.В. Масыгина с соавт. (2020) для вегетационного периода. За год с поверхности почвы южнотаежного заболоченного сосняка Тверской области выделяется 552 г C м⁻², из которых 92% выносятся в теплый период, а вклад летних месяцев составляет 74% (Ivanov et al., 2020).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлены закономерности сезонной эмиссии CO₂ с поверхности почв приспевающих и спелых среднетаежных сосняков в зависимости от условий произрастания. Погодные условия бесснежного периода во многом определяют поток углерода в атмосферу с дыханием почв. В относительно холодный вегетационный период с избыточным поступлением осадков отмечается снижение среднемесячной скорости потока CO₂ из почв. Более интенсивное дыхание (308–583 г C м⁻² в течение бесснежного периода) отмечено в сосняке черничном на полугидроморфной почве, тогда как эмиссия CO₂ из болотно-подзолистых почв сосняков сфагновых ниже в 1.5–1.8 раза и сопоставима с подзолом иллювиально-железистым сосняка бруснично-лишайникового в отдельные месяцы и временные интервалы. Рассчитано, что на долю вегетации приходится около 90% от выноса углерода в атмосферу из почв с мая по октябрь, а вклад летних месяцев составляет 63–69%. На скорость среднемесячного потока диоксида углерода и выделение C-CO₂ из почв достоверное влияние оказывают условия произрастания. В среднетаежных сосняках температура почвы оказывает положительное ($R^2 = 0.49–0.77$) влияние на эмиссию CO₂, а роль влажности в этом процессе неоднозначна и не всегда статистически значима ($R^2 = 0.01–0.08$). Полученные данные следует использовать при определении расходной части баланса углерода в лесных экосистемах на европейском северо-востоке России.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобкова К.С. Биологическая продуктивность хвойных лесов европейского Северо-Востока. Л.: Наука, 1987. 156 с.
- Карелин Д.В., Почикалов А.В., Замолотчиков Д.Г., Гитарский М.Л. Факторы пространственно-временной изменчивости потоков CO₂ из почв южнотаежного ельника на Валдае // Лесоведение. 2014. № 4. С. 56–66.
- Кузнецов М.А. Динамика содержания органического углерода в заболоченных ельниках средней тайги: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08. Сыктывкар, 2010. 20 с.
- Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Мякшина Т.Н., Сапронов Д.В., Ромашкин И.В., Жмурич В.А., Кудеярков В.Н. Натурная и модельная оценки дыхания лесной дерново-

- подзолистой почвы в Приокско-Террасном биосферном заповеднике // Лесоведение. 2019. № 5. С. 435–448.
- Машика А.В. Эмиссия диоксида углерода с поверхности подзолистой почвы // Почвоведение. 2006. № 12. С. 1457–1463.
- Осипов А.Ф. Эмиссия диоксида углерода с поверхности почвы спелого сосняка черничного в средней тайге Республики Коми // Лесоведение. 2015. № 5. С. 355–366.
- Сморкалов И.А., Воробейчик Е.Л. Механизм стабильности эмиссии CO₂ из лесной подстилки в условиях промышленного загрязнения // Лесоведение. 2016. № 1. С. 34–43.
- Bobrik A.A., Goncharova O.Yu., Matyshak G.V., Ryzhova I.M., Makarov M.I., Timofeeva M.V. Spatial distribution of the components of carbon cycle in soils of forest ecosystems of the northern, middle, and southern taiga of western Siberia // Eurasian Soil Science. 2020. V. 53. № 11. P. 1549–1560.
- Bond-Lamberty B., Thomson A. A global database of soil respiration data // Biogeosciences. 2010. V. 7. № 6. P. 1915–1926.
- Davidson E.A., Janssens I.A., Luo Y. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: moving beyond Q₁₀ // Global Change Biology. 2006. V. 12. P. 154–164.
- Hashimoto S., Carvalhais N., Ito A., Migliavacca M., Nishina K., Reichstein M. Global spatiotemporal distribution of soil respiration modeled using a global database // Biogeosciences. 2015. V. 12. P. 4121–4132.
- Ivanov D., Tatarinov F., Kurbatova J. Soil respiration in paludified forests of European Russia // J. Forest Research. 2020. V. 31. P. 1939–1948.
- Jian J., Bahn M., Wang C., Bailey V.L., Bond-Lamberty B. Prediction of annual soil respiration from its flux at mean annual temperature // Agricultural and Forest Meteorology. 2020. V. 287. № 107961.
- Jian J., Vargas R., Anderson-Teixeira K., Stell E., Herrmann V., Horn M., Kholod N., Manzon J., Marchesi R., Paredes D., Bond-Lamberty B.P. A global database of soil respiration data, Version 5.0. ORNL DAAC, 2021. Oak Ridge, Tennessee, USA.
- Kadulin M.S., Koptsik G.N. Emission of CO₂ by soils in the impact zone of the Severonikel smelter in the Kola subarctic region // Eurasian Soil Science. 2013. V. 46. № 11. P. 1107–1116.
- Kadulin M.S., Smirnova I.E., Koptsyk G.N. The emission of carbon dioxide from soils of the Pasvik nature reserve in the Kola subarctic // Eurasian Soil Science. 2017. V. 50. P. 1055–1068.
- Korkiakoski M., Tuovinen J.P., Penttila T., Sarkkola S., Ojanen P., Minkkinen K., Rainne J., Laurila T., Lohila A. Greenhouse gas and energy fluxes in a boreal peatland forest after clear-cutting // Biogeosciences 2019. V. 16. P. 3703–3723.
- Kučinskas O., Marozas V. Diurnal and seasonal soil CO₂ efflux variation in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forests in the European hemi-boreal zone, Lithuania // J. Elementology. 2021. V. 26. P. 731–754.
- Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O., Khoroshaev D.A., Myakshina T.N., Sapronov D.V., Zhmurin V.A., Kudryarov V.N. Analysis of the long-term soil respiration dynamics in the forest and meadow cenoses of the Prioksko-Terrasny biosphere reserve in the perspective of current climate trends // Eurasian Soil Science. 2020. Vol. 53. № 10. P. 1421–1436.
- Masyagina O.V., Evgrafova S.Y., Menyailo O.V., Mori S., Koike T., Prokushkin S.G. Age-dependent changes in soil respiration and associated parameters in Siberian permafrost Larch stands affected by wildfire // Forests. 2021. V. 12. P. 107.
- Masyagina O.V., Menyailo O.V., Prokushkin A.S., Matvienko A.I., Makhnykina A.V., Evgrafova S.Yu., Mori S., Koike T., Prokushkin S.G. Soil respiration in larch and pine ecosystems of the Krasnoyarsk region (Russian Federation): a latitudinal comparative study // Arabian J. Geosciences. 2020. V. 13. P. 954.
- Mukhortova L., Shchepashchenko D., Shvidenko, A. Soil respiration database. 2020. <http://dare.iiasa.ac.at/107/>
- Mukhortova L., Schepaschenko D., Moltchanova E., Shvidenko A., Khabarov N., See L. Respiration of Russian soils: Climatic drivers and response to climate change // Science of The Total Environment. 2021. V. 785. 147314.
- Osipov A.F. Effect of interannual difference in weather conditions of the growing season on the CO₂ emission from the soil surface in the middle-taiga cowberry-lichen pine forest (Komi Republic) // Eurasian Soil Science. 2018. V. 51. № 12. P. 1419–1426.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, 2020. <https://www.R-project.org/>
- Sha L., Teramoto M., Noh N.J., Hashimoto S., Yang M., Sanwangsri M., Liang N. Soil carbon flux research in the Asian region: Review and future perspectives // J. Agricultural Meteorology. 2021. V. 77. № 1. P. 24–51.

Forest Growing Conditions Affect the CO₂ Emission from the Soil Surface in the Middle Taiga Pine Forests of the Komi Republic

A. F. Osipov*

Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the RAS, Kommunisticheskaya st., 28, Syktyvkar, 167982 Russia

**E-mail: osipov@ib.komisc.ru*

Obtaining the experimental data on soil respiration is relevant due to significant range of CO₂ emission estimates in different ecosystems. The aim of work was to characterize CO₂ emission from soil surface of pine forests growing in different conditions on North-East of European part of Russia. The studies have been carried out in immature and mature pine forests Sphagnosa, Myrtillus and Lichen types located in the Institute of biology of the Komi Science Center, RAS forest stations. Carbon dioxide emission was measured using LI COR 8100 during the May–October periods in 2008–2017. A brief weather conditions characteristic was

given. Higher values of the CO₂ flux from the soil surface was observed in July (1.9–2.9 g C m⁻² day⁻¹ in Sphagnosa type) and August (2.5–6.6 g C m⁻² day⁻¹ in Myrtillus and Lichen types). The year-to-year variability and influence of weather conditions on soil respiration were shown. The soil temperature had a close and positive relationship ($R^2 = 0.49–0.77$) with CO₂ emission whereas correlation with soil moisture was weak. During summertime the efflux of C-CO₂ in a pine forest of Myrtillus type was 188–442 g C m⁻², during the vegetation period (01.05–30.09) – 279–563 g C m⁻² and the snowless period (01.05–31.10) – 308–583 g C m⁻², which is 1.5–1.8 times higher than in the pine forests of Sphagnosa and Lichen types during the snowless period ($p = 0.014$) and growing season ($p = 0.020$). In summertime the losses of carbon were similar ($p = 0.106$). The pine forests of Sphagnosa and Lichen types were comparable in C-CO₂ efflux both during the vegetation and the snowless periods ($p > 0.05$). These data are important in assessing the expenditure part of the carbon balance in forest ecosystems in the European North-East of Russia.

Keywords: CO₂ emission, soil temperature, soil moisture, pine forest, temperature coefficient Q_{10} .

Acknowledgements: This study was performed within the framework of the state budget theme assignment to the Institute of Biology, Komi Science Center, on the theme “Spatiotemporal dynamics of the structure and productivity of phytocenosis in forest and bog ecosystems in the northeast of European Russia” (project no. AAAA-A17-117122090014-8).

REFERENCES

- Bobkova K.S., *Biologicheskaya produktivnost' khvoynykh lesov evropeiskogo Severo-Vostoka* (Biological productivity of coniferous forests of European North-East), Leningrad: Nauka, 1987, 155 p.
- Bobrik A.A., Goncharova O.Yu., Matyshak G.V., Ryzhova I.M., Makarov M.I., Timofeeva M.V., Spatial distribution of the components of carbon cycle in soils of forest ecosystems of the northern, middle, and southern taiga of western Siberia, *Eurasian Soil Science*, 2020, Vol. 53, No. 11, pp. 1549–1560.
- Bond-Lamberty B., Thomson A., A global database of soil respiration data, *Biogeosciences*, 2010, Vol. 7, No. 6, pp. 1915–1926.
- Davidson E.A., Janssens I.A., Luo Y., On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: moving beyond Q_{10} , *Global Change Biology*, 2006, Vol. 12, pp. 154–164.
- Hashimoto S., Carvalhais N., Ito A., Migliavacca M., Nishina K., Reichstein M., Global spatiotemporal distribution of soil respiration modeled using a global database, *Biogeosciences*, 2015, Vol. 12, pp. 4121–4132.
- Ivanov D., Tatarinov F., Kurbatova J., Soil respiration in paludified forests of European Russia, *J. Forest Research*, 2020, Vol. 31, pp. 1939–1948.
- Jian J., Bahn M., Wang C., Bailey V.L., Bond-Lamberty B., Prediction of annual soil respiration from its flux at mean annual temperature, *Agricultural and Forest Meteorology*, 2020, Vol. 287, № 107961.
- Jian J., Vargas R., Anderson-Teixeira K., Stell E., Herrmann V., Horn M., Kholod N., Manzon J., Marchesi R., Paredes D., Bond-Lamberty B.P., *A global database of soil respiration data*, Version 5.0. ORNL DAAC, 2021. Oak Ridge, Tennessee, USA.
- Kadulin M.S., Koptsik G.N., Emission of CO₂ by soils in the impact zone of the Severonikel smelter in the Kola subarctic region, *Eurasian Soil Science*, 2013, Vol. 46, No. 11, pp. 1107–1116.
- Kadulin M.S., Smirnova I.E., Koptsyk G.N., The emission of carbon dioxide from soils of the Pasvik nature reserve in the Kola subarctic, *Eurasian Soil Science*, 2017, Vol. 50, pp. 1055–1068.
- Karelin D.V., Pochikalov A.V., Zamolodchikov D.G., Girtarskii M.L., Factors of spatiotemporal variability of CO₂ fluxes from soils of southern taiga spruce forests of Valdai, *Contemporary Problems of Ecology*, 2014, Vol. 7, No. 7, pp. 743–751.
- Korkiakoski M., Tuovinen J.P., Penttila T., Sarkkola S., Ojanen P., Minkkinen K., Rainne J., Laurila T., Lohila A., Greenhouse gas and energy fluxes in a boreal peatland forest after clear-cutting, *Biogeosciences*, 2019, Vol. 16, pp. 3703–3723. <https://doi.org/10.5194/bg-16-3703-2019>
- Kučinskas O., Marozas V., Diurnal and seasonal soil CO₂ efflux variation in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forests in the European hemi-boreal zone, Lithuania, *J. Elementology*, 2021, Vol. 26, pp. 731–754. <https://doi.org/10.5601/jelem.2021.26.1.2124>
- Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O., Khoroshaev D.A., Myakshina T.N., Saponov D.V., Zhmurin V.A., Kuderyarov V.N., Analysis of the long-term soil respiration dynamics in the forest and meadow cenoses of the Prioksko-Terrasny biosphere reserve in the perspective of current climate trends, *Eurasian Soil Science*, 2020, Vol. 53, No. 10, pp. 1421–1436.
- Kurganova I.N., Lopes De Gerenyu V.O., Myakshina T.N., Saponov D.V., Zhmurin V.A., Kuderyarov V.N., Romashkin I.V., Experimental and model estimates of respiration of the forest sod-podzolic soil in the Prioksko-Terrasny Nature Reserve, *Contemporary Problems of Ecology*, 2020, Vol. 13, No. 7, pp. 813–824.
- Kuznetsov M.A., *Dinamika sodержaniya organicheskogo ugleroda v zabolochennykh el'nikakh srednei taigi. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* (Dynamics of organic carbon content in boggy spruce forests in the middle taiga. Extended abstract of Candidate's biol. sci. thesis), Syktyvkar: IB Komi NTs UrO RAN, 2010, 18 p.
- Mashika A.V., Carbon dioxide emission from the surface of podzolic soils, *Eurasian Soil Science*, 2006, Vol. 39, No. 12, pp. 1312–1317.
- Masyagina O.V., Evgrafova S.Y., Menyailo O.V., Mori S., Koike T., Prokushkin S.G., Age-dependent changes in soil respiration and associated parameters in Siberian permafrost Larch stands affected by wildfire, *Forests*, 2021, Vol. 12, p. 107.

- Masyagina O.V., Menyailo O.V., Prokushkin A.S., Matvienko A.I., Makhnykina A.V., Evgrafova S.Yu., Mori S., Koike T., Prokushkin S.G., Soil respiration in larch and pine ecosystems of the Krasnoyarsk region (Russian Federation): a latitudinal comparative study, *Arabian J. Geosciences*, 2020, Vol. 13, pp. 954.
- Mukhortova L., Schepaschenko D., Moltchanova E., Shvidenko A., Khabarov N., See L., Respiration of Russian soils: Climatic drivers and response to climate change, *Science of The Total Environment*, 2021, Vol. 785, 147314.
- Mukhortova L., Shchepashchenko D., Shvidenko A., *Soil respiration database*, 2020, available at: <http://dare.iiasa.ac.at/107/>
- Osipov A.F., Effect of interannual difference in weather conditions of the growing season on the CO₂ emission from the soil surface in the middle-taiga cowberry–lichen pine forest (Komi Republic), *Eurasian Soil Science*, 2018, Vol. 51, No. 12, pp. 1419–1426.
- Osipov A.F., Emissiya dioksida ugleroda s poverkhnosti pochvy spelogo sosnyaka chernichnogo v srednei taige Respubliki Komi (Carbon dioxide emission from the soil surface in mature bilberry pine forest in Middle Taiga of the Komi Republic), *Lesovedenie*, 2015, No. 5, pp. 356–366.
- R Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, 2020, available at: <https://www.R-project.org/>
- Sha L., Teramoto M., Noh N.J., Hashimoto S., Yang M., Sanwangsri M., Liang N., Soil carbon flux research in the Asian region: Review and future perspectives, *J. Agricultural Meteorology*, 2021, Vol. 77, No. 1, pp. 24–51.
- Smorkalov I.A., Vorobeichik E.L., Mekhanizm stabil'nosti emissii CO₂ iz lesnoi podstilki v usloviyakh promyshlennogo zagryazneniya (The mechanism involved in formation of stable CO₂ emission from the forest litter under industrial pollution), *Lesovedenie*, 2016, No. 1, pp. 34–43.

УДК 630.261

ФОРМИРОВАНИЕ ДРЕВОСТОЕВ НА ВЫРАБОТАННЫХ ТОРФЯНЫХ БОЛОТАХ СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2023 г. А. Н. Уланов^{а, б, *}, А. В. Смирнова^{а, б}, Н. А. Уланов^{а, б}^аВятский государственный агротехнологический университет, Октябрьский проспект, д. 133, Киров, 610017 Россия^бКировская лугоболотная опытная станция, п. Юбилейный, Оричевский район, Кировская область, 612097 Россия

*E-mail: bolotoagro50@mail.ru

Поступила в редакцию 08.12.2021 г.

После доработки 04.05.2022 г.

Принята к публикации 18.10.2022 г.

Установлено, что направленное конструирование лесолуговых болотных агроландшафтов на месте выбывших из-под промышленной торфодобычи территорий – наиболее перспективный и экологичный путь восстановления биосферных функций нарушенных болотных экосистем. Особая роль в экологическом каркасе формирующегося агроландшафта принадлежит лесным культурам. Многолетние исследования показывают, что основу будущих культурных древостоев составляют сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) и береза повислая (*Betula pendula*). При искусственном залесении наилучший результат получен на дегроторфоземах остаточно-оглеенных, где слой торфа не превышает 20–30 см, а норма осушения – 80–100 см. Наиболее оптимальные условия развития всех древесно-кустарниковых видов отмечены возле открытых мелиоративных каналов. В этом случае лесопосадки обустраиваются в виде полезащитных лесополос шириной 10–15 м. Естественное залесение как альтернативный вариант возможен, но отличается более замедленной динамикой и незначительным приростом запасов товарной древесины. Процесс самовосстановления также в значительной мере зависит от степени сработки остаточной залежи и степени ее обводненности. В структуре постболотного лесолугового ландшафта доля леса должна составлять не менее 20–30%.

Ключевые слова: выработанные торфяники, лесолуговой ландшафт, древесная культура, лесополоса, мелиоративный канал, экологический каркас, слой торфа, норма осушения.

DOI: 10.31857/S0024114823040137, EDN: XXGQSA

Болотные экосистемы выполняют различные биосферные функции: геохимическую, водно-климаторегулирующую, газорегулирующую и др. Одна из них – аккумулярующая, при которой в процессе торфообразования происходит отложение и накопление огромного количества различных биогенных элементов и, прежде всего, углерода и азота. В 70–80-х годах прошлого столетия торфяной фонд России, Беларуси, Украины и других республик активно разрабатывался. Добытое сырье большей частью использовалось в качестве местного топлива либо для нужд сельского хозяйства. При осушении и последующей добыче торфа в результате окисления органического вещества торфа большинство этих элементов вновь возвращаются в атмосферу в виде так называемых парниковых газов (CO₂, CH₄, H₂S, N₂O и др.). Это явление, по мнению некоторых специалистов (Каменова, 2018), может усугубить ситуацию по качеству приземного слоя воздуха. Снизить до экологического минимума выделение азот- и углеродсодержащих газов можно путем залужения выработанных земель либо их залесения. Однако, как показывает опыт и практика использования

этих антропогенно нарушенных природных объектов, наиболее рациональный путь – это создание на них лесолуговых средозащитных постболотных агроландшафтов, где в определенном соотношении чередуются кормовые и лесные фитоценозы. Лесные древостой размещаются либо в виде отдельных залесенных участков, мозаично перемежающихся с производственными полями, либо в форме лесных полос, расположенных на одной из сторон мелиоративных каналов.

Такие ландшафтно-структурные конструкции считаются наиболее комфортной средой обитания и для природопользователя, и для большинства представителей водно-болотной фауны и флоры. Лесная культура здесь рассматривается как один из ключевых элементов всего экологического каркаса ландшафта.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Основным объектом исследований служит типичный для северо-востока европейской части низинный торфомассив “Гадовское” общей площадью около 3000 га, расположенный в 30 км к

западу от г. Кирова. Начиная с 1936 г. по 1975 г. около 2000 га выработано послойно-фрезерным способом. По мере выхода из-под торфодобычи производственные участки после рекультивации и ремонта осушительной сети частями передавались под сельскохозяйственное производство для выращивания кормовых культур. Около 400 га выработок вновь вернулись в ведение гослесфонда под лесовосстановление. Таким образом, на момент оценочных действий сформировался оригинальный постболотный техногенный ландшафт, в структуре которого лесная культура искусственного и естественного происхождения вместе с сохранившимися окрайками составила более 30%. Вторичный древостой на большей части ландшафта имеет средний возраст 45–50 лет. На землях, переданных в сельскохозяйственное производство, он представлен в основном в форме 35–40-летних полезащитных лесополос шириной 5–20 м, размещенных по обе стороны мелиоративных каналов. На кормовых полях первой очереди освоения лесополосы образовались путем естественного зарастания, поэтому в их составе доминируют лиственные породы, на полях последней очереди освоения в древостое лесополос преобладает сосна обыкновенная, высаженная вручную.

Для наблюдения за древесными культурами были оборудованы мониторинговые площадки, отличающиеся мощностью остаточного слоя торфа, степенью его разложения, ботаническим составом, глубиной залегания грунтовых вод и сроком выхода из-под торфодобычи. Площадь делянки от 25 до 100 м², повторность 4-кратная. Ежемесячно проводятся наблюдения за формированием фитомассы лиственных пород, длиной и плотностью иголок у хвойных, развитием корневой системы, степенью поражения грибами, лишайниками и вредителями. На основании вычисления плотности древостоя, замеров диаметра ствола, высоты деревьев с периодичностью 1 раз в 5 лет определяется динамика запасов общей и товарной древесины. В аналогичном режиме проводится полное описание всего фитоценоза: водорослей, лишайников, мхов, грибов, трав, кустарников и деревьев. Наблюдения за влиянием удобрений на формирование древостоя осуществлялись по восьмерной схеме: контроль, N, P, K, PK, NK, NP, NPK. Таксационная оценка древесной растительности проводилась по методике А.Ф. Тимофеева (Тимофеев, 1995).

Цель исследований – установить хозяйственно-экологическую и средообразующую роль вторичной лесной культуры в формировании лесолугового постболотного агроландшафта.

Задачи:

1. Изучить динамику искусственного и естественного залесения выработанных торфяников в зависимости от условий местообитания.

2. Выявить структуру и доминирующую культуру в зависимости от происхождения древостоя.

3. Определить запасы товарной древесины и оптимальные условия для их формирования.

4. Установить влияние удобрений на формирование древесной культуры.

5. Изучить влияние древесно-кустарниковой растительности на процессы окультуривания выработанной почвы.

6. Дать оценку вторичного древостоя как среды обитания постболотной флоры и фауны.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На формирование древостоя и его структуру в условиях выработанных торфяников оказывают влияние многие факторы: режим использования земель, степень их сработки, свойства торфа остаточной залежи, глубина залегания грунтовых вод, длительность освоения выбывших площадей и др. В соответствии с концепцией освоения, окультуривания и дальнейшего использования выработанных торфяников под сельское хозяйство отводятся наиболее оторфованные участки, где сохранилась значительная часть торфяной залежи. Опыт и практика показывают, что возделывание кормовых культур лишь тогда экономически оправдано, когда остается не менее 50–60 см торфа (Зверков, 1982). Наиболее активный период сельскохозяйственного использования, как правило, начинается после реконструкции осушительной сети, оставшейся после промышленной торфодобычи под нужды культурных растений, требующих более глубокого осушения. По классической технологии на открытой осушительной сети проводится регулярный профилактический уход и ремонт каналов. Один из элементов этой технологии – залужение откосов и периодическое их подкашивание. Это осуществимо, пока по обе стороны каналов и в самом русле не начинает развиваться кустарниково-древесная растительность. Сама приканавная полоса шириной 3–5 м при отчуждении кормовой фитомассы в целях предупреждения эрозии также не скашивается, отчего на этой территории достаточно быстро развивается обильный травяно-кустарниково-древесный фитоценоз.

Создание полезащитных лесных полос на всей территории, используемой под сельскохозяйственное производство, – одно из направлений концепции строительства комплексного использования постболотных ландшафтов. Здесь рассматриваются два основных направления происхождения лесных или компактных участков леса: естественное возобновление вторичных древостоев из местных (аборигенных) видов либо искусственная посадка специально выбранных видов, отличающихся наибольшими полезащитными

функциями и ресурсами товарной древесины. В первом случае, как уже было отмечено, на производственных кормовых полях в приканавной не-скашиваемой полосе идет формирование древо-стоя преимущественно из лиственных пород. В его структуре 70–80% занимает береза повислая, 10–15% составляют ива козья (*Salix caprea* L.) и осина (*Pópulus trémula* L.), 5–10% занимают черемуха обыкновенная (*Prúnus padus*) и рябина обыкновенная (*Sórbus aucupária* L.). На отдельных участках происходит внедрение хвойных: сосны обыкновенной и ели обыкновенной (*Pícea abies* (L.)) (до 1.5–2.0%). В лесополосах естественного происхождения обильно развивается травяно-кустарниковый ярус: малина (*Rúbus idáeus* L.), шиповник собачий (*Rosa canína* L.), крушина ломкая (*Frangula alnus*), жимолость лесная (*Lonicera xylos-teum* L.); из многолетних трав – пырей ползучий (*Elytrigia répens* (L.)), овсяница луговая (*Festuca pratensis*), вейник наземный (*Calamagróstis epigéjos* (L.)). Из-за близости культур, под которые периодически вносятся подстильный навоз, в травяном ярусе очень велика доля (до 30–40%) однолетних и многолетних сорняков: крапивы двудомной (*Urtica dióica* L.), лебеды раскидистой (*Atriplex patula* L.), мари белой (*Chenopódium álbum* L.), молочая острого (*Euphórbia ésula* L.), осота полевого (*Són-chus arvénsis* L.), бодяка разнолистного (*Cirsium heterophýllum* (L.)), пикульника обыкновенного (*Galeopsis tetrahit* L.), жабрицы порезниковой (*Séseli libanótis* (L.)) и др. Длина лесополос обычно соответствует длине каналов (около 1 км), ширина – от 3 до 10 м. Возраст доминирующего вида (березы) 40–50 лет, высота – 20–25 м. Расстояние между лесополосами – 200–230 м. С учетом преобладающих лиственных видов и относительно небольшой ширины по конфигурации, образовавшейся естественным путем, лесополосы можно отнести к ажурно-полупродуваемым. К господствующим потокам воздушных масс большинство из них расположены под углом 40–50 градусов. Несмотря на умеренную ширину полос и их высоту, сформировавшаяся полезащитная система достаточно эффективно справляется с возложенными на нее задачами. Наблюдения показывают, что в зимний период идет более равномерное распределение и накопление снежного покрова. Снижение скорости движения воздуха до 1–2 м/с способствует образованию рыхлого по сложению снежного покрова. В результате глубина промерзания почвы под 60–70-сантиметровым слоем такого снега в среднем по годам не превышает 10–15 см. Для сравнения: глубина промерзания аналогичной почвы на безлесных полях с плотным снежным покровом в 1.5–2.0 раза больше, при этом время полного схода снега здесь увеличивается на 5–7 дней. В летний период лесополосы на любом от них расстоянии в среднем на 2–3°C снижают интенсивность адвективно-радиационных заморозков. Сум-

ма положительных температур в течение вегетационного периода увеличивается на 150–200°C.

Отмеченная выше система лесополос образовалась на отработанных полях первой очереди освоения, находившихся в центральной части торфомассива “Гадовское” общей площадью 400 га. Начиная с 60-х гг. прошлого столетия, выходящие из-под торфодобычи производственные поля частями передавались под сельхозкультуру. В процессе использования практически одновременно с первыми кормовыми культурами в приканавной полосе стала образовываться сначала сорная, а затем и древесно-кустарниковая растительность, оформившаяся спустя 40–45 лет в полноразвитый полезащитный элемент ландшафта.

Некоторые специалисты мелиоративного ландшафтоведения при проведении подготовительных культуротехнических работ (осушение, уборка древесно-болотной растительности) допускают возможным сохранение возле проектируемых дорог и каналов аборигенной древесной растительности. В результате по окончании торфоуборочной кампании к моменту передачи выработок под сельское хозяйство сформировавшиеся за этот период лесные полосы также смогут стать достаточно развитым элементом экологического каркаса будущего постболотного агроландшафта.

Одна из особенностей старопахотных выработанных торфяников – крайне невыровненный рельеф, образовавшийся в результате неравномерной механической и биохимической сработки остаточного торфа, а также выход из строя значительной части осушительной сети. В результате на полях кормовых севооборотов один за другим появляются участки (вымочки) разной величины, на которых по причине переувлажнения машины и техника не могут осуществлять свои агротехнологические функции. Наблюдения показывают, что уже на 2–3-й год брошенные участки быстро зарастают лиственным мелколесьем, где, как и в лесополосах естественного происхождения, доминируют береза и ива. Таким образом, через несколько десятилетий бывшие поля фрезерной торфодобычи, используемые в сельскохозяйственном производстве, имеют вид опольного лесолугового ландшафта, где, как уже было отмечено, в определенной последовательности чередуются кормовые поля и участки вторичных лесов, которые вместе с лесополосами могут занимать в структуре кормовых севооборотов до 15–20%.

Северная часть выработок торфомассива “Гадовское” общей площадью 600 га отличается более поздним сроком освоения под сельскохозяйственную культуру. Для ускорения проявления средозащитных функций древесной культурой полезащитные лесные насаждения здесь были обустроены путем искусственной высадки саженцев-двухлеток сосны обыкновенной. Посадка

производилась в 4–5 рядов на одной из сторон мелиоративных каналов. Для ускорения приживаемости и дальнейшего роста саженцев выбиралась сторона, куда при откопке каналов размещался вынутый грунт. Наблюдения показывают, что минеральная подстилающая порода, перемешанная с остаточным торфом, является идеальной средой обитания для любых хвойных и лиственных видов, особенно если она представлена мергелизованными суглинками (Уланов, 2019).

Первые 10–15 лет в структуре древостоя лесополос преобладала культура сосны, затем в незначительном количестве стали внедряться и лиственные виды: береза, ива, осина, рябина, черемуха и др. К 2021 г. рукотворные лесополосы, будучи в 30–35-летнем возрасте, по запасам древостоя на единицу площади даже превосходили более раннюю лесную культуру естественного происхождения. Здесь следует отметить очень слабое развитие кустарниково-травяного яруса. Более чем на 70–80% в приземном ярусе преобладали гипновые мхи (*Polytrichum*) и лишайники, из трав – вейник тростниковидный (*Calamagrostis arundinacea* (L.)). Образующаяся кислая среда почвы способствует массовому развитию грибов из класса базидиомицетов.

В соответствии с российским законодательством (Земельный, Лесной и Водный кодексы РФ), более 70% болот расположены на землях лесного фонда, поэтому до осушения они находятся в зоне ответственности гослесхозов. По внутрихозяйственному плану этих ведомств часть вышедших из-под торфодобычи земель вновь возвращается прежнему владельцу под вторичные леса. На торфомассиве “Гадовское” площадь таких посадок около 600 га. Для сплошного залесения в качестве главной породы также была выбрана сосна обыкновенная. Посадка двухлеток вручную осуществлялась работниками местного лесничества в начале 70-х гг. прошлого столетия. В свое время Постановлением Совета Министров СССР от 2 июня 1976 г “О рекультивации выработанных торфяников” под сельское хозяйство предусматривалось оставлять не менее 50 см торфа, а под лесопосадки – 15–20 см. К сожалению, на практике эти нормативные установки применять не всегда представлялось возможным из-за крайне всхолмленного рельефа минерального болотного дна. На сравнительно небольшой территории величина слоя сохранившегося торфа варьирует от 0 до 1.5 м. В целом после окончания добычи торфа послойно-фрезерным способом наблюдается следующая ситуация. В середине карты торф чаще всего бывает изъят до минерального грунта, по краям валовых и картовых каналов остается узкая его полоска до глубины 70–90 см. Многолетние наблюдения показывают, что от величины остаточного торфа и его водно-физических свойств во многом зависит водный режим

почвенного профиля, что является одним из главных условий нормального функционирования большинства древесных культур. Так, в границах любого поля, независимо от размеров, влажность корнеобитаемого слоя варьирует от влажности завядания до полной (избыточной) влагоемкости (Уланов, 2019). При массовых (плановых) работах по залесению выработок эти нюансы не всегда учитываются. В результате, спустя 20–30 лет, а иногда и значительно раньше при таксационной оценке лесопосадок можно наблюдать огромные территории изначально не сформировавшегося либо впоследствии полностью погибшего древостоя, особенно если речь идет о сосновых посадках. В последнее время свою негативную лепту в лесное хозяйство вносят стремительно размножающиеся популяции бобра обыкновенного. Так, на торфомассиве “Гадовское” и практически на всех аналогичных объектах Кировской области искусственные посадки хвойных и лиственных пород, находящиеся в 30–50-летнем возрасте с запасами товарной древесины 500–700 м³/га⁻¹, массово гибнут в результате деятельности бобров.

В табл. 1 представлены результаты оценки состояния древостоя сосны обыкновенной, высаженной в 1972–1976 гг. в южной части выработанного торфомассива “Гадовское”.

Из данных таблицы видно, что наибольшую динамику развития получил древостой на максимально сработанном умеренно осушенном участке, где уже на момент посадки растения попадали в достаточно благоприятную среду: высокозольный (зольность 30–50%) опесчаненный торфяной слой. При средней высоте 22 м и плотности более 4000 штук на 1 га общие запасы древостоя достигали 900 м³/га⁻¹, при этом около 16% составляли погибшие и сухостойные деревья. Вероятнее всего, одна из причин такого количества погибших деревьев – это длительное отсутствие мероприятий по прореживанию и санитарным рубкам. Наблюдения за состоянием, количеством и размером некоторых элементов фитомассы также показали преимущество хорошо осушенной торфянисто-глеевой выработанной почвы. Так, общий вес и поверхность хвои на единицу площади сосны обыкновенной на этом участке были в 1.3–1.5 раза выше, по сравнению с остальными (Метелев, 2018). В целом по совокупности показателей данный древостой можно отнести к I классу бонитета. Необходимо отметить, что с 10–12-го гг. после посадки сосны в древостой стали активно внедряться береза, рябина, осина и другие лиственные породы, с 15–20-го гг. – ель обыкновенная. На момент описания древостой березы на отдельных участках по высоте и массе древесины на единицу площади она даже превосходила главную культуру. С увеличением слоя остаточного торфа до 80–100 см было отмечено более медлен-

Таблица 1. Состояние фитоценоза искусственного древостоя сосны обыкновенной в зависимости от условий местообитания, возраст 42–45 лет

Показатели	Слой остаточного торфа, см (УГВ 80–100 см)		Уровень грунтовых вод (УГВ), см (Слой торфа 70–100 см)	
	10–30	30–50	15–30	80–100
Высота, см	$\frac{22.3}{15.0-31.0}$	$\frac{19.6}{10.0-29.0}$	$\frac{9.5}{8.0-12.0}$	$\frac{15.2}{10.0-19.0}$
Диаметр на высоте 1.5 м, см	$\frac{18.5}{9.5-29.5}$	$\frac{16.7}{8.0-27.0}$	$\frac{6.5}{5.2-10.5}$	$\frac{13.7}{8.5-18.0}$
Общее количество на 1 га, шт	4000	3700	35	2800
В т.ч. сухой на 1 га, шт	1200	950	12	920
Общие запасы древесины, м ³ /га ⁻¹	958	649	0.3	480
В т.ч. сухой, м ³ /га ⁻¹	155	91	0.05	110
Внедрившийся подрост	<u>Ель</u> – 135 шт/га ⁻¹ , высота 0.2–4.0 м; <u>Береза</u> – 110 шт/га ⁻¹ , высота 0.4–2.5 м	<u>Ель</u> – 230 шт/га ⁻¹ , высота 0.5–3.0 м; <u>Береза</u> – 300 шт/га ⁻¹ , высота 0.4–2.8 м	<u>Ель</u> – 18 шт/га ⁻¹ , высота 0.3–1.5 м; <u>Береза</u> – 23 шт/га ⁻¹ , высота 0.7–3.5 м; <u>Ива</u> – 150 шт/га ⁻¹ , высота 0.5–2.0 м	<u>Ель</u> – 25 шт/га ⁻¹ , высота 0.4–2.0 м; <u>Береза</u> – 30 шт/га ⁻¹ , высота 0.5–2.5 м; <u>Ива</u> – 110 шт/га ⁻¹ , высота 0.4–2.5 м
Подлесок	<u>Рябина</u> – 230 шт/га ⁻¹ , высота 0.7–4.5 м; <u>Жимолость лесная</u> – ед.	<u>Рябина</u> – 650 шт/га ⁻¹ , высота 1.0–3.0 м	<u>Крушина</u> – 85 шт/га ⁻¹ ; высота 0.7–1.5 м	<u>Черемуха</u> – 30 шт/га ⁻¹ , высота 0.5–1.5 м; <u>Крушина</u> – 70 шт/га ⁻¹ , высота 0.5–2.0 м
Травяно-моховой ярус	Мхи зеленые (<i>Bryidae</i>), лишайники, майник широколистный (<i>Maiánthemum dilatatum</i>), кислица обыкновенная (<i>Oxalis acetosella</i> L.), папоротник (<i>Thelypteris palustris</i>), злаковые травы	Мхи зеленые, майник широколистный, папоротник – ед., мать-и-мачеха обыкновенная (<i>Tussilago farfara</i> L.) – ед.	Осоки (<i>Cyperaceae</i>), хвощ полевой (<i>Equisetum arvense</i> L.), мхи белые (<i>Sphagnopsida</i>) и зеленые, баранец пильчатый (<i>Huperzia serrata</i>), кладония (<i>Cladonia</i>), пушица влагалищная (<i>Eriophorum vaginatum</i> L.), росянка круглолистная (<i>Drósera rotundifolia</i> L.), почвенные водоросли	Мхи зеленые, кукушкин лен обыкновенный (<i>Polýtrichum commune</i>), баранец пильчатый, кладония, пушица влагалищная, почвенные водоросли

Примечание. В числителе – средние значения, в знаменателе – диапазон значений.

ное развитие сосны даже при умеренном осушении. В этих условиях еще активнее и в больших количествах стали внедряться другие виды: береза, осина, рябина, ель. По основным показателям эти древостои также можно отнести к I классу бонитета.

Совершенно непригодную среду обитания создает неотрегулированный водный режим на фоне высокой оторфованности участков. Влажность

корнеобитаемого слоя здесь в течение всего года находится в пределах 80–90% от полной влагоемкости (ПВ), переходя в летний период в избыточную. В этих условиях саженцы с первых же лет жизни испытывают жесточайший дискомфорт и начинают массово отмирать. Наиболее угнетающее действие на корневую систему оказывают закисные соединения Al и Fe. Выжившие редкие экземпляры сосны обыкновенной, а также внед-

Таблица 2. Замеры высоты, толщины ствола и количества деревьев на различных агрофонах (площадь делянки 15 м²)

Вариант	Контроль			P ₁₀₀ K ₁₂₀		
	I	II	III	I	II	III
Повторность						
Ель		<u>2.5</u> 2.0			<u>1.5</u> 1.0	<u>6.5</u> 5.5
Сосна			<u>8.5</u> <u>8.6</u> 5.0 <u>8.0</u>			
Береза	<u>27.0</u> <u>13.0</u> <u>18.0</u> <u>23.0</u> 26.0 7.0 13.0 14.0 <u>11.0</u> <u>14.5</u> <u>8.0</u> <u>7.5</u> 16.5 12.0 4.5 4.0 <u>22.5</u> <u>19.5</u> <u>11.5</u> <u>7.0</u> 12.0 12.0 7.5 3.0	<u>25.5</u> <u>26.0</u> <u>11.5</u> <u>9.5</u> 23.5 26.0 10.0 6.5 <u>14.0</u> <u>6.5</u> <u>20.0</u> <u>7.5</u> 12.0 3.0 16.0 3.0 <u>4.0</u> <u>7.0</u> <u>6.5</u> <u>26.0</u> <u>20.0</u> 2.5 3.5 3.0 20.0 17.0	8.5 > 12 штук 5.5	<u>22.0</u> 12.5 <u>9.0</u> 5.0	<u>16.0</u> 12.0 <u>7.5</u> 4.5	<u>26.0</u> <u>8.0</u> 21.0 4.0 <u>4.5</u> <u>6.0</u> 2.0 4.5
Ива				<u>9.0</u> 5.0		

Примечание. В числителе – высота, м; в знаменателе – диаметр на высоте груди, см.

рившиеся другие виды имеют весьма угнетенный вид. Так, при возрасте 35–40 лет средняя высота большинства видов не превышает 5–10 м, диаметр ствола – 5–10 см. О каких-либо значимых запасах древесины здесь не имеет смысла говорить. Наблюдения показывают, что корневая система на таких участках и у сосны, и у внедрившихся видов расположена не глубже 1–2 см (“тундровый эффект”). Аналогичную конфигурацию сосны можно наблюдать либо на целинных грядово-мочажинных верховых болотах, либо в мерзлотных условиях тундры. В зависимости от физических и водно-физических свойств профиля происходит и формирование травяного яруса. На хорошо осушенных мало оторфованных (торфянисто-глеевых) участках травяной покров на 80–90% состоит из зеленых мхов, майника широколистного, кислицы обыкновенной, папоротника и болотных видов злаковых трав. Далее, с увеличением слоя остаточного торфа, повышается доля мхов, а в условиях близкого к поверхности залегания грунтовых вод, приводящего к застою водному режиму, основными представителями фитомассы приземного яруса становятся почвенные водоросли, гипновые и сфагновые мхи, лишайники (кладония), росянка круглолистная, пушица влагалитская, осоки и хвоши.

Некоторые специалисты по лесной культуре отмечают высокую эффективность применения минеральных и известковых удобрений, которые могут увеличить прирост сосны в высоту в 1.5–2.0 раза (Тимофеев, Леснов, 1967; Тимофеев, 2003). Аналогичные наблюдения проводились нами, но при естественном зарастании деревьями бывших под лугом и впоследствии брошенных оторфованных (среднемощных) выработанных участков.

Характеристика участков следующая: остаточный торф мощностью 90–120 см, древесно-осоковый, зольность – 5–7%, степень разложения – 30–35%, объемная масса – 0.12–0.14 г/см³, полная влагоемкость – 600–700%. Удобрения в различных сочетаниях под многолетние травы вносились в течение 6 лет (1982–1988 гг.), затем на одной из половинок делянок (15 м²) внесение удобрений и скашивание травостоя было прекращено. В результате “брошенный” луг начал быстро покрываться кустарниково-древесной растительностью, в которой на долю березы приходилось 80–85%. Хвойные (сосна, ель) и другие лиственные (ива, осина, крушина, рябина и др.) присутствовали в единичных экземплярах.

На момент оценочных действий возраст берез составлял 33 года, возраст других видов, внедрившихся в более поздние сроки, не превышал 5–7 лет. В табл. 2 приведены результаты поштучных замеров основных видов древесных культур, функционирующих на контрольных и удобряемых в течение 6 лет делянках.

Из данных таблицы следует, что на развитие древостоя березы фосфорно-калийное удобрение, вносимое под многолетние травы как предварительная культура, практически не повлияло. Наоборот, на нулевом агрофоне был сформирован более продуктивный по высоте и биомассе древостой. Поэтому есть основание полагать, что береза и вообще лиственное мелколесье в условиях выработанных торфяников слабо реагируют на удобрительные подкормки в отличие от сосны обыкновенной.

При освоении выработанных торфяников под кормовые культуры уже на первых этапах придется преодолевать ряд отрицательных свойств

придонных остаточных слоев залежи: низкую биологическую активность, острый недостаток важнейших элементов питания, повышенное содержание закисных соединений Al, Fe, Mn и др. В этой связи следует отметить еще одну общеэкологическую функцию леса — почвокультуривающую. Исследования, проведенные на этом объекте учеными Казанского института биологии, показали, что лесопосадки, независимо от их конструкции, способствуют формированию почвенной биоты, активно участвующей в глубокой трансформации органического вещества торфа даже под многолетней луговой культурой. При лесовозобновлении образуется богатая и разнообразная почвенная фауна, близкая по своей структуре к естественным биогеоценозам (Алалыкина и др., 1980).

В процессе подготовительных к торфодобыче работ (осушение, сведение травянисто-болотной и кустарниково-древесной растительности) полностью уничтожается природная флора и среда обитания животных в болотных экосистемах. В результате интенсивного агротехнического воздействия на выработанную залежь место низкопродуктивной болотной растительности достаточно быстро занимают высокопродуктивные кормовые культуры (однолетние и многолетние травы, зерновые, овощные и др.). В отличие от этого, также быстро восстановить видовое разнообразие некогда изгнанной болотной и околоболотной фауны и привычную для нее среду обитания не представляется возможным. В этом отношении ведущая биосферная роль также отводится древесной культуре. Установлено, что на первых этапах освоения выработанных торфяников, когда они представляют собой абсолютно безлесную территорию, на прежнее местообитание возвращаются мелкие и самые неприхотливые представители постболотной фауны: утки (*Anatinae*), кулики (*Charadrii*), ондатра (*Ondatra zibethicus*), водяная крыса (*Arvicola amphibius*), почвенные млекопитающие. Подавляющее большинство из них поселяется в водную среду, образованную сетью мелиоративных каналов. Далее, по мере формирования кормовых агробиоценозов, на участках, где размещены многолетние семенные травостой, поселяются вальдшнепы (*Scolopax rusticola*), бекасы (*Gallinago gallinago*), чибисы (*Vanellus vanellus*), тетерева (*Lyrurus*), рябчики (*Tetrastes bonasia*), зайцы (*Lepus*) и др. Еще позднее, по мере образования лесорастительного комплекса, происходит активное заселение кормовых севооборотов лосем (*Alces*), кабаном (*Sus scrofa*), лисицей (*Vulpes vulpes*), енотовидной собакой (*Nyctereutes procyonoides*), барсуком (*Meles meles*) и др. (Метелев, 2008). Как показывают наблюдения, наиболее привлекательной средой обитания для большинства птиц и животных являются поля с высокостебельными кормовыми культурами (подсолнечником однолетним (*Helianthus annuus* L.), топинамбуром (*Helian-*

thus tuberosus L.), кукурузой сахарной (*Zea mays* L.)) и многолетними семенными травостоями злаковых трав, по границам которых возле мелиоративных каналов размещены многоярусные лесополосы или, что еще лучше, участки смешанного леса.

ВЫВОДЫ

Таким образом, можно сделать следующие выводы:

1. В условиях северо-востока Нечерноземной зоны РФ выше отмеченная мозаика из взаимно чередующихся в определенной последовательности кормовых полей и залесенных участков считается в прикладном ландшафтоведении наиболее приемлемой при восстановлении биосферных функций нарушенных болотных экосистем. Ведущая роль в формировании экологического и средообразующего каркаса этих постболотных лесолуговых агроландшафтов принадлежит вторичным лесным комплексам независимо от их происхождения.

2. С учетом всей древесной растительности естественного и искусственного происхождения доля лесопокрытой площади в современной конструкции агроландшафта “Гадовское” составляет около 30%.

3. При искусственном сплошном залесении любыми культурами предпочтение следует отдавать хорошо осушенным остаточным оглееным дегроторфоземам, где слой торфа не превышает 20–30 см. Древесную культуру в форме лесных полос лучше размещать вдоль мелиоративных каналов, на одной из сторон, где торф перемешан с извлеченной при их копке минеральной материнской породой.

4. Лес и луг, их соотношение — эти два ключевых элемента полностью определяют экологическую устойчивость и общую продуктивность современного и будущего постболотного ландшафта.

5. С учетом возвращающейся охотничье-промысловой фауны, кормовых, лесных, грибных, ягодно-лекарственных и прочих растительных и животных ресурсов общая биологическая продуктивность сконструированных таким образом агроландшафтов может увеличиться в 1.5–2.0 раза.

6. В не очень отдаленной перспективе, по мере сработки остаточной торфяной залежи, вторичная лесная культура из вспомогательной реально может стать основным средообразующим элементом качественно меняющегося ландшафта и полностью вытеснить кормовые растения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алалыкина Н.М., Артемьева Т.И., Борисович Т.М. и др. Почвенная фауна и биологическая активность осу-

шенных и рекультивируемых торфяников. М.: Наука, 1980. 171 с.

Водный кодекс Российской Федерации по состоянию на 25 октября 2021 г. + Сравнительная таблица изменений. М.: Проспект, 2021. 64 с.

Зверков Ю.В. Вторая жизнь торфяников. Киров, 1982. 80 с.

Земельный кодекс Российской Федерации. Текст с изменениями и дополнениями на 1 февраля 2022 г. М.: Эксмо, 2022. 192 с.

Каменова И.Е. Проект “Восстановление торфяных болот в России в целях предотвращения пожаров и смягчения изменения климата”: Опыт реализации и перспективы // Проблемы и перспективы устойчивого развития торфяного дела в России: Материалы международной конференции. Тверь: Триада, 2018. С. 59–64.

Лесной кодекс Российской Федерации. Текст с изменениями и дополнениями на 2023 г. М.: Эксмо, 2023. 144 с.

Метелев Н.Д. Анализ изменения среды обитания и ресурсов охотничьих животных на территории выработанного торфяного месторождения “Гадовское” // Рациональное использование торфяных месторождений. Сборник научных трудов к 90-летию Кировской ЛОС. Киров, 2008. С. 233–237.

Метелев Н.Д. Особенности выращивания сосны обыкновенной на выработанных торфяниках торфомассива “Гадовское” Оричевского района Кировской обла-

сти // Многофункциональное адаптивное кормопроизводство. Выпуск 18 (66). М., 2018. С. 205–210.

Постановление Совета Министров СССР от 2 июня 1976 г. № 407 “О рекультивации земель, сохранении и рациональном использовании плодородного слоя почвы при разработке месторождений полезных ископаемых и торфа, проведении геологоразведочных, строительных и других работ” // Свод законов СССР. М., 1991. Т. 4. С. 68–71.

Тимофеев А.Ф., Леснов П.А. Лесохозяйственное освоение земель после торфоразработок. М.: Лесная промышленность, 1967. 74 с.

Тимофеев А.Ф. Лесоводство: (Основы учения о лесе, его значении и использовании): В 3 ч. Киров: ВГСХА, 1995.

Тимофеев А.Ф. Комплексное освоение и интенсивное использование земель после торфоразработок // Освоение экосистем и рациональное природопользование на торфяных почвах: Материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 85-летию основания ГУП Кировская лугоболотная опытная станция. Киров: Вятка, 2003. С. 169–171.

Уланов Н.А. Агроэкологическая оценка старопашотных выработанных торфяников и эффективность регулирования их водного режима в условиях Северо-Востока Европейской части РФ: автореферат диссертации к. с.-х. наук: 06.01.03. Киров, 2019. 22 с.

Forest Stands Formation on Exhausted Peat Bogs in the North-East of the European Part of Russia

A. N. Ulanov^{1, 2, *}, A. V. Smirnova^{1, 2}, and N. A. Ulanov^{1, 2}

¹Vyatka State University of Agrotechnology, Oktyabrsky ave., 133, Kirov, 610017 Russia

²Kirov Meadow and Swamp Experimental Station, Yubileyny settl., Orichesky district, Kirov Region, 612097 Russia

*E-mail: bolotoagro50@mail.ru

It has been established that the directed construction of forest-meadow-bog agricultural landscapes in the place of territories that have been abandoned from industrial peat extraction is the most promising and environmentally friendly way to restore the biospheric functions of disturbed bog ecosystems. A special role in the ecological framework of the emerging agricultural landscape belongs to forest cultures. Long-term studies show that Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and silver birch (*Betula pendula*) form the basis of future cultivated forest stands. With artificial reforestation, the best result was obtained on residual gley-degraded peat soils, where the peat layer does not exceed 20–30 cm, and the drainage rate is 80–100 cm. The most optimal conditions for the development of all the tree and shrub species were found to be near open reclamation canals. In this case, forest plantations are arranged in the form of shelterbelts 10–15 m wide. Natural reforestation as an alternative is possible, but it is characterized by slower dynamics and only a slight increase in commercial timber stocks. The process of self-recovery also largely depends on the degree of depletion of the residual deposit and the degree of its water content. In the structure of the post-bog forest-meadow landscape, the share of forest should be at least 20–30%.

Keywords: depleted peatlands, forest-meadow landscape, tree crop, shelterbelt, reclamation canal, ecological framework, peat layer, drainage rate.

REFERENCES

Alalykina N.M., Artem'eva T.I., Borisovich T.M., et al., *Pochvennaya fauna i biologicheskaya aktivnost' osushennykh i rekul'tiviruemyykh torfyanikov* (Soil fauna and biological ac-

tivity of drained and recultivated peatlands), Moscow: Nauka, 1980, 171 p

Kamenova I.E., Proekt “Vosstanovlenie torfyanykh bolot v Rossii v tselyakh predotvrashcheniya pozharov i smyagcheniya izmeneniya klimata”: Opyt realizatsii i perspektivy

(Project on restoring peatlands in Russia for fire prevention and climate change mitigation: experiences, prospects and lessons learnt), *Sustainable Development of the Peat Industry in Russia: Problems and Prospects*, Tver, Proc. of International Conf., 17–19 September, 2018, Tver: Triada, 2018, pp. 59–64.

Lesnoi kodeks Rossiiskoi Federatsii (Forest Code of the Russian Federation.), Moscow: Eksmo, 2023, 144 p.

Metelev N.D., Analiz izmeneniya sredy obitaniya i resursov okhotnich'ikh zhivotnykh na territorii vyrabotannogo torfyanogo mestorozhdeniya "Gadovskoe" (Analysis of changes in the habitat and resources of game animals on the territory of the depleted peat deposit "Gadovskoye"), *Ratsional'noe ispol'zovanie torfyanykh mestorozhdenii* (Rational use of peat deposits), Kirov, Collection of scientific papers for the 90th anniversary of the Kirov meadow-swamp experimental station, pp. 233–237.

Metelev N.D., Osobennosti vyrashchivaniya sosny obyknovnoy na vyrabotannykh torfyanikakh torfomassiva "Gadovskoe" Oricheskogo raiona Kirovskoi oblasti (Features of cultivation of Scots pine of peatlands of peatmass "Gadovskoe" Orichesky district, Kirov region), In: *Mnogofunktsional'noe adaptivnoe kormoproizvodstvo* (Multifunctional adaptive forage production), Moscow, 2018, Vol. 18 (66), pp. 205–210.

Svod zakonov SSSR (Code of Laws of the USSR) Vol. 4, Moscow, 1991. pp. 68–71.

Timofeev A.F., Kompleksnoe osvoenie i intensivnoe ispol'zovanie zemel' posle torforazrabotok (Comprehensive development and intensive use of land after peat extraction), *Osvoenie ekosistem i ratsional'noe prirodopol'zo-*

vanie na torfyanykh pochvakh (Development of ecosystems and rational nature management on peat soils), Kirov, Proc. of the Intern. sci.-practical. conf., dedicated the 85th anniversary of the founding of the State Unitary Enterprise Kirov Meadow Swamp Experimental Station, Kirov: Vyatka, pp. 169–171.

Timofeev A.F., Lesnov P.A., *Lesokhozyaistvennoe osvoenie zemel' posle torforazrabotok* (Forestry land development after peat extraction), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1967, 74 p.

Timofeev A.F., *Lesovodstvo: Osnovy ucheniya o lese, ego znachenii i ispol'zovanii* (Silviculture: Fundamentals of the doctrine of the forest, its meaning and use), In 3 parts, Kirov: VGSKhA, 1995.

Ulanov N.A., *Agroekologicheskaya otsenka staropakhotnykh vyrabotannykh torfyanikov i effektivnost' regulirovaniya ikh vodnogo rezhima v usloviyakh Severo-Vostoka Evropeiskoi chasti RF. Avtoref. diss. k. s.-kh. nauk* (Agroecological assessment of old-arable exhausted peatlands and the effectiveness of regulation of their water regime in the conditions of the North-East of the European part of the Russian Federation. Extended abstract of Candidate's agric. sci. thesis), Kirov, 2019, 22 p.

Vodnyi kodeks Rossiiskoi Federatsii po sostoyaniyu na 25 oktyabrya 2021 goda (Water Code of the Russian Federation as of October 25), Moscow: Prospekt, 2021, 64 p.

Zemel'nyi kodeks Rossiiskoi Federatsii (Land Code of the Russian Federation), Moscow: Eksmo, 2022, 192 p.

Zverkov Y.V., *Vtoraya zhizn' torfyanikov* (The second life of peatlands), Kirov: Volgo-Vyatskoe kn. izd-vo, 1982, 80 p.

УДК 582.475.4:575

ОСОБЕННОСТИ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФУНКЦИЙ СОСНЫ ПАЛЛАСА В ПОСТПИРОГЕННЫЙ ПЕРИОД

© 2023 г. В. П. Коба*

*Никитский ботанический сад, ул. Никитский спуск, д. 52, пгт. Никита,
Ялта, Республика Крым, 298648 Россия*

*E-mail: KobaVP@mail.ru

Поступила в редакцию 31.08.2021 г.

После доработки 25.03.2022 г.

Принята к публикации 18.10.2022 г.

С использованием методов биофизики и визуальной оценки проведено изучение динамики жизненного состояния деревьев сосны Палласа (*Pinus pallasiana* D. Don), поврежденных огнем. Показано, что низовой пожар оказывает заметное влияние на биофизические характеристики сосны Палласа. В постпирогенный период наблюдается изменение электрического сопротивления тканей ствола деревьев, повышение коэффициента его вариации, что отражает ухудшение их жизненного состояния. Выявлена связь показателей коэффициента поляризации тканей ствола с уровнем пирогенного травмирования деревьев сосны Палласа. Интенсивность пожелтения хвои отражает величину стресса, который испытывают после огневого воздействия деревья, что определяется не только уровнем пирогенного воздействия, но и защитной реакцией, связанной с мобилизацией резерва жизненного потенциала в постшоковый период. Негативные последствия стресса проявляются в пролонгирующем снижении жизненного состояния растений. Выявлена дифференциация сосны Палласа по типам ответной реакции на действие повреждающего фактора. Особи повышенной активности регенерационных процессов обеспечивают сохранение группы при сильном кратковременном негативном воздействии. Индивиды со слабой реакцией реализуют свое преимущество в ситуации хронического действия стрессора, консервативно используя резерв жизненного потенциала, что обеспечивает возможность длительного существования в неблагоприятных условиях. В настоящее время в природных популяциях сосны Палласа формируются “ножницы” двух эволюционно разных тенденций естественного отбора. При хроническом действии повреждающих факторов с большей вероятностью выживают индивиды инертной реакции и увеличивается элиминация особей активного ответа на стресс, что влечет за собой снижение устойчивости популяций к сильному деструктивному воздействию.

Ключевые слова: пожар, пирогенное повреждение, сосна Палласа, жизненное состояние, коэффициент поляризация тканей, стресс, дифференциация.

DOI: 10.31857/S0024114823040046, EDN: XRAMMQ

Влияние пожаров на древесные растения, специфика развития лесных биоценозов, подвергшихся воздействию огня, рассматриваются во многих работах (Мелехов, 1948; Иванов, Евдокименко, 2017; Nicholson et al., 2017; Архипов, 2019; Макарова, 2020; Prior, Bowman, 2020). Однако одной из наиболее важных и мало изученных остается проблема оценки состояния поврежденных огнем деревьев, реакции растений на действие теплового шока, анализ механизмов поддержания жизненных функций в постпирогенный период (Судачкова и др., 2016; Kharugin et al., 2016; Коротаева и др., 2017; Casals et al., 2018; Гетте и др., 2020; Карасев и др., 2020).

Естественные насаждения сосны Палласа южного макросклона Главной гряды Крымских гор характеризуются высокой пожарной опасностью,

почти вся их территория отнесена к I классу. В последние десятилетия особую тревогу вызывает увеличение количества крупных пожаров, после прохождения которых поврежденные древостои часто назначаются в санитарную рубку. При этом оценка жизненного состояния деревьев на территории горельников обычно проводится сразу после пожара на основе использования внешних признаков пирогенного повреждения (Савченко, 1978; Цветков, 2006; Краснощеков и др., 2018; Усенья, 2018). Данные подходы во многих случаях не позволяют достаточно адекватно оценить индивидуальные характеристики устойчивости и специфику поддержания жизненных функций поврежденных огнем деревьев. Поэтому в настоящее время одной из главных задач сохранения насаждений сосны Палласа в Горном Крыму является внедре-

ние и использование в практике лесохозяйственной деятельности более точных методов, основанных на тестировании индивидуальных характеристик динамики состояния деревьев, поврежденных огнем.

Одним из перспективных направлений диагностики состояния древесных растений является оценка электрофизиологических характеристик тканей прикамбиального комплекса ствола, измерение его электрического сопротивления (Голиков и др., 2001; Шавнин, 2003; Карасев, Карасева, 2016). Электрическое сопротивление как показатель водного режима прикамбиального комплекса тканей характеризует физиологическое состояние растений. Нарушения водного режима, приводящие к ослаблению растений, диагностируются по уровню изменения электрического сопротивления поврежденных тканей. Используемые в настоящее время методы оценки электрического сопротивления прикамбиального комплекса ствола не нарушают процессов жизнедеятельности растений и получают все большее применение при изучении древесных пород, динамики их состояния в различных условиях произрастания.

Целью исследований являлось изучение биофизических признаков жизненного состояния по показателям изменения на разных частотах электрического сопротивления прикамбиального комплекса тканей ствола деревьев сосны Палласа, поврежденных огнем, оценка специфики внутрипопуляционной дифференциации индивидов по уровню реакции на действие повреждающего фактора.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в естественных лесах сосны Палласа на территории Ялтинского горно-лесного природного заповедника. На участке прохождения пожара, который произошел в начале весны (8 марта) в чистых насаждениях сосны Палласа, тип леса – чернососновый сугрудок ($C_1-S_{кр}$), изучали таксационные показатели (Анучин, 1982), определяли степень повреждения огнем стволов и уровень пожелтения хвои, параллельно проводили оценку биофизических характеристик жизненного состояния деревьев.

Критические значения высоты обгорания стволов деревьев (K) рассчитывали по методике А.Г. Савченко (1978 г.), используя формулу: $K = 0.1522D - 0.90$, где D – диаметр стволов деревьев на высоте 1.3 м в см. Согласно данной методике, считается, что при высоте обгорания – $h < 0.5 K$ деревья пожаром не травмируются, при $0.5 K < h < 0.8 K$ отмечаются незначительные повреждения стволов деревьев. При $0.8 K < h < 1.3 K$ жизнедеятельность отдельных деревьев, преимущественно III–IV классов Крафта, начинает угнетаться, прирост падает. При $h > 1.0 K$ деревья III–IV классов Крафта начинают отмирать, одна-

ко у деревьев I–II классов Крафта наблюдается послепожарная активизация жизнедеятельности, выражающаяся в увеличении радиального прироста. При $h > 1.3 K$ наблюдается массовый отпад деревьев (Савченко, 1978; Савченко, 1984).

Биофизические показатели жизненного состояния определяли два раза в мае и в октябре в год прохождения пожара посредством измерения электрического сопротивления тканей ствола у 100 деревьев на территории горельника (Тарусов, 1938; Рутковский, 1970; Яковлева, 1983). Для этих целей использовали портативный прибор, собранный на основе схемы, разработанной Л. Осипковым (1968 г.). Прибор был создан с применением современных микросхем и цифрового индикатора наблюдаемых параметров. В модифицированном приборе также применялись наиболее оптимальные для работы с древесными растениями стандартные электроды от влагомера древесины ЭВ–2К с расстоянием между иглами 1 см. Для более полной оценки качественных характеристик биологического объекта электрическое сопротивление определяли на низкой (1 кГц) и высокой (1 мГц) частотах. По каждому дереву измерения проводили в пятикратной повторы с южной стороны ствола на высоте 1.3 м от поверхности земли. В качестве контроля были заложены 2 пробные площади размером по 1 га в непосредственной близости к территории прохождения пожара, в районе нижней и верхней границы его распространения, в древостоях сосны Палласа, не затронутых огнем, на которых проводили измерение электрического сопротивления тканей ствола у 30 деревьев. Динамику погодных явлений анализировали, используя данные Ялтинской метеорологической станции. Количественные результаты наблюдений обрабатывали, применяя методы статистического анализа (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Пожар, на площади которого проводились исследования, произошел в среднем поясе Ялтинского амфитеатра на склоне хребта Иогграф, охватив территорию около 20 га, в пределах высот 400–600 м над уровнем моря. В целом данный пожар можно характеризовать как низовой, однако негативные погодные условия (небольшое количество осадков в предшествующий период и сильный ветер в момент начала пожара) способствовали практически полному уничтожению подроста и подлеска на территории прохождения огня. Деревья первого яруса также подверглись значительному пирогенному воздействию.

Первые маршрутные обследования территории горельника были проведены в конце весны, через три месяца после прохождения пожара. Таксационные показатели древостоя на площади горельника имели следующие характеристики: средний возраст

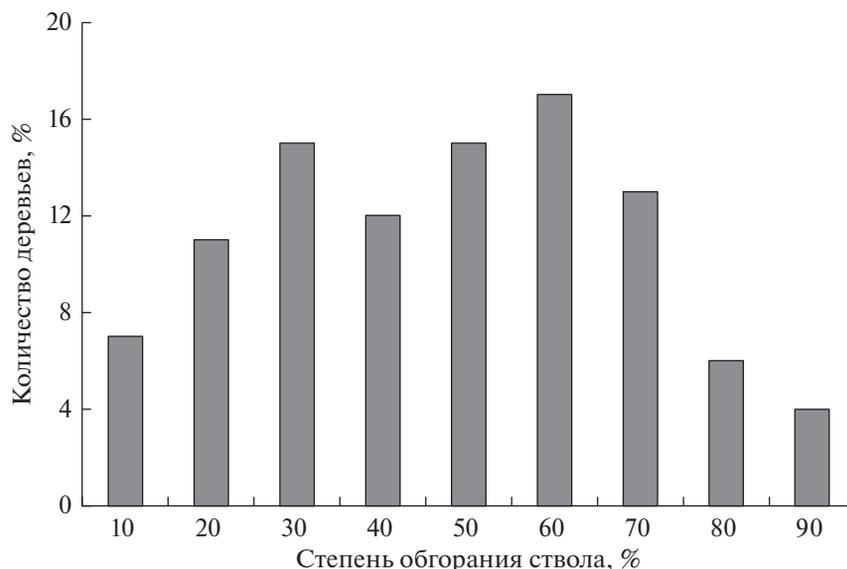


Рис. 1. Количество поврежденных деревьев сосны Палласа огнем по показателю относительной высоты обгорания ствола.

деревьев был 110 лет, средняя высота и диаметр — 14.8 ± 0.2 м и 35.2 ± 0.9 см соответственно.

Оценка уровня пирогенного повреждения показала, что относительная высоты обгорания стволов деревьев в среднем составила 55% от их длины (рис. 1). Из общего объема обследованных деревьев 11% слабо обгорели ($h < 0.5$ К), 14% имели незначительную степень повреждения (0.5 К $< h < 0.8$ К), 23% были травмированы до степени угнетения жизнедеятельности (0.8 К $< h < 1.3$ К) и 52% имели повреждения ($h > 1.3$ К), которые в дальнейшем, согласно применяемой методике, могли вызвать их гибель.

Электрическое сопротивление тканей ствола изучаемых деревьев характеризовалось достаточно высоким уровнем различия. На частоте измерения мГц максимум и минимум были соответственно 57.5 и 24.8 кОм, средний показатель составил 38.6 ± 0.4 , коэффициент вариации — 24.0%. На низкой частоте измерения (кГц) максимальное значение электрического сопротивления было

76.9 кОм, минимальное — 29.3 кОм, средний показатель — 49.3 ± 0.6 , коэффициент вариации — 27.1%. Коэффициент поляризации тканей ствола изменялся в пределах 1.13–1.39, имея среднее значение 1.266 ± 0.002 и величину вариации 4.1%. Если сравнить эти показатели с данными электрического сопротивления тканей ствола сосны Палласа на контрольных пробных площадях (табл. 1), то можно отметить существенное снижение как высокочастотных, так и низкочастотных показателей и заметное повышение коэффициента их вариации. Это, очевидно, отражает результат пирогенного травмирования и изменения жизненного состояния древостоя на территории прохождения пожара.

При изучении электрического сопротивления тканей растений наиболее важной характеристикой их устойчивости к действию неблагоприятных факторов является коэффициент поляризации тканей, который находится как отношение низкочастотного показателя к высокочастотно-

Таблица 1. Характеристика электрического сопротивления тканей ствола сосны Палласа

Показатели	Высота н.у.м., м	Электрическое сопротивление (кОм) тканей ствола на разных частотах				Коэффициент поляризации	
		мГц		кГц			
		M ± s	V (%)	M ± s	V (%)	M ± s	V (%)
Весна	400–600	38.6 ± 0.4	24.0	49.3 ± 0.6	27.1	1.266 ± 0.002	4.1
Осень	400–600	43.9 ± 0.7	21.6	56.4 ± 0.9	23.2	1.288 ± 0.005	5.7
Контроль	400	47.6 ± 1.1	17.2	57.1 ± 1.4	17.3	1.200 ± 0.007	4.3
	600	43.4 ± 1.0	16.9	55.7 ± 1.5	19.8	1.273 ± 0.014	8.2

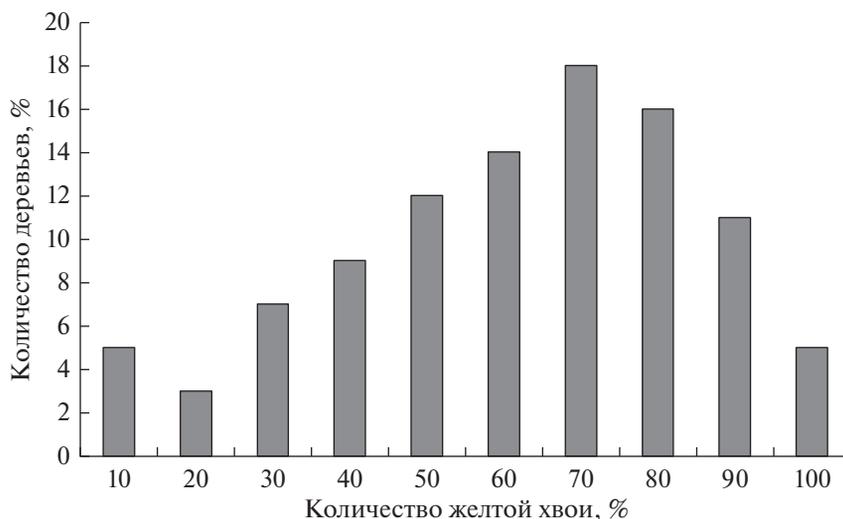


Рис. 2. Состояние хвои сосны Палласа на территории горельника.

му. Наличие поляризационной емкости является одним из признаков, характеризующих состояния живых клеток. При снижении физиологической активности под влиянием тех или иных факторов поляризационная емкость падает (Тарусов, 1938; Рутковский, 1970).

На основе анализа биофизических признаков состояния деревьев с внешними характеристиками их пирогенного повреждения была выявлена отрицательная связь поляризации тканей ствола с величиной относительной высоты его обгорания, коэффициент корреляции составил $r = -0.201 \pm 0.010$ (по *t*-критерию Стьюдента на уровне значимости 0.1%). Аналогичная связь отмечена и для показателя К, однако ее уровень несколько ниже, коэффициент корреляции составил $r = -0.167 \pm 0.01$. Таким образом, при увеличении высоты обгорания стволов деревьев коэффициент поляризации уменьшается, что свидетельствует о снижении их жизненного состояния.

Оценивая степень травмирования деревьев по количеству пожелтевшей хвои, следует отметить, что данный признак должен, казалось бы, давать более надежную характеристику жизненного состояния растений в первые недели и месяцы после пирогенного воздействия (рис. 2). Следует также отметить, что в практической деятельности во время проведения лесохозяйственных мероприятий по расчистке горельников этот признак играет решающую роль при назначении деревьев в рубку. Однако в отличие от двух предыдущих показателей, связь интенсивности пожелтения хвои с коэффициентом поляризации тканей ствола деревьев сосны Палласа проявлялась лишь на уровне тенденции.

Очевидно, интенсивность пожелтения хвои определяется не только степенью огневого воз-

действия, но и процессами защитной реакции растений в постшоковый период, когда мобилизация резерва жизненного потенциала осуществляется за счет отторжения отдельных поврежденных структур растения (Кириллов, 1977; Судачкова, 1998; Кортаева и др., 2017). Поэтому степень пожелтения хвои не в полной мере отражает изменение жизненного состояния деревьев, подвергшихся негативному воздействию огня. Реакция дефолиации является одним из адаптивных признаков при действии стрессора. Это явление у некоторых видов древесно-кустарниковых растений наблюдается при почвенной засухе и техногенном загрязнении (Павлов, 2005; Браилко, 2018).

Последующие исследования, проведенные на территории горельника осенью через семь месяцев после пожара, показали, что практически все деревья восстановили свои жизненные функции, независимо от степени их изначального повреждения. Главными причинами столь положительного явления можно считать следующие: пожар возник до начала активной вегетации, поэтому процессы регенерации травмированных тканей проходили в наиболее оптимальный период для роста растений; благоприятные климатические условия в послепожарный период.

Количество осадков в условиях южного макросклона Главной гряды Крымских гор является важнейшим фактором, оказывающим непосредственное влияние на рост и развитие растений. Особо повышается их роль в постпирогенный период. До пожара (пожар произошел 8 марта) и в некоторый период после его прохождения, в первой и во второй декаде марта, в районе проведения исследований выпало незначительное количество осадков — 2.2 мм. Однако в третьей декаде прошли обильные дожди, в течение 10 дней выпа-

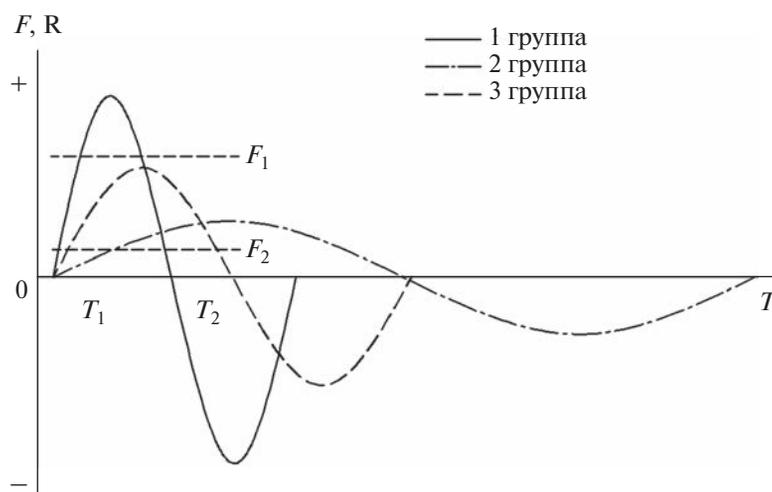


Рис. 3. Дифференциация индивидов по типам реакции на действие стрессора. Условные обозначения: T — фактор времени; F — повреждающий фактор; R — уровень реакции на действие стрессора.

ло 54 мм, общая сумма осадков в марте превысила многолетнюю среднюю норму на 11 мм. В последующие месяцы, за исключением мая, количество осадков было выше многолетней средней нормы для данного района на 30–40%.

Измерения электрического сопротивления тканей по изучаемым деревьям, проведенные в конце октября, выявили заметное его изменение в сравнении с характеристиками, полученными в мае. Величины электрического сопротивления осеннего периода наблюдений практически полностью совпали с контролем (см. табл. 1). Отмечалось также существенное увеличение коэффициента поляризации тканей ствола. Его среднее значение даже несколько превысило показатели контроля, что, очевидно, отражает повышение интенсивности физиологических процессов в связи с активизацией регенерации поврежденных тканей.

Сравнительный анализ результатов измерения электрического сопротивления тканей отдельных деревьев выявил достаточно тесную связь между характеристиками, полученными весной и осенью. На частоте измерения мГц корреляция составила $r = 0.480 \pm 0.008$, на частоте кГц — $r = 0.528 \pm 0.007$. Для коэффициента поляризации тканей эта связь несколько меньше — $r = 0.186 \pm 0.010$. Была также установлена существенная отрицательная связь показателей поляризации тканей, полученных в октябре, с результатами весенней оценки процента пожелтевшей хвои отдельных деревьев, коэффициент корреляции составил $r = -0.343 \pm 0.009$. Это свидетельствует о том, что растения, у которых постшоковая реакция процессов регенерации протекала интенсивно, активно мобилизовали и использовали внутренний резерв, что в последующем проявилось в более резком снижении их жизненного состояния после преодоления кризисной ситуации.

Таким образом, интенсивность пожелтения хвои в большей степени отражает величину стресса, который испытывают растения после пирогенного воздействия (Судачкова и др., 2016; Гетте и др., 2017). Негативные последствия стресса, характеризуемые этим признаком, через некоторое время проявляются в снижении жизненного состояния растений. В данном случае наблюдалась дифференциация деревьев не только по уровню жизнестойкости, но и по степени мобилизации внутреннего резерва в критической ситуации. По характеристике ответа на негативное действие стрессора можно выделить три типа реакции (рис. 3).

Первый — активная реакция на действие повреждающего фактора, проявляющаяся в интенсивной перестройке функционирования отдельных систем и всего организма (активное пожелтение и сброс поврежденной хвои). Особи данного типа реакции за счет резкой мобилизации внутреннего резерва способны преодолеть высокий уровень воздействия негативного фактора (F_1). Однако в посткризисный период у них наблюдается более значительное снижение жизнестойкости. В случае сокращения временного интервала ($T_1 - T_2$) между негативными явлениями (увеличение частоты прохождения пожаров) или приобретения повреждающим фактором характера хронического воздействия, что наблюдается при техногенном загрязнении, резко снижается возможность выживания таких особей.

Второй крайний тип — инертная реакция на действие повреждающего фактора, незначительная функциональная перестройка организма. При резких изменениях условий произрастания, высоком уровне негативного воздействия в первую очередь происходит элиминация особей данного типа. Однако в ситуации хронического действия ($0 - T_2$) повреждающего фактора (F_2) эти

индивиды имеют определенное преимущество, так как, не проявляя изначально активной реакции, они в большей степени сохраняют резерв жизненного потенциала, что позволяет им длительно существовать в неблагоприятных условиях.

Третий тип имеет промежуточные характеристики в сравнении с первым и вторым. Данные индивиды проявляют некий баланс использования жизненного потенциала, что обеспечивает определенный уровень возможностей в преодолении кризисной ситуации и сравнительно быстрое восстановление жизненных функций в посткризисный период. Особи третьего типа составляют большую часть древостоя. По объектам наших исследований их доля – около 2/3 всего объема выборки.

Анализируя типы реакции отдельных растений с точки зрения процессов микроэволюции, можно предположить, что признак активного ответа на действие стрессора с большей вероятностью закрепится в последующих поколениях в условиях, когда чередование кризисных явлений происходит с временным интервалом, сопоставимым с периодом реабилитации особей данного типа. В этом случае наследственно будут закрепляться такие признаки, как интенсивность процессов регенерации и скорость восстановления резерва жизненного потенциала, который был использован на преодоление кризисной ситуации.

Второй тип реакции, обеспечивающий существование в условиях длительного действия повреждающего фактора, повышает вероятность выживания особей, характеризующихся более инертной функциональной перестройкой, отбор происходит по признаку устойчивости к хроническому действию стрессора, способности экономно и длительно использовать резерв жизненного потенциала.

Оценивая с позиции данных подходов особенности адаптации природных популяций сосны Палласа на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор, необходимо отметить, что в древостоях верхнего пояса, где интенсивность пожаров выше, а частота их прохождения меньше (Коба, 2005), трансформация генетической структуры популяций происходит в сторону увеличения представленности особей первого типа. В последние десятилетия в условиях всевозрастающего техногенного загрязнения и глобальных изменений природной среды, которые во многих случаях приобретают характер длительного негативного воздействия, в первую очередь следует ожидать усиление деструктивных процессов в популяциях верхнего пояса, так как эволюционно они менее устойчивы к хроническому действию стрессоров.

В этой связи в настоящее время одной из главных проблем сохранения лесных насаждений является усиление двух крайних тенденций деструктивного воздействия на лесные сообщества.

С одной стороны – техногенное загрязнение, глобальные климатические изменения определяют усиление хронического негативного воздействия, на фоне которого все более часто происходят кризисные явления, связанные с действием пожаров, локальных выбросов высоких концентраций поллютантов и т.д. Таким образом, формируются как бы “ножницы” двух эволюционно разных тенденций, определяющих изменение генетической структуры и адаптивного потенциала популяций: хроническое действие негативных факторов способствует усилению отбора по признаку особей второго типа и вызывает элиминацию особей первого типа, что влечет за собой снижение устойчивости популяций к сильному кратковременному деструктивному воздействию. В ситуации низкой представленности особей первого типа те или иные кризисные явления резко повышают вероятность гибели отдельных популяций.

Это теоретическое положение подтверждается некоторыми экспериментальными данными, полученными при изучении особенностей роста и развития растений в условиях длительного действия стрессора. Установлено, что продолжительное стрессовое воздействие (поступление в окружающую среду токсичных газообразных веществ) приводит к существенным изменениям внутривидовой структуры вида, которые направлены в сторону увеличения доли особей с низкими темпами развития, с низкой относительной скоростью роста листьев (Турбина, 2005; Турбина, 2011). В решении задач совершенствования системы лесохозяйственных мероприятий восстановления поврежденных огнем древостоев следует отметить, что при проведении санитарных рубок на горельниках в первую очередь ликвидируются особи активной реакции на действие стрессора, так как более интенсивное пожелтение хвои традиционно воспринимается как признак гибели деревьев. Тем самым осуществляется отрицательная селекция, снижающая поливариантность по типам реакции и в конечном итоге устойчивость популяций к негативному воздействию факторов внешней среды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Огневое воздействие при низовом пожаре оказывает заметное влияние на биофизические характеристики сосны Палласа. В постпирогенный период наблюдается изменение электрического сопротивления тканей ствола деревьев, повышение коэффициента его вариации, что отражает ухудшение их жизненного состояния. Коэффициент поляризации тканей ствола сосны Палласа проявляет отрицательную связь с относительной величиной и критическим уровнем его обгорания, с увеличением степени пирогенного травми-

рования снижается физиологическая активность тканей древесины.

Интенсивность пожелтения хвои отражает величину стресса, который испытывают деревья после огневого воздействия, что определяется не только степенью пирогенного повреждения, но и уровнем защитной реакции, связанной с мобилизацией жизненного резерва в постшоковый период. Пожелтение хвои и развитие процессов дефолиации характеризует активность реакции на действие стрессора и связанные с этим негативные последствия, которые проявляются в пролонгирующем снижении жизненного состояния деревьев.

Выявлена внутривидовая дифференциация сосны Палласа по типам реакции на действие повреждающего фактора. Особи повышенной активности регенерационных процессов обеспечивают сохранение группы при сильном кратковременном негативном воздействии. Индивиды со слабой реакцией реализуют свое преимущество в ситуации хронического действия стрессора, консервативно используя резерв жизненного потенциала, что обеспечивает возможность длительного существования в неблагоприятных условиях.

При проведении санитарных рубок на горельниках с наибольшей вероятностью ликвидируются особи активной реакции на действие стрессора, так как интенсивное пожелтение хвои квалифицируется как признак гибели деревьев. Тем самым осуществляется отрицательная селекция, снижающая поливариантность по типам реакции, и в конечном итоге устойчивость популяций к негативному воздействию факторов внешней среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анучин Н.П. Лесная таксация. М.: Лесная промышленность, 1982. 512 с.
- Архипов Е.В. Прогноз жизненного и санитарного состояния сосняков Казахского мелкосопочника после воздействия низовых пожаров // Международный научно-исследовательский журн. 2019. № 11(89). Ч. 2. С. 31–36.
- Браилко В.А. Некоторые особенности водного режима листопадных и зимнезеленых видов рода *Lonicera* (Caryophyllaceae) при интродукции на Южном берегу Крыма // Экосистемы. 2018. № 14(44). С. 75–82.
- Гетте И.Г., Косов И.В., Пахарькова Н.В., Безкоровая И.Н. Влияние теплового стресса на ассимиляционный аппарат хвои сосны обыкновенной в послепожарных сосняках Южной Сибири // Лесоведение. 2017. № 6. С. 437–445.
- Гетте И.Г., Коротаева Н.Е., Косов И.В., Пахарькова Н.В., Боровский Г.Б. Влияние контролируемого выжигания на содержание стрессовых белков в хвое сосны обыкновенной в условиях Красноярской лесостепи // Лесоведение. 2020. № 3. С. 195–204.
- Голиков Д.Ю., Шавнин С.А., Овчинников И.С. Оценка состояния сосновых древостоев с помощью измерения электрического импеданса ствола // Леса Урала и хозяйство в них. Екатеринбург: УГЛТУ, 2001. Вып. 21. С. 264–272.
- Иванов В.В., Евдокименко М.Д. Роль рубок и пожаров в динамике лесов бассейна озера Байкал // Лесоведение. 2017. № 4. С. 256–269.
- Карасев В.Н., Карасева М.А. Диагностика жизненного состояния насаждений хвойных пород по биоэлектрическим показателям // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2016. № 2(30). С. 24–35.
- Карасев В.Н., Карасева М.А., Мухомтов Д.И. Диагностика физиологического состояния хвойных деревьев по биоэлектрическим и температурным показателям // Лесоведение. 2020. № 2. С. 162–174.
- Кириллов О.И. Процессы клеточного обновления и роста в условиях стресса. М.: Наука, 1977. 119 с.
- Коба В.П. *Pinus pallasiana* (Pinaceae) как индикатор периодичности пожаров и особенности восстановления ее насаждений в Горном Крыму // Растительные ресурсы. 2005. Т. 41. Вып. 2. С. 39–48.
- Коротаева Н.Е., Гетте И.Г., Косов И.В., Пахарькова Н.В., Боровский Г.Б. Белки теплового шока и фотосинтетическая активность хвои сосны обыкновенной в постпирогенный период // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. Биологические науки. 2017. № 10. С. 79–87.
- Краснощечков Ю.Н., Евдокименко М.Д., Онучин А.А. Постпирогенная дигрессия лесных экосистем в горном Прибайкалье // Сибирский лесной журн. 2018. № 6. С. 46–57.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
- Макарова Н.В. Устойчивость к пожарам древесных пород в лесных насаждениях Ростовской области // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2020. № 58. С. 31–36.
- Мелехов И.С. Влияние пожаров на лес. М.–Л.: Гослестехиздат, 1948. 128 с.
- Осинков Л. Полевой прибор селекционера // Радио. 1968. № 8. С. 55–56.
- Павлов И.Н. Древесные растения в условиях техногенного загрязнения. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2005. 370 с.
- Рутковский И.В. Применение электрофизиологических методов при сортоиспытании тополей // Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск, 1970. С. 160–164.
- Савченко А.Г. О критической высоте обгорания стволов деревьев сосны крымской при низовых пожарах // Науч. тр. МЛТИ. М., 1978. Вып. 3. С. 27–30.
- Савченко А.Г. Влияние пожаров на прирост и строение древесины сосны крымской // Лесной журн. 1984. № 3. С. 5–8.
- Судаchkova Н.Е. Состояние и перспективы изучения влияния стрессов на древесные растения // Лесоведение. 1998. № 2. С. 3–9.
- Судаchkova Н.Е., Романова Л.И., Астраханцева Н.В., Новоселова М.В., Косов И.В. Стрессовые реакции дере-

вьев сосны обыкновенной на повреждение низовым пожаром // Сибирский экологический журн. 2016. № 5. С. 739–749.

Тарусов Б.Н. Электропроводность как метод определения жизнеспособности тканей. Архив биол. наук, 1938. Т. 52. Вып. 2. С. 120–124.

Турбина М.Р. Внутрипопуляционная дифференциация скерды кровельной (*Crepis tectorum* L.) по скорости роста розетки и темпам развития особей. Эффект последствия длительного стресса // Экология. 2005. № 4. С. 243–251.

Трубина М.Р. Стратегия выживания *Crepis tectorum* L. в условиях хронического атмосферного загрязнения // Экология. 2011. № 2. С. 102–109.

Усена В.В. Послепожарное состояние и восстановление лесных фитоценозов на территории Республики Беларусь // Известия Национальной академии наук Беларуси. Биологические науки. 2018. Т. 63. № 3. С. 316–326.

Цветков П.А. Нагар как диагностический признак // Хвойные бореальной зоны. 2006. Т. 23. № 3. С. 132–137.

Шавнин С.А., Яковлев И.Д., Голиков Д.Ю., Папулов Е.С., Иванченко В.Г. Использование электрофизиологических характеристик тканей прикамбиального комплекса ствола при диагностике состояния деревьев сосны обыкновенной // Леса Урала и хозяйство в них. 2003. Вып. 23. С. 318–329.

Яковлева Л.В. Импеданс как фоновый признак в селекции хвойных на быстроту роста // Бюл. Никит. ботан. сада. 1983. Вып. 52. С. 20–23.

Casals P., Valor T., Rios A.I., Shipley B. Leaf and bark functional traits predict resprouting strategies of understory woody species after prescribed fires // Forest Ecology and Management. 2018. V. 429. P. 158–174.

Khapugin A., Vargot E.V., Chugunov G.G. Vegetation recovery in fire-damaged forests: a case study at the southern boundary of the taiga zone // Forestry Studies. Metsanduslikud Uurimused. 2016. V. 64. P. 39–50.

Nicholson A., Prior L.D., Perry G.L.W., Bowman D.M.J.S. High post-fire mortality of resprouting woody plants in Tasmanian Mediterranean-type vegetation // International J. Wildland Fire. 2017. V. 26. № 6. P. 532–537.

Prior L.D., Bowman D.M.J.S. Classification of post-fire responses of woody plants to include pyrophobic communities // Fire. 2020. V. 3. P. 1–16.

Peculiarities of the Vital Functions Restoration in Pallas Black Pines Following a Forest Fire

V. P. Koba*

Nikitsky Botanical Garden, Nikitsky descent, 52, Nikita twp., Yalta, Republic of Crimea, 298648, Russia

**E-mail: KobaVP@mail.ru*

Using the biophysics and visual assessment methods, a study on the vital state dynamics of the Pallas black pine (*Pinus nigra* subsp. *pallasiana* D. Don) trees damaged by fire was conducted. It is shown that a ground fire has a noticeable effect on the biophysical characteristics of the Pallas pine. In the post-fire period, there is a change in the electrical resistance of the tree trunk tissues, as well as an increase in its variation coefficient, which reflects the deterioration of their vital condition. The relationship between the parameters of the trunk tissues' polarization coefficient and the level of the pine trees' pyrogenic damage was revealed. The intensity of the needles yellowing reflects the amount of stress the trees experience during the pyrogenic impact, it is determined not only by the severity of the impact, but also by the protective response resulting in the mobilisation of the vitality reserves during the post-shock period. The negative effects of stress are manifested in a prolonged decline of the plants' vital state. Differentiation of the Pallas black pine trees based on the types of response to the damaging impact was revealed. The individuals of an increased regenerative capacity ensure the group preservation under a strong short-term negative impact. Individuals with a weak response realise their advantage in a situation of a lingering stress, conservatively utilising their vitality reserves, which ensures the possibility of long-term survival under inhospitable conditions. Currently, the natural populations of Pallas black pine, are forming "scissors" of two evolutionarily different natural selection tendencies. Under the lingering stressful conditions, individuals with weaker reaction are more likely to survive and the elimination of individuals with a strong response to stress increases, which entails a decrease in the resistance of populations to a strong destructive effect.

Keywords: fire, pyrogenic damage, Pallas black pine, vital state, impedance, stress, differentiation.

REFERENCES

Anuchin N.P., *Lesnaya taksatsiya* (Forest taxation), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1982, 552 p.

Arkhipov E.V., Prognoz zhiznennogo i sanitarnogo sostoyaniya sosnyakov Kazakhskogo melkosopochnika posle vozdeystviya nizovykh pozharov (Forecast of life and sani-

tary conditions of pinery of the Kazakh hilly area after influence of low fires), *Mezhdunarodnyi nauchno-issledovatel'skii zhurnal*, 2019, No. 11(89), Part 2, pp. 31–36.

Braillko V.A., Nekotorye osobennosti vodnogo rezhima listopadnykh i zimnezelenykh vidov roda *Lonicera* (Caprifoliaceae) pri introduktsii na Yuzhnom beregu Kryma (Some

- spetures of the water regime of deciduous and winter green *Lonicera* L. (Caprifoliaceae) species concerning their drought-resistance under introduction on Southern coast of Crimea), *Ekosistemy*, 2018, No. 14(44), pp. 75–82.
- Casals P., Valor T., Rios A.I., Shipley B., Leaf and bark functional traits predict resprouting strategies of understory woody species after prescribed fires, *Forest Ecology and Management*, 2018, Vol. 429, pp. 158–174.
- Gette I.G., Korotaeva N.E., Kosov I.V., Pakhar'kova N.V., Borovskii G.B., Vliyanie kontroliruemogo vyzhiganiya na sodержanie stressovykh belkov v khvoe sosny obyknovnoy v usloviyakh Krasnoyarskoi lesostepi (An effect of the controlled burnout on the content of stress proteins in Scots pine needles in the conditions of Krasnoyarsk forest steppe), *Lesovedenie*, 2020, No. 3, pp. 195–204.
- Gette I.G., Kosov I.V., Pakhar'kova N.V., Bezkorovainaya I.N., Vliyanie teplovogo stressa na assimilatsionnyi apparat khvoi sosny obyknovnoy v poslepozharnykh sosnyakakh Yuzhnoi Sibiri (The heat stress effect on assimilatory apparatus of Scots pine needles at post-fire sites in pine forests in Southern Siberia), *Lesovedenie*, 2017, No. 6, pp. 437–445.
- Golikov D.Y., Shavnin S.A., Ovchinnikov I.S., Otsenka sostoyaniya sosnovykh drevostoev s pomoshch'yu izmereniya elektricheskogo impedansa stvola (Assessment of the state of pine stands by measuring the electrical impedance of the stem), In: *Lesy Urala i khozyaistvo v nikh* (Forests of the Urals and management in them), Ekaterinburg: UGLTU, 2001, Vol. 21, pp. 264–272.
- Ivanov V.V., Evdokimenko M.D., Rol' rubok i pozharov v dinamike lesov basseina ozera Baikal (Contribution of fellings and fires to forest dynamics of Lake Baikal Basin), *Lesovedenie*, 2017, No. 4, pp. 256–259.
- Karasev V.N., Karaseva M.A., Diagnostika zhiznennogo sostoyaniya nasazhdenii khvoinykh porod po bioelektricheskimi pokazatelyam (Diagnostics of species viability on coniferous plantations based on bioelectric indicators), *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie*, 2016, No. 2 (30), pp. 24–35.
- Karasev V.N., Karaseva M.A., Mukhortov D.I., Diagnostika fiziologicheskogo sostoyaniya khvoinykh derev'ev po bioelektricheskimi i temperaturnym pokazatelyam (Coniferous trees bioelectric and temperature diagnostics), *Lesovedenie*, 2020, No. 2, pp. 162–174.
- Khapugin A., Vargot E.V., G. Chugunov G.G., Vegetation recovery in fire-damaged forests: a case study at the southern boundary of the taiga zone, *Forestry Studies. Metsanduslikud Uurimused*, 2016, Vol. 64, pp. 39–50.
- Kirillov O.I., *Protssy kletochnogo obnoveniya i rosta v usloviyakh stressa* (Processes of cellular renewal and growth under stress), Moscow: Nauka, 1977, 119 p.
- Koba V.P., *Pinus pallasiana* (Pinaceae) kak indikator periodichnosti pozharov i osobennosti vosstanovleniya ee nasazhdenii v Gornom Krymu (*Pinus pallasiana* (Pinaceae) as an indicator of the frequency of fires and features of the restoration of its plantations in the Crimean Mountains), *Ras-titel'nye resursy*, 2005, Vol. 41, No. 2, pp. 39–48.
- Korotaeva N.E., Gette I.G., Kosov I.V., Pakhar'kova N.V., Borovskii G.B., Belki teplovogo shoka i fotosinteticheskaya aktivnost' khvoi sosny obyknovnoy v postpirogennyi period (Heat shock proteins and photosynthetic activity of needles of ordinary pine in post-fire period), *Vestnik KrasGAU*, 2017, No. 10, pp. 79–87.
- Krasnoshchekov Y.N., Evdokimenko M.D., Onuchin A.A., Postpirogennaya digressiya lesnykh ekosistem v gornom Pribaikal'e (Postpyrogenic digression of forest ecosystems in the mountain Cis-Baikal region), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2018, No. 6, pp. 46–57.
- Lakin G.F., *Biometriya* (Biometrics), Moscow: Vysshaya Shkola, 1990, 351 p.
- Makarova N.V., Ustoichivost' k pozharom drevesnykh porod v lesnykh nasazhdeniyakh Rostovskoi oblasti (Resistance to tree fires in forest plantations of Rostov region), *Aktual'nye problemy lesnogo kompleksa*, 2020, No. 58, pp. 31–36.
- Melekhov I.S., *Vliyanie? pozharov? na? les* (The effect of fires on woodlands), Moscow-Leningrad: Goslestekhzdat, 1948, 127 p.
- Nicholson A., Prior L.D., Perry G.L.W., Bowman D.M.J.S., High post-fire mortality of resprouting woody plants in Tasmanian Mediterranean-type vegetation, *International J. Wildland Fire*, 2017, Vol. 26, No. 6, pp. 532–537.
- Osipkov L., Polevoi pribor selektsionera (Breeder's field instrument), *Radio*, 1968, No. 8, pp. 55–56.
- Pavlov I.N., *Drevesnye rasteniya v usloviyakh tekhnogennoy zagryazneniya* (Woody plants in conditions of technogenic pollution), Ulan-Ude: Izd-vo BNTs SO RAN, 2005, 370 p.
- Prior L.D., Bowman D.M.J.S., Classification of post-fire responses of woody plants to include pyrophobic communities, *Fire*, 2020, Vol. 3, pp. 1–16.
- Rutkovskii I.V., Primenenie elektrofiziologicheskikh metodov pri sortoispytaniy topolei (Application of electrophysiological methods in poplar variety testing), In: *Lesnaya genetika, selektsiya i semenovodstvo* (Forest genetics, breeding and seed production), Petrozavodsk: 1970, pp. 160–164.
- Savchenko A.G., O kriticheskoi vysote obgoraniya stvolov derev'ev sosny krymskoi pri nizovykh pozharakh (On the critical height of the burning of trunks of Crimean pine trees during ground fires), *Nauch. tr. MLTI*, 1978, Vol. 3, pp. 27–30.
- Savchenko A.G., Vliyanie pozharov na prirost i stroenie drevesiny sosny krymskoi (Influence of fires on the growth and structure of Crimean pine wood), *Lesnoi zhurnal*, 1984, No. 3, pp. 5–8.
- Shavnin S.A., Yakovlev I.D., Golikov D.Y., Papulov E.S., Ivanchenko V.G., Ispol'zovanie elektrofiziologicheskikh kharakteristik tkanei prikambial'nogo kompleksa stvola pri diagnostike sostoyaniya derev'ev sosny obyknovnoy (The use of electrophysiological characteristics of the tissues of the cambial complex of the trunk in diagnosing the condition of Scotch pine trees), In: *Lesy Urala i khozyaistvo v nikh* (Forests of the Urals and their management), 2003, Vol. 23, pp. 318–329.

- Sudachkova N.E., Romanova L.I., Astrakhantseva N.V., Novoselova M.V., Kosov I.V., Stress reactions of Scots pine trees to injuring by ground fire, *Contemporary problems of ecology*, 2016, Vol. 9, No. 5, pp. 608–616.
- Sudachkova N.E., Sostoyanie i perspektivy izucheniya vliyaniya stressov na drevesnye rasteniya (The state and prospects of researches of the stress effects on woody plants), *Lesovedenie*, 1998, No. 2, pp. 3–9.
- Tarusov B.N., Elektroprovodnost' kak metod opredeleniya zhiznesposobnosti tkani (Electric conductivity as a method of study of vital activity of a tissue), *Arkhiv biologicheskikh nauk*, 1938, Vol. 52, No. 2, pp. 178–181.
- Trubina M.R., Intrapopulation differentiation by the rates of rosette growth and individual plant development in narrow-leaved hawk's beard (*Crepis tectorum* L.): after effects of long-term stress, *Russian J. Ecology*, 2005, Vol. 36, No. 4, pp. 219–226.
- Trubina M.R., The survival strategy of *Crepis tectorum* L. under conditions of chronic atmospheric pollution, *Russian J. Ecology*, 2011, Vol. 42, No. 2, pp. 103–109.
- Tsvetkov P.A., Nagar kak diagnosticheskii priznak (Scorch marks as a diagnostic feature), *Khvoinye boreal'noi zony*, 2006, Vol. 23, No. 3, pp. 132–137.
- Usenya V.V., Poslepozharnoe sostoyanie i vosstanovlenie lesnykh fitotsenozov na territorii Respubliki Belarus' (Post-fire condition and renewal of forest phytocenoses on the territory of the Republic of Belarus), *Izvestiya Natsional'noi akademii nauk Belarusi. Biologicheskie nauki*, 2018, Vol. 63, No. 3, pp. 316–326.
- Yakovleva L.V., Impedans kak fonovyi priznak v selektsii khvoinykh na bystrotu rosta (Impedance as a background trait in coniferous breeding for growth rate), *Byul. Nikit. botan. sada*, 1983, Vol. 52, pp. 20–23.

УДК 630*43:630*434

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ПОСЛЕПОЖАРНЫХ ЛИСТВЕННИЧНИКОВ В ГОРНЫХ РАЙОНАХ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ¹

© 2023 г. И. А. Целитан^а, *, И. М. Данилин^а^аИнститут леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Академгородок, д. 50/28, Красноярск, 660036 Россия

*E-mail: sjfs@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 19.07.2022 г.

После доработки 23.08.2022 г.

Принята к публикации 18.10.2022 г.

Рассмотрены особенности послепожарного формирования чистых по составу лиственничных насаждений в северных (Эвенкия, среднее течение р. Нижней Тунгуски, географические координаты – 64°03' с.ш. 101°10' в.д.) и южных (Ермаковский р-н, географические координаты – 52°23' с.ш., 93°33' в.д.) районах Красноярского края. По материалам пробных площадей проанализированы строение, рост и биологическая продуктивность лесных восстановительных сукцессий. Наибольшее значение фитомассы (по общей продуктивности) лиственничных насаждений составило 1055.5 т абс. сух. вещества/га⁻¹ в возрасте 93 лет. Структурно соотношение фракций фитомассы древостоев закономерно изменяется с увеличением их среднего возраста и густоты. С увеличением среднего возраста древостоя повышается его надземная и корневая фитомасса, вместе с тем уменьшается относительная доля массы древесины крон и хвои относительно общей надземной фитомассы древостоя. В 38-летних лиственничниках на долю массы крон приходится 18%, а на долю стволов – 82%. В 60-летних древостоях на древесину крон с хвоей приходится 14%, а на массу стволов – 86%. В 93-летнем лиственничнике доля фитомассы стволов возрастает до 89%, а доля древесины крон с хвоей имеет минимальный показатель – 11%. Максимально ростовой потенциал лиственничное насаждение возрастом 56 лет по текущему приросту фитомассы (по общей продуктивности) реализует на уровне 14.69 т абс. сух. вещества/га⁻¹ в год. Сформировавшиеся на горях молодняки и средневозрастные лиственничники имеют более высокие показатели роста и накопления фитомассы, по количеству закрепленного углерода атмосферы превышают спелые и перестойные насаждения более чем в два раза.

Ключевые слова: лиственница сибирская, послепожарные восстановительные сукцессии, таксационное строение, структура фитомассы, корреляционные связи.

DOI: 10.31857/S0024114823040125, EDN: XUQBDI

Изучение закономерностей лесообразовательного процесса в связи с пожарами, вырубками, опасными природными явлениями является одним из важных направлений лесоведения и экологии леса. Вопросы лесовосстановительной динамики чрезвычайно актуальны для регионов Красноярского края (Абаимов и др., 1996; Валендик, 1996; Фуряев, 1996; Региональные проблемы ..., 2007; Динамика лесов ..., 2013; Буряк, 2015; Иванова и др., 2016).

Важным в этих исследованиях является изучение таксационного строения, роста и биологической продуктивности лесов послепожарного формирования как в плане теории формирования

лесных экосистем, так и практическом отношении решения вопросов ведения лесного хозяйства (Зиганшин, 1997; Ведрова и др., 2000; Исаев и др., 2001; Kuuluvainen, 2002; Бузыкин и др., 2002; Швиденко и др., 2004; Pilli et al., 2006; Таблицы ..., 2008; Динамика лесов ..., 2013; Кузьмичев, 2013; Швиденко, Щепашенко, 2014; Щепашенко и др., 2017; Усольцев, 2020). В горных районах Красноярского края имеются значительные площади лиственничных лесов послепожарного формирования (Абаимов и др., 1996; Буряк, 2015; Иванова и др., 2016; Лесной план ..., 2019). Эти насаждения выполняют важные почвозащитные, водорегулирующие, водоохраные биосферные функции в регионе (Региональные проблемы ..., 2007; Динамика лесов ..., 2013).

Цель исследования – провести лесоэкологическую оценку динамики послепожарного формирования и биологической продуктивности

¹ Работа выполнена по базовому проекту Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН “Научные основы сохранения ресурсного и экологического потенциала лесов Сибири в условиях кумулятивных антропогенных и природных рисков” № 0287-2021-0010, рег. НИОКТР № 121030900181-4.

лиственничных насаждений в горных районах Красноярского края.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводились в северных (Эвенкия, среднее течение р. Нижней Тунгуски, географические координаты – 64°03′ с.ш. 101°10′ в.д.) и южных (Ермаковский р-н, географические координаты – 52°23′ с.ш., 93°33′ в.д.) районах Красноярского края, в лиственничниках, сформировавшихся естественным образом на горях. В Ермаковском районе лиственничные леса представлены лиственницей сибирской (*Larix sibirica* Ledeb). Это высокопродуктивные, чистые по составу, сомкнутые насаждения, расположенные, как правило, по северным склонам гор. В последние 70 лет лиственничные леса активно осваиваются и подвергаются рубкам и воздействиям пожаров, что существенно влияет на возрастную структуру древостоев. В результате огневого воздействия как в насаждениях, так и по вырубкам происходит минерализация почв, создаются благоприятные условия для восстановления леса (Абаимов и др., 1996; Фуряев, 1996; Фарбер, 2000). На небольших по площади (до 5 га) вырубках и горях возобновление лиственницы обильное при достаточном количестве жизнеспособных семян. Количество семян достигает пятидесяти и более тысяч на гектаре в течение 5–6 лет после рубки, что обеспечивает последующее естественное восстановление лиственничного насаждения. В возрасте 15–20 лет в лиственничных молодняках происходит смыкание крон деревьев, восстанавливаются напочвенный покров, подстилка (Абаимов и др., 1996; Бузыкин и др., 2002; Цветков, 2005).

В период 2020–2021 гг. закладывались координатные пробные площади размером 50 × 50 м в Ермаковском и Эвенкийском лесничествах Красноярского края с целью изучения таксационно-морфологической структуры и биологической продуктивности насаждений, с отбором и обмерами модельных деревьев по принципу ступенчатого представительства. Лесотаксационными методами на пробных площадях выполняли измерения стволов и крон деревьев сплошным пересчетом, принимали во внимание надземную фитомассу (Самойлович, 1966; Уткин, 1975; Анучин, 1982; Усольцев, 1998; Швиденко и др., 2000; Shvidenko et al., 2000). Фитомассу древостоя определяли обмером и разделением на фракции модельных деревьев по ступеням толщины (7–10 модельных деревьев каждой породы на пробной площади). От каждой фракции отбирались образцы и навески на влажность, которые высушивались в сушильном шкафу при температуре 105°C до постоянного веса и взвешивались на электронных весах с точностью ±1 г. Масса фракций выравнивалась аналитически, суммировалась по ступеням толщины ство-

лов и переводилась на гектар в абсолютно сухом состоянии. Массу корней определяли с использованием конверсионных коэффициентов расчетным путем по методике В.А. Усольцева (2020). Отпад и опад фракций фитомассы выявляли по методике А.З. Швиденко с соавт. (2004). Надземную фитомассу живого напочвенного покрова определяли на учетных площадках размером 0.5 × 0.5 м срезаем всех растений на площадке на уровне поверхности почвы, разделением их по видам, взвешиванием и приведением к абсолютно сухому состоянию. Количество учетных площадок на каждой ПП составляло не менее 10 шт. для обеспечения точности определений не менее 10%. Фитомасса древесных видов подлеска определялась на учетных площадках размером 2 × 2 м, закладываемых равномерно по ПП в количестве не менее 5 шт., с замером растений подлеска на высоте груди по 1 см ступеням толщины и взятием образцов. Полевые исследования проводили в августе, в период завершения активной вегетации растений.

Лиственничные насаждения возрастом 38–90 лет, чистые по составу, густотой 1000–5500 деревьев на га, различных рядов естественного формирования, разнотравных типов леса. Пробная площадь 7 заложена в березово-осиновом насаждении 82–90 лет, которое образовалось на пройденной пожаром лиственничной вырубке. Почвы на пробных площадях длительно-сезонно-мерзлотные, суглинистые, средней мощности, лесные дерновотаежные. В подлеске произрастают рябина сибирская (*Sorbus aucuparia* subsp. *sibirica* (Hedl.) Krylov), черемуха обыкновенная (*Prunus padus* L.), ива козья (*Salix caprea* L.), ольха кустарниковая (*Alnus alnobetula* subsp. *fruticosa* (Rupr.) Raus.), береза кустарниковая (*Betula fruticosa* Pall.), жимолость татарская (*Lonicera tatarica* L.), шиповник майский (*Rosa majalis* Herrm.), единично смородина красная (*Ribes rubrum* L.).

Проективное покрытие напочвенного покрова 70–80%, представлено различными видами лесных травянистых растений, среди которых доминируют пырейник сибирский (*Elymus sibiricus* L.), герань луговая (*Geranium pratense* L.), горошек однопарный (*Vicia unijuga* A. Braun), осока амгунская (*Carex amgunensis* Fr. Schmidt.), осока ланцетная (*Carex lanceolata* Boott), подмаренник настоящий (*Galium verum* L.), иван-чай узколистный (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.), хризантема Завадского (*Chrysanthemum zawadskii* Herbach), полынь рассеченная (*Artemisia laciniata* Willd.), мятлик сибирский (*Poa sibirica* Roshev.), лапчатка пижмолистная (*Potentilla tanacetifolia* Willd. Ex Schldl.).

В табл. 1 показаны таксационные показатели исследованных лиственничных насаждений. Отпад определялся по методике В.П. Воропанова (1966).

Таблица 1. Таксационная характеристика лиственных насаждений

№ пробной площади	Состав	Класс бонитета	Напочвенный покров	Древесная порода	Возраст, лет	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Число деревьев, шт./га	Сумма площадей сечения, м ² /га ⁻¹	Запас, м ³ /га ⁻¹	Изменение запаса, м ³ /га/год ⁻¹		Общая продуктивность, м ³ /га ⁻¹		Прирост по общей продуктивности, м ³ /га/год ⁻¹		Отпад, м ³ /га/год ⁻¹	
											текущее	среднее	текущая	средняя	текущий	средний		
1	10Л	III	Разнотравье	Л	38	11.4	10.6	3484	30.1	180	5.03	4.74	7.21	5.95	226	7.21	5.95	2.18
2	10Л	III	Разнотравье	Л	50	14.3	14.0	2238	33.7	239	4.62	4.78	6.85	6.24	312	6.85	6.24	2.23
3	10Л	II	Разнотравье	Л	52	17.3	18.4	1437	38.0	321	5.63	6.17	8.52	8.10	421	8.52	8.10	2.89
4	10Л	III	Разнотравье	Л	60	16.0	16.3	1757	36.2	284	4.20	4.73	6.36	6.30	378	6.36	6.30	2.16
5	10Л	III	Разнотравье	Л	93	20.5	21.8	1105	41.1	397	2.89	4.27	4.49	5.97	555	4.49	5.97	1.60
6	10Л	III	Зеленые мхи, брусника	Л	41	9.6	7.9	5141	27.0	142	3.81	3.46	5.46	4.44	182	5.46	4.44	1.65
7	9Б 10С	II	Разнотравье	Б	82	24.2	22.8	402	16.4	156	0.41	1.90	1.03	3.66	300	1.03	3.66	0.62
				Ос	90	24.5	26.5	53	2.9	34	0.15	0.38	0.24	0.54	49	0.24	0.54	0.09

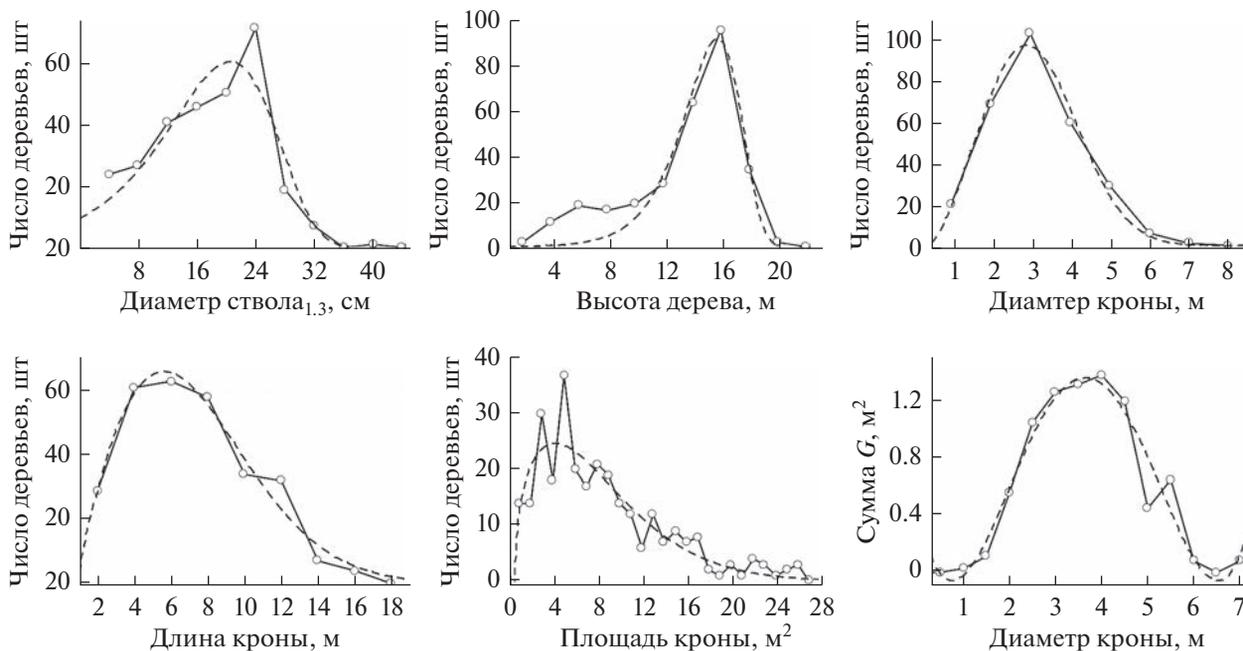


Рис. 1. Распределения деревьев лиственницы по таксационным показателям, сглаженные функцией Вейбулла (пробная площадь 3).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Варьирование таксационных признаков древостоев находится в интервале 43–74%. Деревья значительно различаются по размерным биометрическим характеристикам, конкурируя в процессе роста за питательные вещества, влагу и свет. На начальных этапах формирования насаждений – в молодняках корреляционная связь таксационных признаков с высотами стволов относительно низкая. В табл. 2–3 показаны рассчитанные характеристики биологической продуктивности и корреляционные связи параметров исследованных лиственничных насаждений.

Распределение деревьев по таксационным показателям с высокой крутизной и правосторонней асимметрией, ряды растянуты, характерна автокорреляция. Для выравнивания эмпирических данных применена функция Вейбулла с тремя основными параметрами: масштаб (b), форма (c), сдвиг (θ), что позволило получить адекватное и эффективное сглаживание:

$$f(x) = c/b * [(x - \theta)/b]^{c-1} * e^{-[(x - \theta)/b]^c}$$

$$0 \leq x < \infty, b > 0, c > 0, \theta > 0,$$

где b – параметр масштаба; c – параметр формы; (θ) – параметр сдвига; e – основание натурального логарифма Эйлера (Bailey, Dell, 1973; Ганина, 1984; Statistica ..., 2022) (рис. 1).

Таксационные и продукционные показатели лиственничных насаждений тесно связаны между

собой. Зависимости между показателями аппроксимируются полиномиальными, экспоненциальными, логарифмическими и степенными функциями (табл. 4, 5). Фитомасса лиственничных насаждений тесно связана с размерами деревьев и густотой древостоев. Масса фракций и общая продуктивность фитомассы закономерно увеличиваются с повышением таксационных показателей. Коэффициенты корреляции (R) таксационных показателей имеют следующие значения: возраст – 0.95; средний диаметр – 0.91; средняя высота – 0.85; запас – 0.73; число деревьев – –0.81. Все R значимы при доверительной вероятности 95%, уровень значимости $\alpha < 0.05$. Связи между массой отдельных фракций выше, чем с размерами деревьев ($R^2 = 0.76–0.99$) (табл. 3).

При уменьшении густоты древостоев увеличивается масса древесины кроны и хвои (хвой), при этом масса древесины и коры стволов, отмерших ветвей изменяется незначительно. С увеличением среднего возраста древостоя повышается его надземная и корневая фитомасса (табл. 2, 3), вместе с тем уменьшается относительная доля массы древесины кроны и хвои относительно общей надземной фитомассы древостоя. В 38-летних лиственничниках на долю массы кроны приходится 18%, а на долю стволов – 82%. В 60-летних древостоях на древесину кроны с хвоей приходится 14%, а на массу стволов – 86%. В 93-летнем лиственничнике доля фитомассы стволов возрастает до 89%, а доля древесины кроны с хвоей имеет минимальный показатель – 11%.

Таблица 2. Биологическая продуктивность лиственничников

№ пробной площади	Состав	Древесная порода	Возраст, лет	Фитомасса насаждения, т/га ⁻¹								Продуктивность фитомассы общая, т/га ⁻¹	Прирост фитомассы текущей, т/га/год ⁻¹		Углерод фитомассы, т/га ⁻¹				Чистая первичная продукция, т С/га/год ⁻¹		
				ствол	кора в т. ч.	древесина кроны	хвоя (листья)	надземная, итого	корни	всего	подрос и полесок		напочвенный покров	всего	наличного насаждения	в т. ч. ствол	по общей продуктивности	в т. ч. ствол		всего	в т. ч. ствол
1	10Л	Л	38	89.1	15.5	15.1	4.4	108.6	35.5	144.1	0.2	1.0	145.3	357.2	3.65	12.18	72.4	44.6	171.8	54.1	5.84
2	10Л	Л	50	118.7	20.1	16.6	4.7	140.0	44.5	184.5	0.4	1.1	186.0	507.4	3.30	12.59	92.7	59.4	243.8	74.8	6.03
3	10Л	Л	52	160.2	25.0	19.7	5.6	185.5	53.5	239.0	0.5	0.8	240.3	640.1	3.89	14.69	119.8	80.1	307.8	101.0	7.04
4	10Л	Л	60	143.1	23.7	17.8	5.1	166.0	51.9	217.9	0.6	1.3	219.8	634.5	3.01	12.84	109.3	71.7	304.8	92.1	6.15
5	10Л	Л	93	203.8	32.6	19.7	5.3	228.8	68.2	297.0	1.0	1.3	299.3	1055.5	2.03	12.62	149.2	101.9	505.4	136.9	6.00
6	10Л	Л	41	71.0	13.1	12.5	3.6	87.1	30.5	117.6	0.2	1.3	119.1	312.1	2.86	10.17	59.3	35.4	150.0	44.1	4.87
7	9Б	Б	82	89.6	13.5	16.2	2.8	108.6	20.3	128.9	3.2	4.1	156.6	369.3	0.40	9.12	77.8	44.8	184.2	84.5	4.69
	10с	Ос	90	14.0	1.8	2.1	0.2	16.3	4.1	20.4								7.0	10.4		

Таблица 3. Корреляционная структура связи (R) таксационных показателей и фитомассы лиственничников

Показатели	Фитомасса насаждения												Чистая первичная продукция							
	Возраст	Средняя высота	Средний диаметр	Число деревьев	Сумма площадей поперечных сечений	Запас	Общая продуктивность	Ствол	кора	древесная крона	хвоя (листва)	Итого наземная		корни	Всего древостой	подрост и подрост	напочвенный покров	Всего насаждение	общая продуктивность	Фитомасса
Возраст	1.00	0.89	0.91	-0.75	0.03	0.50	0.73	0.58	0.52	0.56	-0.02	0.58	0.32	0.52	0.69	0.53	0.63	0.95		-0.13
Средняя высота	0.89	1.00	0.98	-0.92	-0.16	0.36	0.61	0.44	0.34	0.61	-0.10	0.44	0.11	0.37	0.85	0.69	0.50	0.85		-0.05
Средний диаметр	0.89	0.98	1.00	-0.95	0.04	0.53	0.75	0.61	0.51	0.75	0.10	0.61	0.30	0.54	0.72	0.53	0.66	0.91		0.13
Число деревьев	-0.75	-0.92	1.00	1.00	-0.09	-0.52	-0.70	-0.58	-0.50	-0.80	-0.20	-0.59	-0.30	-0.53	-0.64	-0.44	-0.63	-0.81		-0.29
Сумма площадей поперечных сечений	0.03	0.04	0.04	1.00	1.00	0.86	0.67	0.81	0.86	0.64	0.97	0.81	0.96	0.85	-0.66	-0.82	0.77	0.29		0.83
Запас	0.50	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.96	0.99	0.99	0.90	0.85	0.99	0.96	0.99	-0.19	-0.42	0.99	0.73		0.73
Общая продуктивность	0.73	0.61	0.75	-0.70	0.67	0.96	1.00	0.98	0.95	0.93	0.67	0.98	0.85	0.96	0.11	-0.13	0.99	0.90		0.56
Ствол	0.58	0.44	0.61	-0.58	0.81	0.99	0.98	1.00	0.99	0.92	0.80	0.99	0.94	0.99	-0.09	-0.33	0.99	0.79		0.67
Кора	0.52	0.34	0.51	-0.50	0.86	0.99	0.95	0.99	1.00	0.87	0.83	0.99	0.97	0.99	-0.19	-0.42	0.98	0.73		0.68
Древесина кроны	0.56	0.61	0.75	-0.80	0.64	0.90	0.93	0.92	0.87	1.00	0.72	0.92	0.78	0.90	-0.15	-0.15	0.93	0.78		0.74
Хвоя (листва)	-0.02	-0.10	0.10	-0.20	0.97	0.85	0.67	0.80	0.83	0.72	1.00	0.80	0.91	0.84	-0.61	-0.78	0.76	0.27		0.94
Итоговая наземная	0.58	0.44	0.61	-0.59	0.81	0.99	0.98	0.99	0.99	0.92	0.80	1.00	0.94	0.99	-0.09	-0.33	0.99	0.79		0.69
Корни	0.32	0.11	0.30	-0.30	0.96	0.96	0.85	1.00	0.97	0.78	0.91	0.94	1.00	0.96	-0.42	-0.62	0.91	0.55		0.75
Всего древостой	0.52	0.37	0.54	-0.53	0.85	0.99	0.96	0.99	0.99	0.90	0.84	0.99	0.96	1.00	-0.17	-0.40	0.99	0.74		0.71
Подрост и подрост	0.69	0.85	0.73	-0.64	-0.66	-0.19	0.11	-0.09	-0.19	0.11	-0.61	-0.09	-0.42	-0.17	1.00	0.97	-0.03	0.51		-0.51
лесок	0.53	0.69	0.53	-0.44	-0.82	-0.42	-0.13	-0.33	-0.42	-0.15	-0.78	-0.33	-0.62	-0.40	0.97	1.00	-0.27	0.30		-0.69
Напочвенный покров	0.63	0.50	0.66	-0.63	0.77	0.99	0.99	0.99	0.98	0.93	0.76	0.99	0.91	0.99	-0.03	-0.27	1.00	0.82		0.65
Всего насаждение	0.95	0.85	0.91	-0.81	0.30	0.77	0.90	0.80	0.73	0.78	0.27	0.79	0.55	0.74	0.51	0.30	0.82	1.00		0.17
Общая продуктивность фитомассы	-0.13	-0.05	0.13	-0.29	0.83	0.73	0.56	0.67	0.68	0.74	0.94	0.69	0.75	0.71	-0.51	-0.69	0.65	0.17		1.00
Чистая первичная продукция																				

Примечание. Выделенные жирным коэффициенты значимы при доверительной вероятности 95% (уровень значимости $\alpha < 0.05$).

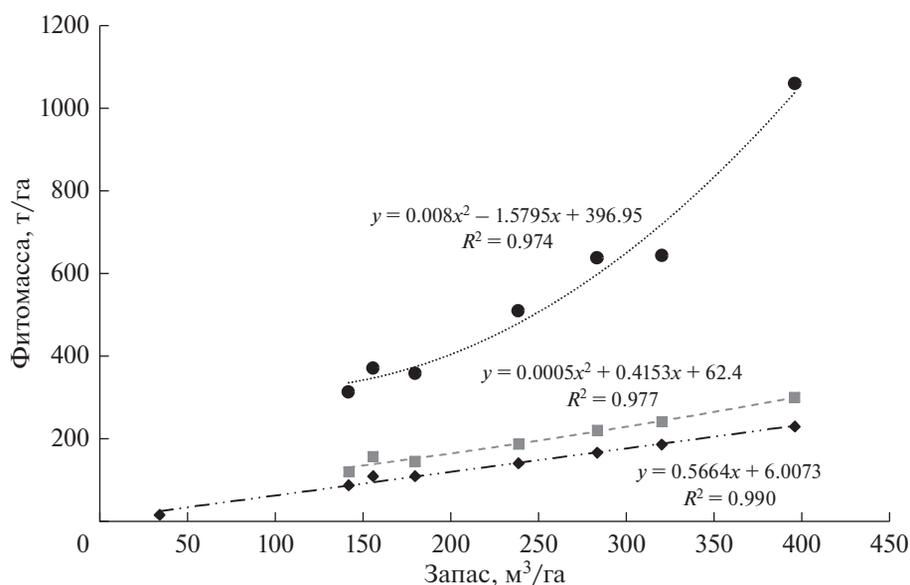


Рис. 2. Зависимость между общей продуктивностью ($P_{\text{общ}}$ ●), фитомассой лиственных насаждений ($P_{\text{л}}$ ■) и древостоев ($P_{\text{д}}$ ◆) и запасом.

Связь общей продуктивности, фитомассы насаждений и древостоев лиственных с их запасом достоверно и адекватно отображается линейными и полиномиальными уравнениями (рис. 2).

Максимально ростовой потенциал лиственное насаждение возрастом 56 лет по текущему приросту фитомассы (по общей продуктивности) реализует на уровне 14.69 т/га в год⁻¹ абсолютно

сухого вещества. Наибольшая чистая первичная продукция при этом составляет 7.04 т С/га в год⁻¹ (ПП 3). Общая продуктивность фитомассы лиственного насаждения в возрасте 93 лет достигает 1055.5 т/га⁻¹ (ПП 5).

Сравнение полученных результатов с данными др. авторов для лиственных регионов Сибири и Евразии (Поздняков, 1975а, б; Schulze et al., 1995; Шевелев, 1998; Выводцев, 1999; Ведрова

Таблица 4. Параметры уравнений взаимосвязи таксационных показателей лиственных при доверительной вероятности 95% (уровень значимости $\alpha < 0.05$)

Коэфф. уравнения	Величина коэфф.	Стандартная ошибка коэфф.	t -критерий	p -уровень	Нижний довер. порог	Верхний довер. порог
$D_{1,3} = \exp(a + a_1H + a_2D_{\text{cr}})$ ($R^2 = 0.73$)						
a	1.3826	0.081	17.096	0.00	1.223	1.542
a_1	0.1079	0.005	21.381	0.00	0.098	0.118
a_2	-0.0141	0.008	-1.888	0.06	-0.029	0.001
$D_{1,3} = \exp(a + a_1H + a_2L_{\text{cr}})$ ($R^2 = 0.73$)						
a	1.3801	0.081	17.045	0.00	1.221	1.540
a_1	0.1076	0.005	21.332	0.00	0.098	0.118
a_2	-0.0051	0.003	-1.649	0.10	-0.011	0.001
$S_{\text{cr}} = \exp(a + a_1D_{1,3} + a_2H)$ ($R^2 = 0.68$)						
a	0.8289	0.091	9.102	0.00	0.650	1.008
a_1	0.0764	0.004	22.027	0.00	0.070	0.083
a_2	-0.0171	0.003	-5.849	0.00	-0.023	-0.011

Таблица 5. Параметры уравнений множественной регрессии таксационных показателей и фитомассы деревьев в лиственничниках

Функция	Параметр	Расчетные значения параметров	Стандартная ошибка	<i>t</i> -критерий	<i>p</i> -уровень	Доверительный порог	
						нижний	верхний
$VfD; H$ ($R^2 = 0.96$)	<i>a</i>	-3.8370	0.147	-26.136	0.00	-4.133	-3.541
	<i>a</i> ₁	0.1016	0.005	21.845	0.00	0.092	0.111
	<i>a</i> ₂	0.0239	0.005	4.489	0.00	0.013	0.035
$VfH; D_{кр}$ ($R^2 = 0.92$)	<i>a</i>	-5.3264	0.369	-14.433	0.00	-6.071	-4.582
	<i>a</i> ₁	0.2453	0.020	12.324	0.00	0.205	0.286
	<i>a</i> ₂	-0.0153	0.021	-0.719	0.48	-0.058	0.028
$P_{общ}fD; H$ ($R^2 = 0.95$)	<i>a</i>	2.4268	0.158	15.378	0.00	2.108	2.745
	<i>a</i> ₁	0.1010	0.005	20.152	0.00	0.091	0.111
	<i>a</i> ₂	0.0209	0.006	3.591	0.00	0.009	0.033
$P_{общ}fH; D_{кр}$ ($R^2 = 0.87$)	<i>a</i>	1.0807	0.437	2.473	0.02	0.199	1.962
	<i>a</i> ₁	0.2344	0.024	9.893	0.00	0.187	0.282
	<i>a</i> ₂	-0.0177	0.027	-0.654	0.52	-0.072	0.037
$P_{древ}fD; H$ ($R^2 = 0.94$)	<i>a</i>	2.0532	0.185	11.117	0.00	1.681	2.426
	<i>a</i> ₁	0.1001	0.006	17.041	0.00	0.088	0.112
	<i>a</i> ₂	0.0261	0.007	3.858	0.00	0.013	0.040
$P_{древ}fH; D_{кр}$ ($R^2 = 0.89$)	<i>a</i>	0.693	0.423	1.638	0.11	-0.161	1.547
	<i>a</i> ₁	0.237	0.023	10.346	0.00	0.191	0.284
	<i>a</i> ₂	-0.014	0.026	-0.538	0.59	-0.065	0.038
$P_{кор}fD; H$ ($R^2 = 0.96$)	<i>a</i>	0.4554	0.155	2.944	0.01	0.143	0.768
	<i>a</i> ₁	0.1015	0.005	20.753	0.00	0.092	0.111
	<i>a</i> ₂	0.0277	0.006	4.994	0.00	0.017	0.039
$P_{кор}fH; D_{кр}$ ($R^2 = 0.95$)	<i>a</i>	-1.5044	0.3310	-4.5455	0.00	-2.172	-0.837
	<i>a</i> ₁	0.2718	0.0177	15.3824	0.00	0.236	0.307
	<i>a</i> ₂	-0.0037	0.0161	-0.2267	0.82	-0.036	0.029
$P_{кр}fD; H$ ($R^2 = 0.84$)	<i>a</i>	0.7984	0.264	3.023	0.00	0.266	1.331
	<i>a</i> ₁	0.1011	0.009	11.832	0.00	0.084	0.118
	<i>a</i> ₂	-0.0124	0.012	-1.082	0.29	-0.036	0.011
$P_{кр}fH; D_{кр}$ ($R^2 = 0.56$)	<i>a</i>	0.0152	0.6463	0.023	0.98	-1.289	1.320
	<i>a</i> ₁	0.1846	0.0360	5.128	0.00	0.112	0.257
	<i>a</i> ₂	-0.0658	0.0626	-1.051	0.30	-0.192	0.061
$P_{в.кр.}fD; H$ ($R^2 = 0.77$)	<i>a</i>	-0.0399	0.3992	-0.100	0.92	-0.845	0.766
	<i>a</i> ₁	0.1109	0.0125	8.892	0.00	0.086	0.136
	<i>a</i> ₂	-0.0123	0.0152	-0.814	0.42	-0.043	0.018
$P_{в.кр.}fH; D_{кр}$ ($R^2 = 0.47$)	<i>a</i>	-0.6685	0.829	-0.807	0.42	-2.341	1.004
	<i>a</i> ₁	0.1919	0.046	4.213	0.00	0.100	0.284
	<i>a</i> ₂	-0.0860	0.078	-1.100	0.28	-0.244	0.072
$P_{в.м.}fD; H$ ($R^2 = 0.91$)	<i>a</i>	-0.6022	0.175	-3.452	0.00	-0.954	-0.250
	<i>a</i> ₁	0.0963	0.006	16.857	0.00	0.085	0.108
	<i>a</i> ₂	-0.0019	0.008	-0.246	0.81	-0.017	0.014

Таблица 5. Окончание

Функция	Параметр	Расчетные значения параметров	Стандартная ошибка	<i>t</i> -критерий	<i>p</i> -уровень	Доверительный порог	
						нижний	верхний
$P_{\text{в.м.}}fH; D_{\text{кр}}$ ($R^2 = 0.72$)	<i>a</i>	-1.7901	0.534	-3.350	0.00	-2.868	-0.712
	<i>a</i> ₁	0.2033	0.030	6.878	0.00	0.144	0.263
	<i>a</i> ₂	-0.0255	0.042	-0.613	0.54	-0.110	0.059
$P_{\text{п.т.г.}}fD; H$ ($R^2 = 0.65$)	<i>a</i>	-2.6951	0.250	-10.763	0.00	-3.200	-2.190
	<i>a</i> ₁	0.0797	0.010	8.314	0.00	0.060	0.100
	<i>a</i> ₂	-0.0344	0.017	-1.979	0.05	-0.070	0.001
$P_{\text{п.т.г.}}fH; D_{\text{кр}}$ ($R^2 = 0.42$)	<i>a</i>	-3.2903	0.486	-6.774	0.00	-4.271	-2.310
	<i>a</i> ₁	0.1327	0.029	4.546	0.00	0.074	0.192
	<i>a</i> ₂	-0.0873	0.079	-1.105	0.28	-0.247	0.072
$P_{\text{хв.}}fD; H$ ($R^2 = 0.76$)	<i>a</i>	-0.3471	0.220	-1.576	0.12	-0.792	0.097
	<i>a</i> ₁	0.0827	0.008	10.320	0.00	0.067	0.099
	<i>a</i> ₂	-0.0213	0.013	-1.602	0.12	-0.048	0.006
$P_{\text{хв.}}fH; D_{\text{кр}}$ ($R^2 = 0.53$)	<i>a</i>	-1.0482	0.470	-2.229	0.03	-1.997	-0.099
	<i>a</i> ₁	0.1464	0.028	5.288	0.00	0.091	0.202
	<i>a</i> ₂	-0.0493	0.062	-0.790	0.43	-0.175	0.077
$P_{\text{отм.}}fD; H$ ($R^2 = 0.76$)	<i>a</i>	-0.4631	0.468	-0.989	0.33	-1.408	0.482
	<i>a</i> ₁	0.1138	0.014	7.893	0.00	0.085	0.143
	<i>a</i> ₂	0.0107	0.015	0.699	0.49	-0.020	0.042
$P_{\text{отм.}}fH; D_{\text{кр}}$ ($R^2 = 0.52$)	<i>a</i>	-1.0287	0.870	-1.183	0.24	-2.784	0.727
	<i>a</i> ₁	0.2012	0.048	4.178	0.00	0.104	0.298
	<i>a</i> ₂	-0.0301	0.070	-0.433	0.67	-0.170	0.110

Примечание. *V* – объем ствола в коре; $P_{\text{общ}}$ – общая надземная фитомасса дерева; $P_{\text{древ}}$ – фитомасса древесины ствола; $P_{\text{кор}}$ – фитомасса коры ствола; $P_{\text{кр}}$ – фитомасса кроны ствола; $P_{\text{в.кр.}}$ – фитомасса ветвей $\varnothing > 1$ см; $P_{\text{в.м.}}$ – фитомасса ветвей $\varnothing < 1$ см; $P_{\text{п.т.г.}}$ – фитомасса побегов текущего года; $P_{\text{хв}}$ – фитомасса хвои; $P_{\text{отм}}$ – фитомасса отмерших ветвей; *D* – диаметр ствола на высоте 1.3 м от уровня земли; *H* – высота дерева; $D_{\text{кр}}$ – диаметр кроны дерева; R^2 – индекс детерминации.

и др., 2000, 2002а, б; Швиденко и др., 2000, 2001; Shvidenko et al., 2000, 2001; Лесные экосистемы ..., 2002; Таблицы ..., 2008; Цогт и др., 2012; Швиденко, Щепашенко, 2014; Щепашенко и др., 2017; Усольцев, 2020) показало, что исследованные насаждения в возрасте 30–100 лет имеют более высокие темпы продукции органического вещества, но уступают по продукционной динамике лиственничным насаждениям северо-восточных районов Китая примерно в два раза (Wang et al., 2001; Fuchen et al., 2002; Zhou et al., 2002; Усольцев, 2020).

Это обстоятельство позволяет высказать научную гипотезу о том, что лиственничники на южных границах их распространения обладают повышенной энергией роста, аккумулируя большую надземную фитомассу за равный промежуток

времени, по сравнению с близкими по возрасту и условиям типов места произрастания лиственничниками других регионов Сибири.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Количественные показатели фитомассы послепожарных лиственничников в Красноярском крае тесно связаны с их таксационными характеристиками – возрастом, густотой и продуктивностью. Общая продуктивность фитомассы лиственничных насаждений к возрасту 90 лет превышает 1000 т/га⁻¹. На древесный ярус приходится от 75 до 92% фитомассы лиственничных насаждений. Основная часть отмершей растительной массы накапливается в подстилке, с увеличением возраста дре-

востоя ее доля изменяется от 24 до 7%. Доля массы растений напочвенного покрова не превышает 1% и стабильна с изменением возраста древостоя.

В средневозрастном 56-летнем лиственничном насаждении чистая первичная продукция составляет порядка 7 т С/га в год⁻¹, что является максимальным показателем для исследованных лиственничников.

Фитомасса лиственничников увеличивается по зональному градиенту от лесотундры до южной тайги и северных райнов Монголии, что согласуется с результатами исследований других авторов (Таблицы ..., 2008; Цогт и др., 2012; Усольцев, 2020).

Сформировавшиеся на горях и вырубках молодняки и средневозрастные лиственничники имеют более высокие показатели роста и накопления фитомассы, по количеству закрепленного углерода атмосферы превышают спелые и перестойные насаждения более чем в два раза.

Содействие естественному возобновлению лиственничников и повышение их устойчивости к неблагоприятным факторам внешней среды достигается минерализацией почвы путем ее поверхностного рыхления на 12–15 см, проведением контролируемых выжиганий низших ярусов лесной растительности, подстилки и мортмассы, что ускоряет лигнификацию и гумификацию отмершей органики, существенно уменьшает количество горючих материалов, накапливающихся в виде отпада и опада, сокращает риски возникновения пожаров. Целесообразно также формирование рубками ухода насаждений различного породного состава и густоты, с мозаичной структурой и групповым размещением деревьев, что обеспечивает повышение общей продуктивности насаждения, текущего прироста фитомассы, чистой первичной продукции.

Вместе с тем в засушливые и неурожайные семенные годы при частом возникновении лесных пожаров, когда естественное возобновление лиственницы отсутствует, восстановительные сукцессии могут развиваться путем формирования березовых, луговых или остепненных фитоценозов, что приводит к значительному сокращению лесопокрытой площади и существенному снижению запасов фитомассы и интенсивности звеньев цикла углерода – продукционного и деструкционного. Это способствует значительному снижению защитных и средообразующих функций лесных экосистем, негативно в экологическом и экономическом отношениях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность доктору с.-х. наук профессору В.А. Усольцеву, а также двум анонимным рецензентам за обсуждение, конструктивные замеча-

ния и предложения, позволившие значительно улучшить содержание статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абаимов А.П., Прокушкин С.Г., Зырянова О.А. Эколого-фитоценологическая оценка воздействия пожаров на леса криолитозоны Средней Сибири. // Сибирский экологический журн. 1996. Т. 3. № 1. С. 51–60.
- Анучин Н.П. Лесная таксация. М.: Лесн. пром-сть, 1982. С. 88–89.
- Бузыкин А.И., Пшеничникова Л.С., Суховольский В.Г. Густота и продуктивность древесных ценозов. Новосибирск: Наука, 2002. 151 с.
- Буряк Л.В. Лесообразовательный процесс в нарушенных пожарами светлохвойных насаждениях юга Сибири: автореф. дис. ... докт. с.-х. наук: 06.03.02. Красноярск: СибГТУ, 2015. 37 с.
- Валендик Э.Н. Экологические аспекты лесных пожаров в Сибири // Сибирский экологический журн. 1996. № 1. С. 1–8.
- Ведрова Э.Ф., Плешиков Ф.И., Каплунов В.Я. Структура органического вещества северотаежных экосистем Средней Сибири // Лесоведение. 2002а. № 6. С. 3–12.
- Ведрова Э.Ф., Спиридонова Л.В., Стаканов В.Д. Круговорот углерода в молодняках основных лесообразующих пород Сибири // Лесоведение. 2000. № 3. С. 40–48.
- Ведрова Э.Ф., Шугалей Л.С., Стаканов В.Д. Баланс углерода в естественных и нарушенных южнотаежных лесах Средней Сибири // География и природные ресурсы. 2002б. № 4. С. 92–99.
- Воропанов В.П. Метод расчета общей продуктивности насаждений при построении таблиц хода роста. М.: Лесн. пром-сть, 1966. 128 с.
- Выводцев Н.В. Продуктивность лиственничников Дальнего Востока (оценка, прогноз и управление): автореф. дис. ... докт. с.-х. наук: 06.03.02. Красноярск: СибГТУ, 1999. 43 с.
- Ганина Н.В. Распределение деревьев по диаметру с помощью функции Вейбулла // Лесоведение. 1984. № 2. С. 65–70.
- Динамика лесов Красноярского края / О.П. Втюрина, В.М. Скудин, В.А. Соколов. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2013. 103 с.
- Зиганшин Р.А. Таксация горных лесов на природной основе. Новосибирск: СО РАН, 1997. 204 с.
- Иванова Г.А., Жила С.В., Кукавская Е.А., Иванов В.А. Постпирогенная трансформация фитомассы древостоя в насаждениях Нижнего Приангарья // Лесной журн. 2016. № 6(354). С. 17–32.
- Исаев А.С., Уткин А.И., Замолодчиков Д.Г., Честных О.В., Зукерт Н.В. Леса России как резервуар органического углерода биосферы // Лесоведение. 2001. № 5. С. 8–23.
- Кузьмичев В.В. Закономерности динамики древостоев: принципы и модели. Новосибирск: Наука, 2013. 208 с.
- Лесной план Красноярского края, 2019. <http://mlx.krskstate.ru/lesplan>

- Лесные экосистемы Енисейского меридиана / Под ред. Ф.И. Плешикова. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. 356 с.
- Поздняков Л.К. Даурская лиственница. М.: Наука, 1975а. 312 с.
- Поздняков Л.К. Продуктивность лесов Сибири // Ресурсы биосферы: Итоги советских исследований по Международной биологической программе. Вып. 1. Л.: Наука, 1975б. С. 43–55.
- Региональные проблемы экосистемного лесоводства / Под ред. А.А. Онучина. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2007. 330 с.
- Самойлович Г.Г. Изучение морфологии лесов – основа для их дешифрирования по аэроснимкам // Докл. комис. аэросъемки и фотограмметрии. Вып. 2. Л.: Геогр. об-во СССР, 1966. С. 68–73.
- Таблицы и модели хода роста и продуктивности насаждений основных лесообразующих пород Северной Евразии (нормативно-справочные материалы) / Под ред. А.З. Швиденко, Д.Г. Щепашенко, С. Нильссона, Ю.И. Булуя. М.: Фед. агентство лесн. хоз-ва; Междунар. ин-т прикл. сист. анализа (IIASA), 2008. 886 с.
- Усольцев В.А. Фитомасса и первичная продукция лесов Евразии. Екатеринбург: УГЛТУ, 2020 (электронное издание). <https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/9648>
- Усольцев В.А. Формирование банков данных о фитомассе лесов. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 543 с.
- Уткин А.И. О показателях лесных биогеоценозов // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 1975. Т. 80. № 2. С. 95–107.
- Фарбер С.К. Формирование древостоев Восточной Сибири. Новосибирск: СО РАН, 2000. 432 с.
- Фуряев В.В. Роль пожаров в процессе лесообразования. Новосибирск: Наука, 1996. 253 с.
- Цветков П.А. Пирогенные свойства лиственницы Гмелина в северной тайге Средней Сибири: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 06.03.03. Красноярск: ИЛ СО РАН, 2005. 40 с.
- Цогт З., Доржсурэн Ч., Слемнев Н.Н., Ярмишко В.Т. Опыт оценки биологической продуктивности псевдотажных лиственничников Центрального Хангая (Монголия) // Растительные ресурсы. 2012. Т. 48. № 2. С. 303–310.
- Швиденко А.З., Нильссон С., Столбовой В.С., Глюк М., Щепашенко Д.Г., Рожков В.А. Опыт агрегированной оценки основных показателей биопродукционного процесса и углеродного бюджета наземных экосистем России. 1. Запасы растительной органической массы // Экология. 2000. № 6. С. 403–410.
- Швиденко А.З., Нильссон С., Столбовой В.С., Глюк М., Щепашенко Д.Г., Рожков В.А. Опыт агрегированной оценки основных показателей биопродукционного процесса и углеродного бюджета наземных экосистем России. 2. Нетто-первичная продукция экосистем // Экология. 2001. № 2. С. 83–90.
- Швиденко А.З., Щепашенко Д.Г. Углеродный бюджет лесов России // Сибирский лесной журн. 2014. № 1. С. 69–92.
- Швиденко А.З., Щепашенко Д.Г., Нильссон С., Булуй Ю.И. Система моделей роста и динамики продуктивности лесов России (таблицы биологической продуктивности) // Лесное хозяйство. 2004. № 2. С. 40–44.
- Шевелев С.Л. Многоцелевое лесопользование в лиственничниках Средней Сибири: автореф. дис. ... докт. с.-х. наук: 06.03.02. Красноярск: СибГТУ, 1998. 36 с.
- Щепашенко Д.Г., Швиденко А.З., Пергер К., Дресел К., Фриц Ш., Лакида П., Мухортова Л.В., Усольцев В.А., Бобкова К.С., Осипов А.Ф., Мартыненко О.В., Карминов В.Н., Онтиков П.В., Щепашенко М.В., Кракнер Ф. Изучение фитомассы лесов: текущее состояние и перспективы // Сибирский лесной журн. 2017. № 4. С. 3–11.
- Bailey R.L., Dell T.R. Quantifying diameter distributions with the Weibull distribution // Forest Science. 1973. V. 19. P. 97–104.
- Fuchen S., Laiye Q., Wenjie W., Yojiro M., Takayoshi K., Kaichiro S. Aboveground biomass and productivity of Larix gmelinii forests in Northeast China // European J. Forest Research. 2002. № 5. P. 23–32.
- Kuuluvainen T. Disturbance dynamics in boreal forests: defining the ecological basis of restoration and management of biodiversity // Silva Fennica. 2002. V. 36. № 1. P. 5–11.
- Pilli R., Anfodillo T., Carrer M. Towards a functional and simplified allometry for estimating forest biomass // Forest Ecology and Management. 2006. V. 237. № 1–3. P. 583–593.
- Schulze E.D., Schulze W., Kelliher F.M., Vygodskaya N.N., Ziegler W., Kobak I., Koch H., Arneth A., Kusnetsova W.A., Sogatchev A., Isaev A., Bauer G., Hollinger D.Y. Aboveground biomass and nitrogen nutrition in a chronosequence of pristine Dahurian Larix stands in Eastern Siberia // Canadian J. Forest Research. 1995. V. 25. № 6. P. 943–960.
- Shvidenko A.Z., Nilsson S., Stolbovoi V.S., Gluck M., Shchepashchenko D.G., Rozhkov V.A. Aggregated estimation of basic parameters of biological production and carbon budget of Russian terrestrial ecosystems. 1. Stocks of plant organic mass // Russian Journal of Ecology. 2000. V. 31. № 6. P. 371–378 (Original Rus. text © 2000 A.Z. Shvidenko, S. Nilsson, V.S. Stolbovoi, M. Gluck., D.G. Shchepashchenko, V.A. Rozhkov, publ. in Ekologiya. 2000. № 6. P. 403–410).
- Shvidenko A.Z., Nilsson S., Stolbovoi V.S., Gluck M., Shchepashchenko D.G., Rozhkov V.A. Aggregated estimation of basic parameters of biological production and the carbon budget of Russian terrestrial ecosystems: 2. Net primary production // Russian Journal of Ecology. 2001. V. 32. № 2. P. 71–77 (Original Rus. text © 2001 A.Z. Shvidenko, S. Nilsson, V.S. Stolbovoi, M. Gluck., D.G. Shchepashchenko, V.A. Rozhkov, publ. in Ekologiya. 2001. № 2. P. 83–90).
- Statistica Advanced (Multivariate Exploratory Techniques), 2022. www.statsoft.com
- Wang Y.H., Zhou G.S., Jiang Y.L., Yang Z.Y. Determination of biomass and NPP in larch forests with the use of forest inventory data (FID) // Acta Phytocol. Sin. 2001. V. 25. № 4. P. 420–425.
- Zhou G., Wang Y., Jiang Y., Yang Z. Estimating biomass and net primary production from forest inventory data: a case study of China's Larix forests // Forest Ecology and Management. 2002. V. 169. № 1–2. P. 149–157.

Biological Productivity of the Post-Fire Larch Forests in the Mountain Regions of Krasnoyarsk Krai

I. A. Tselitan¹, * and I. M. Danilin¹

¹*Sukachev Institute of Forest of the Siberian Branch of the RAS, Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russia*

*E-mail: *sjfs@ksc.krasn.ru*

Peculiarities of the compositionally pure larch stands formation following forest fires were studied in the northern (Evenkia, middle course of the Nizhnyaya Tunguska river, geographic coordinates 64°03' N 101°10' E) and southern (Ermakovskiy district, geographic coordinates – 52°23' N, 93°33' E) areas of Krasnoyarsk Krai. The structure, growth and biological productivity of the forest restoration successions were analyzed based on the materials from the sample plots. The highest value of phytomass (in terms of total productivity) in larch stands registered was 1055.5 t abs. dry substances/ha at the age of 93 years. The structural ratio of the forest stands phytomass fractions naturally changes with an increase in their average age and density. With an increase in the average age of a stand, its above-ground and root phytomasses increase; at the same time, the relative share of crown and needle wood mass in the total above-ground phytomass of a stand decreases. In 38-year-old larch forests, the share of crown mass is 18%, and the share of stems is 82%. In 60-year-old forest stands, crown wood with needles accounts for 14%, and the rest 86% are stem weight. In the 93-year-old larch forest, the proportion of stem phytomass increases to 89%, and the proportion of crown wood with needles falls up to a minimum share of 11%. The maximum growth potential of the 56-year old larch stands, according to the current increase in phytomass (in terms of total productivity), is realised at about 14.69 t abs. dry substances/ha per year. The young and middle-aged larch forests formed on the burnt areas have higher rates of growth and phytomass accumulation; in terms of the amount of fixed atmospheric carbon, they exceed the mature and overmature stands by more than two times.

Keywords: Siberian larch, post-fire restoration successions, forest inventory structure, phytomass structure, correlations.

Acknowledgements: The study has been carried out according to the basic research plan of V.N. Sukachev Institute of Forest SB RAS “Scientific foundations for the conservation of the resource and ecological potential of Siberian forests under conditions of cumulative anthropogenic and natural risks” No. 0287-2021-0010, reg. NIOKTR No. 121030900181-4.

REFERENCES

- Bailey R.L., Dell T.R., Quantifying diameter distributions with the Weibull distribution, *Forest Science*, 1973, Vol. 19, pp. 97–104.
- Fuchen S., Laiye Q., Wenjie W., Yojiro M., Takayoshi K., Kaichiro S., Aboveground biomass and productivity of *Larix gmelinii* forests in Northeast China, *European J. Forest Research*, 2002, No. 5, pp. 23–32.
- Kuuluvainen T., Disturbance dynamics in boreal forests: defining the ecological basis of restoration and management of biodiversity, *Silva Fennica*, 2002, Vol. 36, No. 1, pp. 5–11.
- Pilli R., Anfodillo T., Carrer M., Towards a functional and simplified allometry for estimating forest biomass, *Forest Ecology and Management*, 2006, Vol. 237, No. 1–3, pp. 583–593.
- Schulze E.D., Schulze W., Kelliher F.M., Vygodskaya N.N., Ziegler W., Kobak I., Koch H., Arneth A., Kusnetsova W.A., Sogatchev A., Isaev A., Bauer G., Hollinger D.Y., Aboveground biomass and nitrogen nutrition in a chronosequence of pristine Dahurian *Larix* stands in Eastern Siberia, *Canadian J. Forest Research*, 1995, Vol. 25, No. 6, pp. 943–960.
- Shvidenko A.Z., Nilsson S., Stolbovoi V.S., Gluck M., Shchepashchenko D.G., Rozhkov V.A., Aggregated estimation of basic parameters of biological production and carbon budget of Russian terrestrial ecosystems. 1. Stocks of plant organic mass, *Russian J. Ecology*. 2000, Vol. 31, No. 6, pp. 371–378
- Shvidenko A.Z., Nilsson S., Stolbovoi V.S., Gluck M., Shchepashchenko D.G., Rozhkov V.A., Aggregated estimation of basic parameters of biological production and the carbon budget of Russian terrestrial ecosystems: 2. Net primary production, *Russian J. Ecology*, 2001, Vol. 32, No. 2, pp. 71–77.
- Statistica Advanced (Multivariate Exploratory Techniques)*, 2022, available at: www.statsoft.com
- Wang Y.H., Zhou G.S., Jiang Y.L., Yang Z.Y., Determination of biomass and NPP in larch forests with the use of forest inventory data (FID), *Acta Phytocol. Sin.*, 2001, Vol. 25, No. 4, pp. 420–425.
- Zhou G., Wang Y., Jiang Y., Yang Z., Estimating biomass and net primary production from forest inventory data: a case study of China's *Larix* forests, *Forest Ecology and Management*, 2002, Vol. 169, No. 1–2, pp. 149–157.
- Abaimov A.P., Prokushkin S.G., Zyryanova O.A., Ekologo-fitotsenoticheskaya otsenka vozdeistviya pozharov na lesa kriolitozony Srednei Sibiri (Ecological and phytocenotic assessment of the impact of fires on forests in the permafrost zone of Central Siberia), *Sibirskii Ekologicheskii zhurnal*, 1996, No. 1, pp. 51–60.
- Anuchin N.P., *Lesnaya taksatsiya* (Forest taxation), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1982, 552 p.
- Buzykin A.I., Pshenichnikova L.S., Sukhovol'skii V.G., *Gustota i produktivnost' drevesnykh tsenozov* (The density

- and productivity of stand coenoses), Novosibirsk: Nauka, 2002, 150 p.
- Buryak L.V., *Lesobrazovatel'nyi protsess v narushennykh pozharami svetlokhvoinykh nasazhdeniyakh yuga Sibiri. Avtoref. diss. d-ra s.-kh. nauk* (Forest forming process of light coniferous forests disturbed by fire in southern Siberia. Extended abstract of Doctor's agric. sci. thesis), Krasnoyarsk: SibGTU, 2015, 37 p.
- Vedrova E.F., Spiridonova L.V., Stakanov V.D., Krugovorot ugleroda v molodnyakakh osnovnykh lesobrazuyushchikh porod Sibiri (Carbon cycle in young growth of the widespread forest forming species in Siberia), *Lesovedenie*, 2000, No. 3, pp. 40–48.
- Vedrova E.F., Shugalei L.S., Stakanov V.D., Balans ugleroda v estestvennykh i narushennykh yuzhnotaezhnykh lesakh Srednei Sibiri (The carbon balance in natural and disturbed boreal forests in Central Siberia), *Geografiya i prirodnye resursy*, 20026, No. 4, pp. 92–99.
- Voropanov P.V., *Metod rascheta obshchei produktivnosti nasazhdenii pri postroenii tablits khoda rosta* (A method of calculation of the total productivity of stands for the yield tables compilation), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1966, 128 p.
- Ganina N.V., Raspredelenie derev'ev po diametru s pomoshch'yu funktsii Veibulla (Classification of trees diameter using the Weibull function), *Lesovedenie*, 1984, No. 2, pp. 65–70.
- Ziganshin R.A., *Tsaksatsiya gornyykh lesov na prirodnoi osnove* (Environmentally-based forest taxation in mountain forests), Krasnoyarsk - Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 1997, 203 p.
- Isaev A.S., Utkin A.I., Zamolodchikov D.G., Chestnykh O.V., Zukert N.V., Lesa Rossii kak rezervuar organicheskogo ugleroda biosfery (Forests of Russia – a storage of carbon in biosphere), *Lesovedenie*, 2001, No. 5, pp. 8–23.
- Kuz'michev V.V., *Zakonomernosti dinamiki drevostoev: printsipy i modeli* (Patterns in dynamics of forest stands: principles and models), Novosibirsk: Nauka, 2013, 207 p.
- Lesnye ekosistemy Eniseiskogo meridiana* (Forest ecosystems of the Yenisei longitude), Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2002, 356 p.
- Pozdnyakov L.K., *Dauruskaya listvennitsa* (Dahurian larch), Moscow: Nauka, 1975a, 310 p.
- Pozdnyakov L.K., Produktivnost' lesov Sibiri (Productivity of forests in Siberia), In: *Resursy biosfery (itogi sovetskikh issledovaniy po Mezhdunarodnoi biologicheskoi programme)* (Resources of biosphere: outcomes of Soviet studies in the framework of the International biological program), Leningrad: Nauka, 1975b, Vol. 1, pp. 43–55.
- Regional'nye problemy ekosistemnogo lesovodstva* (Regional problems of ecosystem forestry), Krasnoyarsk: Institut lesa im. V.N. Sukacheva SO RAN, 2007, 330 p.
- Tablitsy i modeli khoda rosta i produktivnosti nasazhdenii osnovnykh lesobrazuyushchikh porod Severnoi Evrazii: normativno-spravochnye materialy* (Tables and models of growth and productivity of forests of major forest forming species of Northern Eurasia), Moscow: Izd-vo Rosleskhoz, IIASA, 2008, 886 p.
- Utkin A.I., O pokazatelyakh lesnykh biogeotsenozov, *Byul. MOIP. Otd. biol.*, 1975, Vol. 80, No. 2, pp. 97–107.
- Farber S.K., *Formirovanie drevostoev Vostochnoi Sibiri* (Formation of crops of Eastern Siberia), Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2000, 432 p.
- Furyaev V.V., *Rol' pozharov v protsesse lesobrazovaniya*, Novosibirsk: Nauka, 1996, 253 p.
- Shvidenko A.Z., Schepaschenko D.G., Uglerodnyi byudzhet lesov Rossii (Carbon budget of Russian forests), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2014, No. 1, pp. 69–92.
- Schepaschenko D.G., Shvidenko A.Z., Perger C., Dresel C., Fritz S., Lakyda P.I., Mukhortova L.V., Usoltsev V.A., Bobkova K.S., Osipov A.F., Martynenko O.V., Karminov V.N., Ontikov P.V., Shchepashchenko M.V., Kraxner F., Izuchenie fitomassy lesov: tekushchee sostoyanie i perspektivy (Forest biomass observation: current state and perspective), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2017, No. 4, pp. 3–11.
- Valendik E.N., Ekologicheskie aspekty lesnykh pozharov v Sibiri (Ecological aspects of forest fires in Siberia), *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 1996, No. 1, pp. 1–8.
- Vedrova E.F., Pleshikov F.I., Kaplunov V.Y., Struktura organicheskogo veshchestva severotaezhnykh ekosistem Srednei Sibiri (Structure of organic matter in the northern taiga ecosystems of Central Siberia), *Lesovedenie*, 2002a, No. 6, pp. 3–12.
- Vyvodtsev N.V., *Produktivnost' listvennichnikov Dal'nego Vostoka (otsenka, prognoz i upravlenie). Avtoref. diss. dokt. s.-kh. nauk*: (Productivity of larch forests of the Far East (assessment, forecast and management), Extended abstract of Doctor's agric. sci. thesis), Krasnoyarsk: SibGTU, 1999, 43 p.
- Dinamika lesov Krasnoyarskogo kraya*, (Dynamics of forests in the Krasnoyarsk Krai), Krasnoyarsk: In-t lesa im. V. N. Sukacheva SO RAN, 2013, 103 p.
- Ivanova G.A., Zhila S.V., Kukavskaya E.A., Ivanov V.A., Postpirogennaya transformatsiya fitomassy drevostoya v nasazhdeniyakh Nizhnego Priangara'ya (Post-pyrogenic transformation of forest stand phytomass in plantations of the Lower Angara region), *Lesnoi zhurnal*, 2016, No. 6 (354), pp. 17–32.
- Lesnoi plan Krasnoyarskogo kraya* (Forest plan of the Krasnoyarsk Krai), 2019, available at: <http://mlx.krskstate.ru/lesplan>
- Samoilovich G.G., Izuchenie morfologii lesov – osnova dlya ikh deshifirovaniya po aerosnimkam (The study of forest morphology is the basis for their interpretation from aerial photographs), In: *Dokl. komis. aeros"emki i fotogrammetrii* (Reports of the commission of aerial photography and photogrammetry), Leningrad: Geogr. ob-vo SSSR, 1966, Vol. 2, pp. 68–73.
- Usol'tsev V.A., *Fitomassa i pervichnaya produktsiya lesov Evrazii* (Eurasian forest biomass and primary production data), Ekaterinburg: UGLTU, 2020, available at: <https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/9648> (April 12, 2022)
- Usol'tsev V.A., *Formirovanie bankov dannykh o fitomasse lesov* (Compiling forest biomass data banks. Scientific issue), Ekaterinburg: UrO RAN, 1998, 543 p.
- Tsvetkov P.A., *Pirogennyye svoystva listvennitsy Gmelina v severnoi taige Srednei Sibiri. Avtoref. diss. d-ra biol. nauk* (Pyrogenic properties of Gmelin larch in the northern taiga of Central Siberia. Extended abstract of Doctor's biol. sci. thesis), Krasnoyarsk: IL SO RAN, 2005, 40 p.
- Tsogt Z., Dorzhsuren C., Slemnev N.N., Yarmishko V.T., Opyt otsenki biologicheskoi produktivnosti psevdotaezhnykh listvennichnikov Tsentral'nogo Khangaya (Mongoliya) (About the bioproductivity of pseudotaiga larch for-

est stands in Central Khangai Province (Mongolia)), *Rastitel'nye resursy*, 2012, Vol. 48, No. 2, pp. 303–310.

Shvidenko A.Z., Nil'sson S., Stolbovoi V.S., Glyuk M., Shchepashchenko D.G., Rozhkov V.A., Opyt agregirovanoi otsenki osnovnykh pokazatelei bioproduktsionnogo protsessa i uglerodnogo byudzheta nazemnykh ekosistem Rossii. 1. Zapasy rastitel'noi organicheskoi massy (Aggregated estimation of basic parameters of biological production and the carbon budget of Russian terrestrial ecosystems: 1 Stocks of plant organic matter), *Ekologiya*, 2000, No. 6, pp. 403–410.

Shvidenko A.Z., Nil'sson S., Stolbovoi V.S., Glyuk M., Shchepashchenko D.G., Rozhkov V.A., Opyt agregirovanoi otsenki osnovnykh pokazatelei bioproduktsionnogo protsessa i uglerodnogo byudzheta nazemnykh ekosistem Rossii. 2. Netto-pervichnaya produktsiya ekosistem (Ag-

gregated estimation of basic parameters of biological production and the carbon budget of Russian terrestrial ecosystems: 2. Net primary production), *Ekologiya*, 2001, No. 2, pp. 83–90.

Shvidenko A.Z., Shchepashchenko D.G., Nil'sson S., Bului Y.I., Sistema modelei rosta i dinamiki produktivnosti lesov Rossii (tablitsy biologicheskoi produktivnosti) (System of growth models and dynamics of forest productivity in Russia (tables of biological productivity)), *Lesnoe khozyaistvo*, 2004, No. 2, pp. 40–44.

Shevelev S.L., *Mnogotselevoe lesopol'zovanie v listvennikakh Srednei Sibiri. Avtoref. diss. dokt. s.-kh. nauk* (Multi-purpose forest management in larch forests of Central Siberia. Extended abstract of Doctor's agric. sci. thesis), Krasnoyarsk: SibGTU, 1998, 36 p.

УДК 630*260:581.55(470.620)

ПОДХОДЫ К УЛУЧШЕНИЮ СОСТОЯНИЯ ПОЛЕЗАЩИТНЫХ ЛЕСНЫХ ПОЛОС НА СЕВЕРНОМ КАВКАЗЕ¹

© 2023 г. А. С. Манаенков*

*Федеральный научный центр агроэкологии, комплексных мелиораций и защитного лесоразведения
Российской академии наук, Университетский просп., д. 97, Волгоград, 400062 Россия*

*E-mail: manaenkov1@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.02.2022 г.

После доработки 21.03.2022 г.

Принята к публикации 18.10.2022 г.

На равнинной части Северного Кавказа возделывание полевых культур сопряжено с опасностью возникновения разрушительных пыльных бурь. Надежным средством их предупреждения стали системы полезащитных лесных полос (ПЗЛП), созданные в 50–70-х гг. минувшего столетия. Однако по ряду причин и с возрастом они пришли в неудовлетворительное состояние. Возникла необходимость в проведении комплекса лесохозяйственных мероприятий, направленных на оздоровление и повышение функциональной долговечности насаждений. Цель исследований — определить наиболее рациональные пути и режимы этих мероприятий. Исследования проводились методом всестороннего анализа материалов инвентаризации ПЗЛП, полученных в 2007–2019 гг. на общей площади более 20 тыс. га⁻¹ с использованием действующих методических нормативов и оригинальных подходов при участии и под руководством автора статьи. Установлено, что на черноземах ПЗЛП сохранились практически на всей первоначальной площади, отличаются биоценоотическим разнообразием и нуждаются в индивидуальных режимах хозяйственных мероприятий. Наиболее представлены насаждения непродуваемой конструкции с изреженным материнским древостоем, плотным ярусом подроста и подлеска, а также ажурно-продуваемые одноярусные с сильно развитым напочвенным покровом и ослабленным древостоем. В первом типе насаждений целесообразны реконструктивные рубки, направленные на формирование молодого семенного или поросле-семенного поколения древостоя и повышение его ветропроницаемости. Во втором — санитарные рубки и агротехнические уходы, акцентированные на порослевое возобновление и уплотнение ветроломного профиля лесных полос. На каштановых типах почв насаждения 50–60-х гг. полностью распались, 70-х — сохранились только в местах повышенного увлажнения. Они находятся в сильно ослабленном состоянии и отмирают. Актуальные мероприятия — санитарные рубки, искусственное лесовосстановление по всей трассе лесных полос, за исключением нелесопригодных участков. Лесокультурные работы должны включать многолетнюю основную обработку почвы, посадку чистых 2–3-рядных насаждений преимущественно из крупных и средних кустарников, дифференциацию породного состава ПЗЛП в соответствии с качеством почвы.

Ключевые слова: тип почвы, полезащитные лесные полосы, сохранность, состояние, лесохозяйственные мероприятия, повышение функциональной долговечности.

DOI: 10.31857/S002411482304006X, EDN: XRUXLH

Северный Кавказ является крупной продовольственной базой России. Сельскохозяйственные земли (около 35.5 млн га⁻¹) занимают 70% его

территории, а доля выращиваемых сельскохозяйственных культур составляет 11.6% от общего валового объема по стране.

В равнинной части региона (Предкавказье) распаханность земель сельскохозяйственного назначения достигает 60–70%. Посевные площади на 70% заняты зерновыми, техническими и овощными культурами (<https://vuzlit.ru>), выращивание которых сопряжено с необходимостью ежегодной многократной обработки почвы. Вместе с тем это район активного проявления ветровой эрозии (дефляции). В ветровых коридорах макро- и мезорельефа на незащищенных полях севооборотов вследствие выдувания мелкозема, особенно часто

¹ Государственное задание № 01.2.00611911: “Разработать системы зональных мероприятий по повышению долговечности и агроэкологической эффективности защитных лесных насаждений для различных почвенно-климатических зон страны”, а также в 2007, 2008, 2010–2012 гг. по Государственным контрактам № 02-03/7и 8, № 26-6/2010, № 49-6/2011 и № 0318200063912000053 от 29 февраля 2012 г. с департаментом лесного хозяйства Краснодарского края и другим договорам на проведение инвентаризации, научно-го мониторинга и агролесомелиоративного устройства защитных лесных насаждений в 15 административных районах на общей площади свыше 20 тыс. га⁻¹.

в зимнее и ранневесеннее время, возникают многочасовые пыльные бури, причиняющие трудно восполняемый ущерб посевам и почвенному покрову (Рябов, 1996; Билоченко, 2010).

На пахотных землях наиболее действенным противодефляционным средством считается создание систем взаимодействующих полезащитных лесных полос (ПЗЛП) (Федоренко, 1960; Долгилевич и др., 1981; Энциклопедия агролесомелиорации, 2004; Porter et al., 2009; Кулик и др., 2012; Borelli et al., 2017; Elevation et al., 2018). В Предкавказье их заложили, главным образом, в 50–70-е гг. минувшего столетия после разрушительных пыльных бурь, нередко с существенным превышением нормативных расстояний между основными полосами (Рябов, 1996). В совокупности ПЗЛП было занято около 450 тыс. га⁻¹ (Кулик и др., 2015).

Системы ПЗЛП резко снизили проявления пыльных бурь. Однако к концу прошлого – началу текущего столетия, как и в других засушливых регионах страны (Кулик и др., 2012), они пришли в крайне неоднородное и в большинстве случаев неудовлетворительное лесоэкологическое и почвозащитное состояние (Нагалецкий, 2004; Манаенков, Максименко, 2008; Ивонин и др., 2009; Примаков, 2021). Недостаток агротехнических и лесоводственных уходов в период формирования насаждений, а также необоснованные и приисковые рубки деревьев в последующие годы привели к чрезмерному изреживанию, преждевременному старению и ослаблению материнского древостоя. В сложных насаждениях сильно разросся подлесок и подрост. Произошло уплотнение и саморасширение состоящих из них лесных полос. В одноярусных – почва покрылась плотным травостоем. Ухудшилось водное питание и санитарное состояние, ослабла жизнеспособность древостоя. Возникла потребность в комплексе неотложных лесохозяйственных мероприятий по оздоровлению, реконструкции и воспроизводству ПЗЛП, повышению их мелиоративного воздействия на поля. А вместе с этим – и необходимость совершенствования научных основ их выполнения.

Так, в малоснежных районах основная задача ПЗЛП – снижать скорость ветра, повышать эффективность агротехнических и других почвозащитных приемов земледелия, предотвращать пыльные бури, смягчать воздействие засух, суховея и ускорять развитие сельскохозяйственных культур (Бабенко, 1985). При этом наряду с системностью размещения в пространстве (Долгилевич и др., 1981; Рябов, 1996) наибольшее значение имеет функциональная долговечность древостоев лесных полос (Манаенков, Корнеева, 2021).

Однако в Предкавказье, по аналогии с многоснежными регионами, до сих пор стремятся формировать ПЗЛП продуваемой и ажурно-продувае-

мой конструкции (Павловский и др., 1981; Рябов, 1996; Манаенков, Максименко, 2008; Ивонин и др., 2009; Танюкевич и др., 2020; Примаков, 2021), которые не всегда надежно защищают всходы сельскохозяйственных культур от засекаания мелкоземом (Агрлесомелиорация ..., 2006) и быстрее распадаются.

Известно, что успешно защищают посевы и долговечнее умеренно-ажурные ПЗЛП ветропроницаемостью в облиственном состоянии 35–50% (Долгилевич и др., 1981; Рябов, 1996; Полезащитное лесоразведение, 2006). Поэтому на полях Предкавказья, где наибольшая дефляционная опасность возникает в зимне-ранневесенний период, большое почвозащитное значение имеют и более плотные насаждения, ажурность ветроломного профиля которых в летнее время не превышает 30%.

Цель исследований – на основании всесторонней оценки состояния ПЗЛП региона определить комплекс наиболее эффективных лесохозяйственных мероприятий, направленных на оздоровление, повышение функциональной долговечности материнских насаждений, малозатратную смену поколений древостоя.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

В лесорастительном отношении территорию региона можно отнести к трем относительно однородным районам.

Первый район включает разнотравно-злаковую степь и лесостепь с обыкновенными, типичными и выщелоченными черноземами, годовой суммой осадков 450–600 мм ($KU = 0.25–0.35$), неустойчивым или невысоким (до 20 см) снежным покровом и относительно активным ветровым режимом. Лесорастительные условия на его территории ухудшаются с юго-запада на северо-восток в связи с нарастанием засушливости климата, уменьшением мощности и гумусности почвенного покрова. Главная задача хозяйственных мероприятий в ПЗЛП – повышение их агро-мелиоративной эффективности.

Второй район включает злаковую степь с южными черноземами, темно-каштановыми и каштановыми почвами, суммой осадков 360–450 мм/год, неустойчивым снежным покровом высотой 10–15 см и напряженным ветровым режимом. Вследствие недостаточного увлажнения ($KU \leq 0.25$), целью лесохозяйственных мероприятий, кроме обеспечения защитной эффективности ПЗЛП, является и повышение их долговечности.

Третий район объединяет северные полупустыни южных Ергеней и Восточного Предкавказья с комплексными светло-каштановыми почвами, нормой атмосферных осадков менее 350 мм/год ($KU \leq 0.15$), неустойчивым снежным покровом

высотой 5–10 см и напряженным ветровым режимом. Основная задача лесохозяйственных мероприятий – повышение устойчивости и долговечности насаждений ПЗЛП.

Объекты настоящего исследования – ПЗЛП преимущественно в возрасте 35–60 лет на территории Краснодарского края, южных и восточных районов Ставропольского края.

Исследования проводили в разрезе хозяйств и кадастровых единиц путем всестороннего обследования и детального описания насаждений на учетных площадках с использованием общепринятых методов инструментально-глазомерной таксации, агролесомелиоративного устройства (Инструктивные указания ..., 1983; Павловский, 2001; ОСТ 56-69-83) и предварительно собранных материалов по почвенно-климатическим условиям, размещению, истории создания и содержания насаждений. Учетные площадки протяженностью 40–80 м и более, на которых имелось не менее 100 деревьев главной породы, закладывали на всю ширину ПЗЛП. При обследовании и описании насаждений, кроме определения сохранности, конструкции, санитарного состояния ПЗЛП, строения и таксационных показателей древостоя, особое внимание уделяли оценке его жизнеспособности и хода естественного возобновления лесобразующих пород. Результаты заносили в специально разработанную матрицу (Манаенков, 2009) и на их основании делали заключение о потребности насаждения в тех или иных неотлужных лесоводственных, агротехнических и лесокультурных мероприятиях.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Внимательный анализ материалов массовых обследований и описания насаждений (их фрагменты представлены в табл. 1) свидетельствует о том, что на черноземах (Калининский, Лабинский, Новопокровский и другие районы Краснодарского края) от 12 до 96%, а в большинстве административных образований и хозяйств – 40–70% ПЗЛП созданы до середины 60-х гг. минувшего столетия. На период работы им было более 45–50 лет. Остальная часть почти полностью приходилась на посадки конца 60-х–70-х гг. За исключением отдельных хозяйств, доля лесных полос, созданных в последующие десятилетия, не превышала 1.0–1.5%. Сохранность насаждений всех возрастов, за редким исключением, составляла 95–100%. Причины выппада древостоя в лесных полосах имели случайный характер (повреждение огнем, самовольными рубками и т.п.) и практически не связаны с почвенно-грунтовыми условиями.

В целом можно заключить, что лесорастительные условия районов с черноземными почвами благоприятны для роста древесных пород и мало

дифференцированы по территории региона. Средняя высота ПЗЛП одного возраста несколько уменьшается от южных и центральных районов степной зоны Краснодарского края к его северо-восточной границе. Значительная разница по высоте одинаковых по составу и возрасту лесных полос в пределах районов и хозяйств, как правило, обусловлена рельефом и биоценоотическими различиями насаждений, возникшими в процессе их создания и формирования.

Так, на территории Брюховецкого, Ленинградского и других центральных и северо-западных районов края в большинстве 55–60-летних насаждений у гледичии трехколючковой (*Gleditsia triacanthos* L.) она составляет 20–22 м, робинии лжеакации (*Robinia pseudoacacia* L.) – 18–20, ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) и ясеня зеленого (*F. lanceolata*) – 20–22, дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) и вяза мелколистного (*Ulmus parvifolia* Jacq) – 22–23, тополя черного (*Populus nigra* L.) – 22–24 м. В смешанных насаждениях гледичия на 2–4 м перерастает спутников (за исключением дуба). Робиния лучше, чем в чистых насаждениях, растет в смеси с гледичией, ясенем, дубом и тополем. На территории восточных – Новопокровского и Белоглинского районов преобладающая высота лесных полос из этих пород меньше и составляет соответственно 18–22 м, 14–20, 16–20, 18–20 и 18 м. На ухудшение условий больше реагируют тополь и робиния, а также ясеня зеленый.

Обращают на себя внимание большие различия и часто относительно небольшая высота древостоев лесных полос на сверхмощных обыкновенных (Калининский район) и типичных суглинистых черноземах (Лабинский район). На территории последнего района преимущественно она составляет: у гледичии – 12–17 м, робинии – 13–16, ясеня – 14–17, дуба – 14–18 м. При внимательном осмотре становится понятно, что это результат биоценоотической напряженности, вызванной высокой конкуренцией за почвенную влагу. Так, в чистых одноярусных древостоях произошло очень сильное зарастание почвы степным и лугово-лесным травостоем. В смешанных насаждениях и с кустарником сформировался плотный ярус из подлеска и подроста.

На территории черноземных районов не прослеживается влияние ширины лесных полос и количества рядов на биометрические показатели древостоя, что свидетельствует о незначительном перераспределении снежной массы на облесенных полях, его влиянии на водный режим насаждений. Вместе с тем с увеличением числа рядов закономерно уменьшается густота лесных полос (рис. 1), но вызвано это не экологическими, а хозяйственными факторами – повышением интенсивности рубок ухода в многорядных ПЗЛП.

Таблица 1. Таксационные показатели насаждений и рекомендуемые мероприятия в ПЗЛП на черноземах Предкавказья

№ ЛП	Возраст, лет	Сохранность, %	Число рядов/ширина междурядий, м	Конструкция	Сомкнутость крон верхнего яруса	Состав насаждения	Число стволов	Ср. высота, м	Ср. диаметр, см	Класс бонитета	Запас стволовой древесины, м ³ /га ⁻¹	Доля усохших и неперспективных деревьев, %
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Краснодарский край, Калининский район: СПК "Мирный"</i>												
20	53	100	10/1.5	НП	0.8	8Гл 2Яо	364 250	24 20	36 22	Ia I	400 95	<10 <10
Насаждение здоровое. Пдр – Яо порослевой и семенной, густой, высота 2–5 м, диаметр 3–6 см.												
Нпч покров – лесная подстилка. ВСП, уход за подростом.												
59	56	100	8/3	НП	0.4	8Яз 2Дч	136 9	18 20	30 48	II I	80 16	<10 <10
Материнский древостой сильно изрежен. Пдр – Яз, порослевой, густой, высота 3–4 м, диаметр 2–5 см.												
Нпч покров – лесная подстилка. РР, уход за подростом.												
10	10	100	10/4	АЖ	0.85	10Ро	1422	8	10	Ia	48	10
Состояние хорошее. Пдр редкий, порослевой, высота 1–2 м, диаметр 1–2 см.												
Нпч покров – сплошной, плотный, мятлик луговой. Прочистка.												
69	30	50	4/3.5	АЖ	0.7	10Ро	500	14	28	III	184	10
Насаждение жизнеспособное. Нпч покров сплошной, плотный, пырей ползучий. 2-приемная РР.												
Создание лесных культур в местах выпада древостоя.												
32	40	100	4/3	АЖ	0.5	10Ро 10Роп	333 835	18 6	28 4	Ia –	170 –	15 –
Насаждение расстроенное. Пдр – порослевины Ро, высота 5–7 м, диаметр 3–6 см.												
Нпч покров плотный, высокий: пырей, крапива. 1-приемная РР. Уход за порослью.												
29	40	100	4/3	АЖ	0.5	10Ро 10Роп	458 835	10 6	18 4	III –	57 –	15 –
Насаждение расстроенное. Пдр – порослевины Ро, высота 5–7 м, диаметр 3–6 см.												
Нпч покров плотный, высокий: пырей, крапива. 1-приемная РР. Уход за порослью.												
36	54	100	12/1.5	НП	0.5	10Яо	658	14	24	III	207	20
Насаждение угнетенное. Древостой изрежен. В кронах много сухих сучьев.												
Пдр – поросль Яо, густой, высота 1.5–2 м. 2-приемная РР. Уход за порослью.												
52	56	100	5/2.5	АЖ	0.5	8Гл 2Яо	196 107	18 12	38 28	I III	177 43	<10 <10
Насаждение расстроенное. Пдр – самосев и поросль Гл, высота 2–6 м, Яо высота 2–3 м, средней густоты.												
2-приемная РР. Гледичию вырубает в первую очередь.												
21	55	100	12/1.5	НП	0.2 0.9	10Яз 10Язп	167 1389	16 7–8	24 6–8	II Ia	68 32	30 –
Насаждение распадается. Верхний ярус – редкие отмирающие деревья. Пдр – поросль Яз, густой, благонадежный.												
1-приемная РР. Уход за порослью.												
11	30	100	2/3	АЖ	0.6	10Ро + Кя	1417	10	22	II	236	<10
Насаждение жизнеспособное. Пдр и Пдл отсутствуют. Нпч покров сплошной, плотный, высокий пырей ползучий.												
ВСП, уход за почвой.												
39	30	100	2/3	АП	0.6	10Ро	1167	16	28	Ia	533	15
Насаждение ослабленное. Рост притуплен. Пдр и Пдл отсутствуют.												
Нпч покров сплошной, плотный, высокий, пырей ползучий. 2-приемная ЛВР.												
34	30	100	2/3	П	0.7	10Тч	792	18	38	Ia	796	10
Насаждение жизнеспособное. Пдр и Пдл отсутствуют.												
Нпч покров сплошной, плотный, высокий, пырей ползучий. 2-приемная РР.												
6	55	60	4/3	НП	0.9	10Яз	517	19	26	II	258	10

Таблица 1. Продолжение

№ ЛП	Возраст, лет	Сохранность, %	Число рядов/ширина междурядий, м	Конструкция	Сомкнутость крон верхнего яруса	Состав насаждения	Число стволов	Ср. высота, м	Ср. диаметр, см	Класс бонитета	Запас стволовой древесины, м ³ /га ⁻¹	Доля усохших и неперспективных деревьев, %
Насаждение жизнеспособное. Пдл – Кт, редкий, высотой 2 м. Пдр отсутствует.												
Нпв покров сплошной, подмаренник. 2-приемная РР. Создание лесных культур на выпадах.												
<i>СПК "Родина"</i>												
6	56	100	12/1.5	НП	0.6–0.7	8Яз	563	20	32	I	440	10
						2Ро	225	18	26	II	105	10
Насаждение жизнеспособное. Пдр – Яз, Ро и Кя, семенной, густой, высотой 4–6 м, диаметр 2–6 см. ВСР.												
Уход за подростом.												
1	55	100	8/2	НП	0.3	7Ро	236	18	42	I	285	15
						1Яо	56	15	28	II	33	15
						2Гл	42	18	44	I	54	15
						Яоп	167	12	18	I	27	<10
Насаждение распадается. Пдр – порослевой Яо высотой 1.5–2 м, в количестве 1–2 тыс. га ⁻¹ . 1-приемная РР.												
Уход за подростом.												
<i>Краснодарский край, Лабинский район: СПК "Нива"</i>												
43	55	100	9/2	НП	0.3	5Яз	167	15	26	III	77	10
						5Ро	194	15	26	III	91	30
Верхний ярус отмирает. Пдр – Яз, порослевой, высота 4–8 м, диаметр 12–14 м и семенной редкий высотой 1.5–2.0 м.												
Пдл редкий. Нпч покров костер, пырей. 1-приемная РР.												
44	50	100	5/3	АЖ	0.3	10Ро	333	16	28	II	153	20
Насаждение распадается. Два внутренних ряда вырублены, остальные изрежены, отмирают.												
Пдр – Ро, порослевой, высотой 2.5–4 м, густой. Нпч покров – ежевика, подмаренник, пырей высотой 0.8 м, густой.												
1-приемная РР, уход за подростом.												
39	35	100	4/3	АП	0.6	10Ро	700	9	20	II	175	15
Насаждение жизнеспособное. Пдр – Ро, порослевой, редкий. Пдл отсутствует.												
Нпч покров – пырей, густой, средняя высота 0.5 м. 2-приемная ЛВР, уход за почвой.												
40	50	100	9/1.5	АЖ	0.4	10Ро	630	14	24	III	242	>30
Насаждение распадается. Пдр – Ро, порослевой, высотой 2–4 м, ср. густоты. Пдл – клт, ак, редкий.												
Нпв покров – пырей, крапива. 2-приемная РР.												
99	45	100	9/2	НП	0.7	10Гл	861	14	26	II	401	10
Насаждение жизнеспособное. Пдр – Гл, порослевой, ср. густоты, высота – 2.5–6 м,												
Пдл – свидина, бересклет ср. густоты, высота – 2–3 м. ВСР.												
97	50	100	11/1.5	НП	0.5	8Гл	515	15	28	II	221	10
						2Ро	151	13	24	III	42	30
						+Яо	30	13	22	III	7	10
Насаждение распадается. Пдр – Ро, Яо порослевой, ср. густоты, высота – 3–5 м, Пдл – бересклет, ср. густоты, высота 2–3 м. Нпч покров сплошной, пырей, костер, ежевика. 1-приемная РР.												
<i>СПК "Русь"</i>												
60	55	100	7/1.5	УАЖ	0.85	10Яз	1524	18	30	II	1019	10–15
Насаждение жизнеспособное. Пдр редкий, порослевой, высотой менее 2 м. Пдл отсутствует.												
Нпч покров – крапива, местами пырей. Кроны высоко, много деловой древесины. ВСР.												
61	55	100	7/2.5	АЖ	0.55	10Ро	629	17	28	II	349	30–40
Насаждение распадается. Кроны усыхают. Пдр отсутствует. Пдл – редкий: клт, бч высотой 2–3 м.												
Нпч покров – густые заросли крапивы, ежевики высотой 1.5–2 м. 2-приемная ЛВР.												
71	55	100	9/2	АЖ	0.55	5Ро	222	15	30	III	145	30
						5Яо	444	15	22		133	20

Таблица 1. Продолжение

№ ЛП	Возраст, лет	Сохранность, %	Число рядов/ширина междурядий, м	Конструкция	Сомкнутость крон верхнего яруса	Состав насаждения	Число стволов	Ср. высота, м	Ср. диаметр, см	Класс бонитета	Запас стволовой древесины, м ³ /га ⁻¹	Доля усохших и неперспективных деревьев, %
Насаждение ослабленное. Пдр и пдл отсутствуют. Нпч покров – сплошной, пырей высотой 40–50 см.												
Сплошная ЛВР. Создание культур.												
48	50	100	9/1.5	НП	0.7–0.8	5Яз 5Гл	407 259	14 15	24 28	III II	153 144	15–20 15–20
Насаждение жизнеспособное. Пдр – Яз, смешанного происхождения, высотой – 1–4 м, средней густоты.												
Пдл очень густой, высотой – 1.5–3 м. ВСР, изреживание Пдл.												
69	55	100	3/4	НП	0.4	10Гл + Яз	500	17	28	II	278	30
Насаждение жизнеспособное. Пдр – Яз высотой 4–6 м, густотой. Пдл – алыча.												
Густая опушка из бч и Пдр Гл высота – 3–4 м. 1–2-приемная РР, прореживание подроста.												
<i>Краснодарский край, Новопокровский район, кадастровый номер 23:22:04 01 000:0557</i>												
1	55	100	5/3	НП	0.8	10Яз	681	22	28	I	449	15
Насаждение жизнеспособное. Пдр – Яз порослевой, густой высотой 1.5–4.0 м.												
Живой нпч покров отсутствует. 1–2-приемная РР.												
5	55	100	5/3	НП	0.8	5Гл 5Ро	429 460	22 18	32 28	I II	300 230	20 40
Насаждение ослабленное. Пдр – Гл и Ро, смешанного происхождения, густой, высотой 2–4 м.												
1–2-приемная РР, прореживание подроста.												
6	55	100	5/3	НП	0.6–0.7	5Гл 5Яз	308 554	22 16	30 22	I II	216 190	15 30
Насаждение жизнеспособное. Пдр – Гл и Яз смешанного происхождения, густой, высотой 1.5–4.0 м.												
Живой Нпч покров отсутствует. 1–2-приемная РР, прореживание подроста.												
29	40	100	3/3	АЖ	0.6	10Ро	2508	12	20	III	451	25
Насаждение ослабленное. Пдр – Ро, порослевой, редкий, высотой 1.5–3.0 м.												
Нпч покров: пырей, густой, высотой до 0.7 м. 2-приемная РР, уход за почвой.												
31	40	100	5/3	АЖ	0.6	10Ро	1488	12	20	III	268	20–25
Насаждение ослабленное. Пдр – Ро, порослевой, редкий, высотой 1.5–3.0 м.												
Нпч покров: пырей, густой, высотой 0.4–0.7 м. 2-приемная РР, уход за почвой.												
40	40	100	7/3	АЖ	0.6	10Ро	1000	12	20	III	180	20–25
Насаждение ослабленное. Пдр – Ро, порослевой, редкий, высотой 1.5–3.0 м.												
Нпч покров: пырей, густой, высотой 0.4–0.7 м. 2-приемная РР, уход за почвой.												
139	45	100	5/3	НП	0.8	10Гл	1007	18	24	I	352	15
Насаждение жизнеспособное. Пдр – Гл, семенной, ср. густоты высотой до 3 м. Пдл – густой. ВСР.												
<i>Краснодарский край, Новопокровский район: ПСК “Кубань”</i>												
29	40	100	3/3	АЖ	0.6	10Ро	2508	12	20	III	451	25
Насаждение ослабленное. Пдр – Ро, порослевой, редкий, высотой 1.5–2.5 м.												
Нпч покров: пырей, густой, высотой 0.3–0.7 м. 2-приемная РР, уход за почвой.												
28	40	100	5/3	АЖ	0.6	10Ро	1465	12	20	III	264	20
Насаждение ослабленное. Пдр – Ро, порослевой, редкий, высотой 1.5–2.5 м.												
Нпч покров: пырей, густой, высотой 0.3–0.7 м. 2-приемная РР, уход за почвой.												
40	40	100	7/3	АЖ	0.6	10Ро	1000	12	20	III	180	20
Насаждение ослабленное. Пдр – Ро, порослевой, редкий, высотой 1.5–2.5 м. Нпч покров: пырей, густой, высотой 0.3–0.7 м. 2-приемная РР, уход за почвой.												
59	45	100	4/3	АЖ	0.6	10Ро	918	14	24	II	230	20
Насаждение ослабленное. Пдр – Ро, порослевой, редкий, высотой 1.5–3.0 м.												
Нпч покров: пырей, густой, высотой 0.3–0.7 м. 2-приемная РР, уход за почвой.												
60	45	100	7/3	АЖ	0.6	10Ро	657	14	24	II	164	20

Таблица 1. Продолжение

№ ЛП	Возраст, лет	Сохранность, %	Число рядов/ширина междурядий, м	Конструкция	Сомкнутость крон верхнего яруса	Состав насаждения	Число стволов	Ср. высота, м	Ср. диаметр, см	Класс бонитета	Запас стволовой древесины, м ³ /га ⁻¹	Доля усохших и неперспективных деревьев, %
Насаждение ослабленное. Пдр – Ро, порослевой, редкий, высотой 1.5–3.0 м. Нпч покров: пырей, густой, высотой 0.3–0.7 м. 2-приемная РР, уход за почвой.												
81	55	100	5/3	АЖ	0.6	10Ро	418	20	28	I	209	25
Насаждение распадается. Пдр. – Ро, семенной и порослевой высотой до 4 м, ср. густоты. 1-приемная РР.												
80	55	100	10/3	АЖ	0.8	10Ро	750	20	28	I	375	30
Насаждение распадается. Пдр. – Ро, семенной и порослевой высотой до 4 м, ср. густоты. 1-приемная РР.												
49	45	100	4/3	НП	0.8	10Гл	1118	18	24	I	391	10
Насаждение здоровое. Пдр – Гл, семенной, густой, высотой 2–4 м. Пдл – бересклет и др., густой. ВСР, изреживание Пдр и Пдл.												
48	45	100	7/3	НП	0.8	10Гл	675	18	24	I	236	10
Насаждение здоровое. Пдр – Гл, семенной, густой, высотой 2–4 м. Пдл – бересклет и др., густой. ВСР, изреживание Пдр и Пдл.												
45	45	100	10/3	НП	0.8	10Гл	429	18	24	I	150	<10
Насаждение здоровое. Пдр – Гл, семенной, густой, высотой 2–4 м. Пдл – бересклет и др., густой. ВСР, изреживание Пдр и Пдл.												
<i>Кадастровый номер 23:22:04 01 002:0170</i>												
21	45	100	8/2.5	НП	0.8	10Гл	984	18	20	I	295	10
Насаждение здоровое. Пдр – Гл, семенной, густой, высотой 2–4 м. Пдл – бересклет и др., густой. ВСР, изреживание Пдр и Пдл.												
<i>Кадастровый номер 23:22:04 01 000:0557</i>												
114	50	100	4/3	НП	0.8	10Гл	667	18	20	I	133	15
Насаждение здоровое. Пдр – Гл, семенной, ср. густоты, высотой 2–4 м. ВСР, изреживание Пдр и Пдл.												
113	50	100	7/3	НП	0.8	10Гл	780	18	20	I	156	15
Насаждение здоровое. Пдр – Гл, семенной, ср. густоты, высотой 2–4 м. ВСР, изреживание Пдр и Пдл.												
91	55	100	5/3	НП	0.85	5Гл 5Ро	507 571	22 18	32 28	I II	330 286	15 30
Насаждение жизнеспособное. Пдр – Гл, семенной и порослевой, густой, высотой 2–4 м. Пдл густой. ВСР, изреживание Пдр и Пдл.												
145	55	100	6/3	НП	0.8	5Ро 5Яз	457 432	18 18	28 28	I I	229 216	30 15
Насаждение жизнеспособное. Пдр – Гл и Яз, семенной и порослевой, густой, высотой 2–4 м. ВСР, изреживание Пдр.												
146	55	100	6/3	НП	0.8	5Гл 5Яз	3093 61	18 16	18 24	I II	15511 6	15 15
Насаждение жизнеспособное. Пдр – Гл и Яз, семенной и порослевой, густой, высотой 2–4 м. ВСР, изреживание Пдр.												
153	55	100	6/3	НП	0.8	Яз	1083	16	26	II	325	15
Насаждение жизнеспособное. Пдр – Яз, семенной, густой. ВСР, изреживание Пдр.												
164	55	100	9/1.5	НП	0.8	3Яо7Абр	100 333	18 18	26 28	I I	50 100	15 <30
Насаждение жизнеспособное. Верхний ярус сильно изрежен. Пдр – Яо, порослевой и семенной, Кля, густой. Пдл – клт, Шл, густой. РР.												
<i>Кадастровый номер 23:22:04 01 001:0164</i>												
26	55	100	9/2	НП	0.8	10Гл	755	18	24	I	264	20
Насаждение жизнеспособное. Пдр – Гл, семенной, густой, высотой 2–4 м. Пдл густой. ВСР, изреживание Пдр и Пдл.												

Примечание.

* П – продуваемая, АП – ажурно-продуваемая, АЖ – ажурная, УАЖ – умеренно-ажурная, НП – непродуваемая.

** Пдр – подрост, Пдл – подлесок, Нпч – напочвенный покров.

*** Абр – абрикос, Гл – гледичия, Кля – клен ясенелистный, Ро – робиния, Тч – тополь черный, Шл – шелковица, Яз (Язп) – ясень зеленый семенной и порослевой, Яо (Яоп) – ясень обыкновенный семенной и порослевой, клт – клен татарский, бр – бересклет европейский, св – свидина, бч – бузина черная.

**** ВСР – выборочная санитарная рубка, ССР – сплошная санитарная рубка, РР – реконструктивная (лесовозобновительная) рубка.

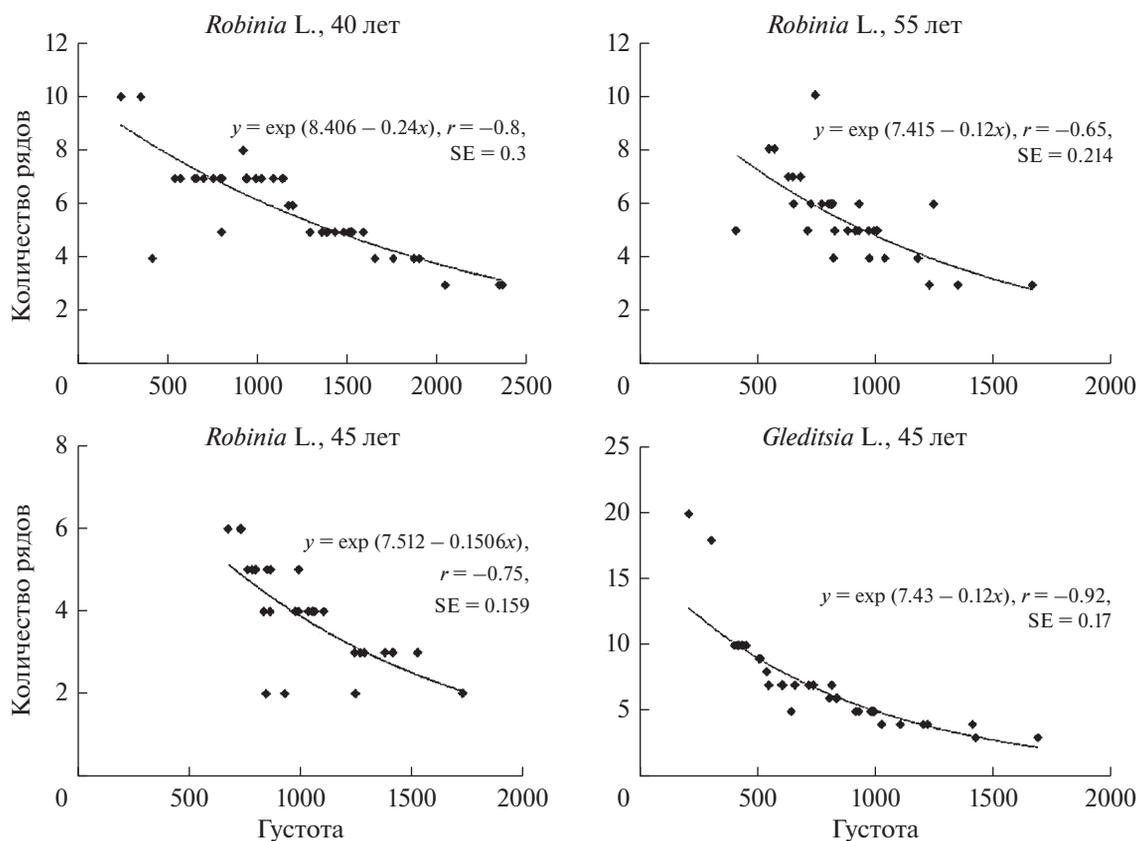


Рис. 1. Зависимость густоты древостоя лесной полосы (y , деревьев га⁻¹) от количества рядов деревьев (x , шт.) на черноземях Северного Кавказа.

Насаждения 45–60 лет создавались 5–13 рядами с междурядьями 1.5–3 м как чистыми (однопорядными), так и смешанными из двух, реже трех главных пород с сопутствующими породами деревьев, кустарников и без них. Среди главных пород преобладают ясень (55–70%), робиния и гледичия. Почти повсеместно редко (образуют 1–2% насаждений) встречаются ПЗЛП из дуба, тополя, вяза и других. Подгон и подлесок образуют алыча (*Prunus divaricata* Ledeb., шелковица (*Morus* L.), абрикос обыкновенный (*Prunus armeniaca* L.), клен ложноплатановый (*Acer pseudoplatanus* L.), клен татарский (*A. tataricum* L.), бузина черная (*Sambucus nigra* L.), скумпия кожевенная (*Cotinus coggygria* Scop.), свидина белая (*Cornus alba* L.), бересклет европейский (*Euonymus europaeus* L.) и другие. Шелковица и алыча под пологом высокорослых деревьев выпали и встречаются почти исключительно в опушечных рядах. В насаждениях с изреженным верхним ярусом, напротив, они хорошо сохранились и достигли больших размеров.

Эти насаждения, наряду с необоснованно интенсивными рубками ухода, направленными на формирование продуваемой и ажурно-продуваемой конструкций, длительное время подвергались самовольно-приисковому рубкам. В них уменьшилось количество рядов, изменились по-

родный состав и строение, в большей или меньшей степени произошло изреживание материнского древостоя. Нижний ярус этих насаждений образован порослью и самосевом главных и сопутствующих пород различной густоты и высоты, в сочетании и без подлесочных кустарников. Наиболее распространен подрост ясеня, гледичии и робинии. В смешанных гледичия + ясень, робиния + ясень насаждениях порослевое поколение ясеня нередко образовало полноценный второй ярус.

В большей части простых – бескустарниковых, особенно малорядных и обуженных лесных полосах, семенной подрост отсутствует или его очень мало. Порослевой подрост редкий и неравномерно распределен по площади. Почва покрылась плотным лугово-степным (подмаренник настоящий (*Galium verum* L.), мятлик луговой (*Poa pratensis* L.), пырей ползучий (*Elymus repens* L.) высотой до 1 м), а в понижениях лугово-лесным (костер ячменевидный (*Bromus hordeaceus* L.), ежевика сизая (*Rubus caesius* L.), крапива двудомная (*Urtica dioica* L.) и другие высотой 1–2 м) травостоем. В них встречаются участки с сильно поврежденным низовыми пожарами материнским древостоем и мертвым подростом.

В насаждениях с развитым подростом и подлеском, как правило, сохраняется лесная среда, отсутствует или слабо развит живой напочвенный покров, они мало повреждены пожарами. Изреженный материнский древостой, в значительной степени утративший полезащитную функцию, создает препятствие для развития подроста и формирования молодняка лесообразующих пород, но частично сохраняет порослевозобновительную способность. Очевидно, что промедление с его уборкой увеличивает опасность повреждения молодняка в процессе лесосечных работ, приводит к снижению качества поросли и спелой древесины.

При недостаточном количестве и (или) высоте благонадежного подроста (1.0–1.5 м) в этих насаждениях целесообразна двухприемная реконструктивная рубка. Целью первого приема является удаление той или иной части материнских деревьев, нежелательного подроста и подлеска, направленное на улучшение условий развития молодняка ценных пород и увеличение его густоты за счет поросли от пней срубленных деревьев при сохранении защитной функции ПЗЛП. В процессе второго приема наряду с уборкой старых деревьев следует окончательно сформировать желательный состав нового поколения древостоя. При наличии подроста лесообразующих пород высотой 2.0–2.5 м и более в достаточном количестве (1.2–1.5 тыс. га⁻¹ и более) безопасную и мало затратную смену поколений древостоя в них обеспечит 1-приемная реконструктивная рубка, включающая полное удаление материнских деревьев и первый прием рубки ухода за молодняком. В результате этих мероприятий сформируются порослево-семенные (семенно-порослевые) насаждения, изменится породный состав, произойдет потеря рядности, но существенно сократится время, величина затрат на воспроизводство лесных полос, будет обеспечена непрерывность защиты полей. Строение древостоев трансформируется из непродуваемой в умеренно-ажурную.

В бескустарниковых насаждениях 45–60 лет вырублены 1–2 внутренних ряда деревьев главной породы или ряды сопутствующих пород. Наиболее часто встречаются одноярусные 4–7-рядные в разной степени изреженные и ослабленные древостои робинии, ясеня ажурной и продуваемой конструкции. Сильное задернение почвы травами ускоряет их ослабление и отмирание, препятствует возобновлению. Вместе с тем при проведении 1–2-приемной реконструктивной рубки с периодической обработкой почвы междурядий на вырубках еще возможно формирование порослевых насаждений из главных пород. Тем не менее это наиболее проблемные объекты, особенно посадки с узкими (1.5–2.0 м) междурядьями. Необходима разработка эффективных приемов их постепенной замены на порослевые или поколения смешанного про-

исхождения. Одним из способов продления службы относительно здоровых бескустарниковых насаждений может быть периодическая до полного их распада выборочная санитарная рубка в сочетании с уходом за почвой междурядий и закраек, создание в последующем новых культур.

Небольшая часть относительно старовозрастных (в основном приспевающих) насаждений представлена полнотными высокопроизводительными чистыми и смешанными древостоями ясеня и дуба. В них сохраняется высокая сомкнутость верхнего яруса, лесная среда, но замедлен процесс естественного возобновления. Повышать их функциональную долговечность, продуваемость, стимулировать формирование яруса благонадежного семенного и порослевого подроста, а также извлекать товарную древесину следует выборочными санитарными рубками с постепенным удалением наиболее крупных жизнеспособных деревьев господствующих классов роста.

ПЗЛП, созданные во второй половине 60-х в 70-е гг. XX столетия, почти целиком представлены 3–7-рядными насаждениями робинии, гледичии и реже – ясеней с междурядьями 3.0–4.5 м. Они имеют ажурно-продуваемую и сильно ажурную в нижней части профиля конструкцию. Почва в них задернела, нередко покрыта сплошным высоким травостоем пырея, подмаренника и других трав. Состояние этих насаждений варьирует от удовлетворительного до сильно ослабленного и быстро ухудшается с возрастом. Они периодически повреждаются низовыми пожарами, уничтожающими поросль на пнях срубленных деревьев и семенной подрост, имеют склонность к ускоренному старению, потере способности возобновляться порослью и преждевременному распаду. В ПЗЛП этого периода относительно часто встречаются выпадения древостоя – прогалины, покрытые степными травами.

Эти насаждения нуждаются в усилении охраны от пожаров, незамедлительном проведении выборочных санитарных, реконструктивных (лесовозобновительных) рубок в сочетании с мерами ухода за почвой, подростом и в ремонте – создании лесных культур в протяженных местах выпадения деревьев.

В сухой степи на темно-каштановых почвах (на примере Курского района Ставропольского края) в основном распространены ПЗЛП, созданные во второй половине 60-х и в 70-е гг. XX столетия. Лесные полосы более раннего периода к настоящему времени практически не сохранились, а в более поздние годы, по-видимому, не создавались. Сохранность насаждений 60–70-х гг. составляет немногим более 70% (табл. 2), что примерно соответствует доле незасоленных и слабосолонцеватых почв. Их состояние преимущественно ослабленное, а биометрические показатели сильно за-

Таблица 2. Таксационные показатели насаждений и рекомендуемые мероприятия в ПЗЛП на темно-каштановых почвах Предкавказья

№ ЛП	Возраст, лет	Сохранность, %	Число рядов/ширина междурядий, м	Конструкция	Сомкнутость крон верхнего яруса	Состав насаждения	Число стволов	Ср. высота, м	Ср. диаметр, см	Класс бонитета	Запас стволовой древесины, м ³ /га ⁻¹	Доля усохших и неперспективных деревьев, %
<i>Ставропольский край, Курской район, кадастровый номер: 26:36:000000:3710/1, 4</i>												
1	45–50	53	4/2	АЖ	0.55	10Ро	560	8.5	14.5	IV	80	<40
4	45–50	74	8/2	АЖ	0.75	6Гл 3Ро 1Яа	460	12.5	16	IV	70	40
Насаждение ослабленное. Пдр и Пдл отсутствуют. Нпч покров сплошной, злаки. ВСР.												
5	45–50	72	10/2	АЖ	0.75	7Ро 2Гл 1Яа	510	12	15	IV	50	40
Насаждение ослабленное. Пдр и Пдл отсутствуют. Нпч покров сплошной, злаки. ВСР.												
8	45–50	73	7/2	АЖ	0.75	7Гл 3Ро	620	9	16	IV	60	30
Насаждение ослабленное. Пдр и Пдл отсутствуют. Нпч покров сплошной, злаки. ВСР.												
10	50–55	798	12/2	НП	0.9	5Ро 4Яа 1Гл	780	18.5	25	II	740	40
Насаждение ослабленное. Пдр и Пдл отсутствуют. Нпч покров сплошной, злаки. ВСР.												
14	50–55	72	10/2.5	НП	0.85	5Яа 3Гл 1Ро 1Тч + + кт + ж	970	14.5	23	III	200	40
Насаждение ослабленное. Пдр отсутствуют. Пдл – кт, жт средней густоты. Нпч покров слабо развитые злаки. ВСР, вырубка подлеска.												
15	50–55	71	5/2	НП	0.75	4Ро 3Вп 2Яа 1Гл + кт	840	18	23	III	210	30
Насаждение ослабленное. Пдр отсутствуют. Пдл – кт редкий. Нпч покров слабо развитые злаки. ВСР, вырубка подлеска.												
<i>Ставропольский край, Курской район, Кадастровый номер: 26:36:000000:3709/1, 3, 4, 5, 7</i>												
1	45–50	73	8/2	НП	0.85	7Яа 2Ро 1Гл+ кт	720	16	21	II	140	30
Насаждение жизнеспособное. Пдр отсутствуют. Пдл – кт редкий. Нпч покров слабо развитые злаки. ВСР, вырубка подлеска.												
3	45–50	71	5/2	НП	0.85	3Ро 2Гл 2Яа 2Тч 1Вп	860	17	23	II	215	20
Насаждение жизнеспособное. Пдр и Пдл отсутствуют. Нпч покров слабо развитые злаки. ВСР.												
4	45–50	68	5/2	АП	0.75	8Ро 2Яа	650	12	18	II	70	30
Насаждение угнетенное. Пдр и Пдл отсутствуют. Нпч покров – злаки. ВСР.												
5	45–50	76	9/2	АП	0.85	6Яа 4Ро	760	18	23	II	190	25
Насаждение жизнеспособное. Пдр и Пдл отсутствуют. Нпч покров слабо развитые злаки. ВСР.												
7	45–50	72	10/2	НП	0.85	5Яа 5Ро	710	15	22	II	140	30

Насаждение жизнеспособное. Пдр и Пдл отсутствуют. Нпч покров слабо развитые злаки. ВСР.

Примечание. Условные обозначения те же, что и в табл. 1.

*Вп – вяз приземистый, Яа – ясень американский, ж – жимолость татарская. Инвентаризация насаждений проведена в 2019 г. Северокавказским филиалом ФНЦ агроэкологии РАН.

Таблица 3. Таксационные показатели насаждений и рекомендуемые мероприятия в ПЗЛП на светло-каштановых почвах Предкавказья

№ ЛП	Возраст, лет	Сохранность, %	Число рядов/ширина междурядий, м	Конструкция	Сомкнутость крон верхнего яруса	Состав насаждения	Число стволов	Ср. высота, м	Ср. диаметр, см	Класс бонитета	Запас стволовой древесины, м ³ /га ⁻¹	Доля усохших и неперспективных деревьев, %
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Ставропольский край, Арзгирский район, кадастровый номер: 26:10:000000:2127/1, 3, 4, 5, 8, 23, 29</i>												
1	40	25	4/4	АП	0.2	10Ро	612	8	16	III	35	35
Насаждение распалось. Пдр и Пдл отсутствуют. Нпч покров сплошной – марь, полынок, злаки. ССР.												
3	45	35	4/4	АП	0.5	8Ро 2Абр	610	6	15	III	40	20
Насаждение сильно ослабленное. Пдр и Пдл отсутствуют. Нпч покров сплошной – марь, полынок, злаки. ССР.												
4	40	35	4/4	АП	0.5	9Айл 1Ро	750	6	14	III	34	40
Насаждение сильно ослабленное. Пдр и Пдл отсутствуют. Нпч покров сплошной – марь, полынок, злаки. ССР.												
5	45	20	5/4	АП	0.2	10Яа	466	5	15	III	30	55
Насаждение распалось. Пдр и Пдл отсутствуют. Нпч покров сплошной – злаки. ССР.												
8	45	30	4/4	НП	0.7	7Айл 3Вп	530	8	20	III	70	40
Насаждение ослабленное. Пдр – Айл, густой. Нпч покров – злаки. РР												
9	45	35	4/4	НП	0.8	10Вп	800	8	22	III	120	30
Насаждение жизнеспособное. Пдр – Вп средней густоты. Нпч покров – слабо развитое разнотравье. ВСР.												
23	30	10	1	АП	0.2	10Лх	60	6	10	IV	3	55
Однорядная усыхающая лесная полоса. ССР.												
29	40	15	2/4	АП	0.1	4Гл 3Ро 3Яа	60	7	18	IV	9	60

Насаждение распавшееся. Пдр отсутствует. Нпч покров сплошной, злаки. ССР.

Примечание: Условные обозначения те же, что и в табл. 1 и 2.

* Айл – айлант, Лх – лох узколистный. Инвентаризация насаждений проведена в 2019 г. Северокавказским филиалом ФНЦ агроэкологии РАН.

висят от наличия и величины влаги перераспределенных осадков. Высота древостоев изменяется от 9 до 18 м. В связи с этим ПЗЛП имеют прерывистый и волнообразный продольный профиль.

Состояние насаждений ухудшается как при наличии подлеска, так и при сплошном зарастании междурядий травами. Доля усохших и усыхающих деревьев достигает 40%. Наиболее интенсивно отмирают тополь и робиния. Лучше сохраняются ясень американский (*Fraxinus americana* L.) и гледичия. Естественное возобновление отсутствует.

Наиболее целесообразными мероприятиями в насаждениях являются выборочные и сплошные санитарные рубки, рассчитанные на получение порослевого возобновления.

При искусственном лесовосстановлении и лесоразведении можно рекомендовать применение многолетней влагонакопительной основной об-

работки почвы, создание преимущественно чистых культур наиболее долговечных пород, расширение междурядий до 3 м и продолжительности агротехнических уходов до 5–6 лет. Пятна солонцов следует исключать из лесокультурного фонда, а при необходимости занимать их солеустойчивыми кустарниками. На примере Ростовской области (по данным рекогносцировки автора, проведенной в 2012 г.), в полосе темно-каштановых почв значительную перспективу имеют 2–3-рядные ПЗЛП из смежных рядов дуба и гледичии.

На светло-каштановых почвах полупустыни – на пятнах солонцов, ровных участках плакоров и склонов – ПЗЛП распались в возрасте 15–25 лет. Широкие междурядья при недостатке агротехнических уходов рано заросли травостоем и ускорили гибель насаждений. На их месте практически не осталось и признаков роста деревьев. В зависи-

мости от комплексности почвенного покрова, к возрасту 30–45 лет сильно ослабленными или практически усохшими насаждениями занято 10–35% начальной площади лесных полос (табл. 3). В понижениях местности с дополнительным увлажнением средняя высота живых деревьев — 5–9 м. В этих условиях наибольшую устойчивость и способность к возобновлению имеют вяз приземистый (*Ulmus pumila* L.) и айлант (*Ailanthus DESF, nom. cons.*). Светолюбивые породы с ажурной кроной нуждаются в пожизненных уходах за почвой.

Основными видами мероприятий в ПЗЛП этого района должны быть сплошные и выборочные санитарные рубки, рассчитанные на искусственное и естественное лесовосстановление. В насаждениях с наличием благонадежного подростка вяза и айланта целесообразно на незанятых им участках периодически обрабатывать почву с целью подавления развития степного травостоя.

При создании систем ПЗЛП, наряду с влагонепитательными и влагосберегающими агротехническими, лесокультурными и лесоводственными приемами (Манаенков, 2016), необходимо как можно шире использовать высокие, средние кустарники и применять принцип дифференцирования породного состава насаждений по продольному профилю лесных полос в зависимости от свойств почвенного покрова.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, ПЗЛП Северокавказского региона страны в подавляющем большинстве функционировали долгое время и пришли в неудовлетворительное лесоэкологическое и агролесомелиоративное состояние.

Основная часть лесных полос сосредоточена на черноземных почвах, сохраняет жизнеспособность и состоит из насаждений, отличающихся исключительно высоким разнообразием породного состава, строения и состояния. Они нуждаются в индивидуальных комплексах оздоровительных мероприятий, направленных на повышение функциональной эффективности и долговечности древостоев, в том числе путем малозатратной смены их поколений.

Распространение получили два типа насаждений — чистые и смешанные с развитым подростом и кустарниковым подлеском, чистые и смешанные без благонадежного подростка и кустарникового яруса. В первом типе насаждений основной целью лесоводственных мероприятий должно стать удаление материнского и формирование молодого поколения древостоя, а также удаление или изреживание кустарникового яруса, повышение продуваемости лесных полос. При этом вероятны изменение породного состава и потеря рядности — сближение строения насаждений с

природными лесными экосистемами (их “натурализация” по Г.Н. Высоцкому). Во втором — формирование жизнеспособного первого порослевого поколения древостоя, снижение ветро- и светопроницаемости ПЗЛП.

На каштановых типах почв сухой степи и полупустыни материнские насаждения ПЗЛП сохранились только на участках с относительно увлажненными и незасоленными почвами. Они распадаются и повсеместно нуждаются в замене на порослевые поколения либо новые лесные культуры. Искусственное лесовосстановление по трассе лесных полос, в том числе в местах более раннего распада насаждений, должно осуществляться на современной научной основе. В технологический режим их культивирования необходимо включать многолетнюю глубокую основную обработку почвы, 2–3-рядную посадку с междурядьями шириной 2.5–3.0 м однопорodных культур преимущественно высоких и средних ксерофитных густокронных кустарников, агротехнические уходы до полного смыкания крон и своевременные выборочные санитарные рубки, способные обеспечить получение пней и корневой поросли.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агролесомелиорация как универсальная система защиты почв и сельскохозяйственных культур от дефляции // Агролесомелиорация. / Под ред. академиков А.Л. Иванова и К.Н. Кулика. Волгоград: ВНИАЛМИ, 2006. С. 205–210.
- Бабенко Д.К. Научные основы ведения хозяйства в защитных лесных насаждениях. М.: Агропромиздат, 1985. 222 с.
- Белюченко И.С. Экология Краснодарского края (Региональная экология). Краснодар: КубГАУ, 2010. 356 с.
- Высоцкий Г.Н. Ергеня, культурно-фитологический очерк // Труды Бюро по прикладной ботанике. 1915. Т. 8. № 10–11. С. 1113–1443.
- Долгилевич М.И., Васильев Ю.И., Сажин А.Н. Системы лесных полос и ветровая эрозия. М.: Лесн. пром-сть, 1981. 160 с.
- Ивонин В.М., Тянюкевич В.В., Лобов Н.Е. Адаптивная лесомелиорация степных агроландшафтов. Новочеркасск: НГМА, 2009. 284 с.
- Инструктивные указания по агролесомелиоративному устройству защитных лесонасаждений на землях сельскохозяйственных предприятий / Под ред. Е.С. Павловского [и др.]. М.: Колос, 1983. 55 с.
- Кулик К.Н., Барабанов А.Т., Манаенков А.С. Прогноз развития защитного лесоразведения в России до 2020 г. // Проблемы прогнозирования. 2015. № 4. С. 48–57.
- Кулик К.Н., Манаенков А.С., Нетребенко В.Г. и др. Руководство по ведению хозяйства в защитных лесных полосах Северного Кавказа. Волгоград: ВНИАЛМИ, 2015. 38 с.
- Кулик К.Н., Манаенков А.С., Раков А.Ю., Нетребенко В.Г., Алентьев Н. Полезащитное лесоразведение: значение,

- состояние, пути выхода из кризиса // Вестник Российской академии сельскохозяйственных наук. 2012. № 1. С. 24–27.
- Манаенков А.С. Особенности инвентаризации и лесохозяйственного обслуживания защитных лесных насаждений в новых экономических условиях // Лесное хоз-во. 2009. № 4. С. 25–26.
- Манаенков А.С. Развитие основ степного и защитного лесоразведения: теоретические, прикладные аспекты и задачи в современных условиях // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2016. № 2(30). С. 5–23.
- Манаенков А.С., Корнеева Е.А. Биогеографические аспекты оценки эффективности защиты пахотных земель лесными полосами // Вестник Московского университета. Серия 5: География. 2021. № 3. С. 48–54.
- Манаенков А.С., Максименко А.П. Обслуживание защитных лесных насаждений Краснодарского края в новых условиях // Защитное лесоразведение, мелиорация земель и проблемы земледелия в Российской Федерации: Мат. Международной научно-практ. конф. Волгоград: ВНИАЛМИ, 2008. С. 93–96.
- Нагалецкий Э.Ю. Экономико-географические аспекты развития сельскохозяйственных систем мелиорации в разных типах ландшафтов Краснодарского края: автореф. дис. ... канд. геогр. наук: 25.00.24. Краснодар, 2004. 24 с.
- ОСТ 56-69-83. Площади пробные лесоустроительные. Метод закладки. М: ЦБНТИ гослесхоза СССР, 1963. 60 с.
- Павловский Е.С. Инвентаризация защитных насаждений // Агроресомелиорация: проблемы, пути их решения, перспективы. Волгоград: ВНИАЛМИ, 2001. С. 106–108.
- Павловский Е.С., Бабенко Д.К., Лабазников Б.В. и др. Ведение хозяйства в полевых защитных лесных полосах (рекомендации). Краснодар, 1981. 33 с.
- Полезное лесоразведение // Агроресомелиорация / Под ред. академиком А.Л. Иванова и К.Н. Кулика. Волгоград: ВНИАЛМИ, 2006. С. 323–333.
- Примаков Н.В. Изменчивость лесоводственных характеристик полевых защитных лесных насаждений Краснодарского края // Изв. вузов. Лесной журн. 2021. № 1(379). С. 60–68.
- Рябов Е.И. Ветровая эрозия почв (дефляция) и меры ее предотвращения. Ставрополь, 1996. 285 с.
- Танюкевич В.В., Рулев А.С., Бородычев В.В. и др. Продуктивность и природоохранное значение полевых лесонасаждений *Robinia pseudoacacia* L. Прикубанской равнины // Изв. вузов. Лесной журн. 2020. № 6(378). С. 88–97.
- Федоренко С.И. Черные бури на Украине и мероприятия по борьбе с ними: Матер. Всесоюз. совещания специалистов сельского хозяйства 14 июня 1960 года. Харьков, 1960. С. 3–7.
- Энциклопедия агроресомелиорации / Под ред. Е.С. Павловского. Волгоград: ВНИАЛМИ, 2004. 700 с.
https://vuzlit.ru/1056882/selskoe_hozyaystvo
- Borelli A., Conigliaro M., Olivier A. Agroforestry for landscape restoration. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). Rome, 2017. P. 22.
- Elevitch C.R., Mazaroli D.N., Ragone D. Agroforestry Standards for Regenerative Agriculture. *Sustainability*, 2018. № 10. P. 33–37.
<https://doi.org/10.3390/su10093337>
- Porter J., Costanza R., Sandhu H., Sigsgaard L., Wratten S. The value of producing food, energy and ecosystem services within an agro-ecosystem. *AMBIO: J. Human Environment*. 2009. V. 38. № 4. P. 186–193.
<https://doi.org/10.1579/0044-7447-38.4.186>

Approaches to Improving the State of the Shelterbelts in the Northern Caucasus

A. C. Manaenkov*

Federal Research Center of Agricultural Ecology, Integrated Ameliorations and Protective Forestry of the RAS, Universitetsky ave., 97, Volgograd, 400062 Russia

*E-mail: manaenkov1@yandex.ru

In the flat regions of the North Caucasus, the cultivation of field crops is associated with the risk of causing destructive dust storms. A tried means of preventing them was the system of shelterbelts (SBs), created in the 50–70s of the past century. However, for a number of reasons and with age, they degraded into an unsatisfactory state. A need has arisen to carry out a complex of forestry activities aimed at improving and increasing the plantations functional durability. The purpose of the research was to determine the most rational ways and methods of these activities. The studies were carried out by employing the method of a comprehensive analysis of the SBs inventory materials obtained in 2007–2019 on a total area of more than 20 thousand ha⁻¹ using the current methodological standards as well as original approaches, with the participation and under the guidance of the article's author. It has been established that on the chernozems, the SBs have been preserved almost across the entire original area, they possess a higher degree of biocenotic diversity and require individual economic activity regimes. The most common are the plantations possessing the windproof structures with sparse parent stands, dense layers of understorey and underbrush, as well as sparse single-storey stands with a highly developed ground cover and weakened tree vegetation. In the first type of plantations it's prudent to carry out reconstructive fellings, aimed at the formation of a young seed or seedling-seed generation of the trees and increasing its wind permeability. The second one calls for sanitary fellings and agrotechnical maintenance, focused on stand's renewal and thickening of the windbreak profile of these shelterbelts. On chestnut soil types, plantations of the 50–60s have disintegrated completely, while the plantations of the 70s

have survived only in areas with increased moisture. They are in a severely weakened state and under a direct threat of dying. Possible recovery measures include sanitary felling and artificial reforestation along the entire course of the SBs, with the exception of the areas unfit for sustaining forests. Forestry activities should include long-term basic tillage, planting of pure 2–3-row plantations mainly from large and medium shrubs, species composition differentiation within the SBs in accordance with the quality of the soil.

Keywords: soil type, shelterbelts, preservation, state, forestry activities, increase of the functional longevity.

Acknowledgements: The work has been carried out within the framework of the State contracts № 01.2.00611911, № 02-03/7и 8, № 26-6/2010, № 49-6/2011 of 2007, 2008 and 2010–2012 respectively; as well as the contract № 0318200063912000053 of 29.02.2012.

REFERENCES

- Agrolesomeliatsiya kak universal'naya sistema zashchity pochv i sel'skokhozyaistven-nykh kul'tur ot deflyatsii*, (Agricultural amelioration as a universal system for protecting soils and crops from deflation), In: *Agrolesomeliatsiya* (Agricultural amelioration), Volgograd: VNIALMI, 2006, pp. 205–210.
- Babenko D.K., *Nauchnye osnovy vedeniya khozyaistva v zashchitnykh lesnykh nasazhdeniyakh* (Scientific basis of farming in protective forest plantations), Moscow: Agropromizdat, 1985, 222 p.
- Belyuchenko I.S., *Ekologiya Krasnodarskogo kraja (Regional'naya ekologiya)* (Ecology of the Krasnodar Krai (Regional Ecology)), Krasnodar: KubGAU, 2010, 356 p.
- Borelli A., Conigliaro M., Olivier A., *Agroforestry for landscape restoration*. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Rome, 2017, p. 22.
- Dolgilevich M.I., Vasil'ev Y.I., Sazhin A.N., *Sistemy lesnykh polos i vetrovaya eroziya* (Forest belt systems and wind erosion), Moscow: Lesn. prom-st', 1981, 160 p.
- Elevitch C.R., Mazaroli D.N., Ragone D., *Agroforestry Standards for Regenerative Agriculture, Sustainability*, 2018, No. 10, pp. 33–37.
DOI 10.3390/su10093337
- Entsiklopediya agrolesomeliatsii* (Encyclopedia of agroforestry), Volgograd: VNI-ALMI, 2004, 700 p.
- Fedorenko S.I., Chernye buri na Ukraine i meropriyatiya po bor'be s nimi (Black storms in Ukraine and measures to combat them), In: *Mater. Vsesoyuzn. soveshchaniya spetsialistov sel'skogo khozyaistva 14 iyunya 1960 goda* (Proc. of All-Union. meeting of agricultural specialists on June 14, 1960), Kharkiv, 1960, pp. 3–7.
https://vuzlit.ru/1056882/selskoe_hozyaystvo (February 1, 2022)
- Instruktivnye ukazaniya po agrolesomeliativnomu ustroystvu zashchitnykh lesona-sazhdenii na zemlyakh sel'skokhozyaistvennykh predpriyatii* (Guidelines for the agroforestry amelioration of protective forest plantations on the lands of agricultural business), Moscow: Kolos, 1983, 55 p.
- Ivonin V.M., Tanyukevich V.V., Lobov N.E., *Adaptivnaya lesomeliatsiya stepnykh agro-landshaftov* (Adaptive forest amelioration of steppe agricultural landscapes), Novocherkassk: NGMA, 2009, 284 p.
- Kulik K.N., Barabanov A.T., Manaenkov A.S., Forecasting the development of protective afforestation in Russia until 2020, *Studies on Russian Economic Development*, 2015, Vol. 26, No. 4, pp. 351–358.
- Kulik K.N., Manaenkov A.S., Netrebenko V.G. et al., *Rukovodstvo po vedeniyu khozyaistva v zashchitnykh lesnykh polosakh Severnogo Kavkaza* (Management guide for the protective forest belts of the North Caucasus), Volgograd: VNIALMI, 2015, 38 p.
- Kulik K.N., Manaenkov A.S., Rakov A.Y., Netrebenko V.G., Alent'ev N., *Polezashchitnoe lesorazvedenie: znachenie, sostoyanie, puti vykhoda iz krizisa* (Field-protecting forest-estimation: significance, state of the art ways for recovery from crisis), *Vestnik Rossiiskoi akademii sel'skokhozyaistvennykh nauk*, 2012, No. 1, pp. 24–27.
- Manaenkov A.S., Korneeva E.A., *Biogeograficheskie aspekty otsenki effektivnosti zashchity pakhotnykh zemel' lesnymi polosami* (Bio-geographic aspects of estimating the efficiency of arable lands protection with forest belts), *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 5: Geografiya*, 2021, No. 3, pp. 48–54.
- Manaenkov A.S., Maksimenko A.P., *Obsluzhivanie zashchitnykh lesnykh nasazhdenii Krasnodarskogo kraja v novykh usloviyakh* (Maintenance of protective forest plantations of the Krasnodar Territory in the new conditions), *Zashchitnoe lesorazvedenie, melioratsiya zemel' i problemy zemledeliya v Rossiiskoi Federatsii* (Protective afforestation, land reclamation and problems of agriculture in the Russian Federation), Volgograd, Proc. International Sci. Pract. Conference, Volgograd: VNIALMI, pp. 93–96.
- Manaenkov A.S., *Osobennosti inventarizatsii i lesokhozyaistvennogo obsluzhivaniya zashchitnykh lesnykh nasazhdenii v novykh ekonomicheskikh usloviyakh* (Features of the inventory and forestry maintenance of protective forest plantations in the new economic conditions), *Lesnoe khoz-vo*, 2009, No. 4, pp. 25–26.
- Manaenkov A.S., *Razvitie osnov stepnogo i zashchitnogo lesorazvedeniya: teoreticheskie, prikladnye aspekty i zadachi v sovremennykh usloviyakh* (The formation of steppe and protective afforestation: theoretical and applied aspects in the contemporary context), *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie*, 2016, No. 2(30), pp. 5–23
- Nagalevskii E.Y., *Ekonomiko-geograficheskie aspekty razvitiya sel'skokhozyaistvennykh sistem melioratsii v raznykh tipakh landshaftov Krasnodarskogo kraja. Avtoref. diss. kand. geogr. nauk* (Economic and geographical aspects of the development of agricultural systems of melioration in different types of landscapes of the Krasnodar Territory. Extended abstract of Candidate's geogr. sci. thesis), Krasnodar: 2004, 24 p.
OST 56-69-83.
- Pavlovskii E.S., Babenko D.K., Labaznikov B.V., et al., *Vedenie khozyaistva v polezashchitnykh lesnykh polosakh (rekomendatsii)* (Farming in field-protective forest belts (recommendations)), Krasnodar, 1981, 33 p.

- Pavlovskii E.S., Inventarizatsiya zashchitnykh nasazhdenii (Inventory of protective stands), In: *Agrolesomeliorsiya: problemy, puti ikh resheniya, perspektivy* (Agroforestry: problems, ways to solve them, prospects), Volgograd: VNIALMI, 2001, pp. 106–108.
- Polezashchitnoe lesorazvedenie* (Field-protective afforestation), In: *Agrolesomeliorsiya* (Agroforestry), Volgograd: VNIALMI, 2006, pp. 323–333.
- Porter J., Costanza R., Sandhu H., Sigsgaard L., Wratten S., The value of producing food, energy and ecosystem services within an agro-ecosystem, *AMBIO: J. Human Environment*, 2009, Vol. 38, No. 4, pp. 186–193.
DOI 10.1579/0044-7447-38.4.186
- Primakov N.V., Izmenchivost' lesovodstvennykh kharakteristik polezashchitnykh lesnykh nasazhdenii Krasnodarskogo kraia (Variability of silvicultural characteristics of forest shelterbelts in Krasnodar Krai), *Izv. vuzov. Lesnoi zhurnal*, 2021, No. 1(379), pp. 60–68.
- Ryabov E.I., *Vetrovaya eroziya pochv (deflyatsiya) i mery ee predotvrashcheniya* (Wind erosion of soils (deflation) and measures to prevent it), Stavropol, 1996, 285 p.
- Tanyukevich V.V., Rulev A.S., Borodychev V.V., et al. Produktivnost' i prirodookhrannoe znachenie polezashchitnykh lesonasazhdenii *Robinia pseudoacacia* L. Prikubanskoi ravniny (Productivity and environmental role of forest shelterbelts of *Robinia pseudoacacia* L. of the Kuban lowland), *Izv. vuzov. Lesnoi zhurnal*, 2020, No. 6(378), pp. 88–97.
- Vysotskii G.N., Ergenya. Kul'turno-fitologicheskii ocherk (Ergeni. Cultural and phytological essay), In: *Trudy Byuro po prikladnoi botanike* (Proceedings of Bureau of applied botany), 1915, Vol. 8, No. 10–11, pp. 1113–1443.

УДК 575.174.2:582.475.4

РАЗРАБОТКА И ПРИМЕНЕНИЕ ДВУХ МУЛЬТИПЛЕКСОВ ЯДЕРНЫХ МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ ЛОКУСОВ ДЛЯ АНАЛИЗА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ ИЗ РАЗНЫХ ЧАСТЕЙ АРЕАЛА¹

© 2023 г. Н. В. Семериков*

Ботанический сад УрО РАН, ул. 8 Марта, д. 202а, Екатеринбург, 620144 Россия

*E-mail: semerikov2014@mail.ru

Поступила в редакцию 10.12.2021 г.

После доработки 14.04.2022 г.

Принята к публикации 18.10.2022 г.

Мультиплексирование микросателлитных локусов (SSR) позволяет значительно уменьшить стоимость и продолжительность анализа. На основе опубликованных микросателлитов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) нами разработано и опробовано на семи популяциях из разных частей ареала два мультиплекса из 14 локусов. Во всех популяциях выявлена генетическая изменчивость. Среднее число аллелей составило 5.78, средняя ожидаемая гетерозиготность – 0.641. Выявлена значимая межпопуляционная дифференциация на уровне 1.8%. У всех локусов средние частоты нуль-аллелей не превысили 7.1%. Результаты генетического анализа популяций подтверждают пригодность полученных мультиплексов для популяционно-генетических исследований сосны обыкновенной.

Ключевые слова: ядерные микросателлиты, мультиплексы, сосна обыкновенная, генетическая изменчивость.

DOI: 10.31857/S0024114823040095, EDN: XTRNLI

Ядерные микросателлиты (nSSR) являются важным инструментом исследования генетической изменчивости популяций различных организмов, в том числе видов древесных растений, благодаря возможности анализа большого числа локусов, высокой изменчивости (до нескольких десятков аллелей) и относительной дешевизны метода. Они широко применяются в исследованиях структуры популяций, генетического потока, гибридизации, а также для практических целей – контроля происхождения семян, посадочного материала, географических культур, искусственных насаждений и древесины. Кроме того, относительная простота анализа с возможностью дальнейшей автоматизации делают их практически идеальным инструментом для решения задач индивидуальной идентификации древесины для контроля ее оборота (Шуваев и др., 2020).

В то же время SSR-локусы обладают рядом свойств, которые необходимо учитывать. Отсутствие амплификации (нуль-аллели) и ошибки считывания являются существенными проблемами при использовании микросателлитного анализа (Ganea et al., 2015). Высокая скорость мутации

и, как следствие, высокая изменчивость и наличие большого числа редких аллелей может исказить характер популяционной дифференциации из-за случайной ошибки выборки. Кроме того, случайное изменение числа tandemных повторов (следствие мутационного процесса) обуславливает появление гомоплазий – независимо возникающих одинаковых аллелей, что снижает вероятность обнаружения специфичных генотипов (Robledo-Arnuncio et al., 2005). Однако два последних недостатка в значительной степени устраняются применением достаточно большого количества изменчивых микросателлитных локусов.

Для генотипирования большого объема материала по многим SSR-локусам на капиллярном автоматическом анализаторе (секвенаторе) целесообразно проведение совместной амплификации нескольких локусов в одной реакции (мультиплекс-ПЦР) и дальнейшего анализа смеси ампликонов. Данный метод позволяет значительно уменьшить стоимость и продолжительность анализа (Ganea et al., 2015).

Сосна обыкновенная – это ветроопыляемый хвойный вид с семенами, преимущественно распространяемыми ветром, и наиболее широко встречающийся среди сосен, с ареалом, прости-

¹ Работа выполнена в рамках Государственного задания ФГБУН Ботанический сад УрО РАН.

рающимся от юга Испании до Восточной Сибири. В составе таксона описано несколько подвигов или разновидностей и выделяются большие географические группы популяций (Правдин, 1964; Санников и др., 2012). Разработка для сосны обыкновенной ядерных SSR-локусов позволила провести ряд исследований географической структуры ее генетической изменчивости в европейской части ареала (Belletti et al., 2012; Vernhardsson et al., 2016; Wojkiewicz et al., 2016; Toth et al., 2019). Однако данные исследования включали ограниченные географические области и основывались на использовании небольшого числа локусов (8–13), набор которых сильно различался в разных исследованиях и не включал локусы, разработанные на основе полиморфизма сосны в восточной части ареала (Fang et al., 2014). При этом для различных приложений, таких как историческая демография, филогеография, анализ происхождения, предполагающих исследование популяций сосны обыкновенной в масштабах всего ареала, требуется использование большого количества микросателлитных локусов, стабильно амплифицируемых и изменчивых на всем ареале. В настоящее время наборы локусов (панели) SSR-маркеров все еще находятся в стадии апробирования и не являются готовыми инструментами для проведения широкомасштабных популяционных исследований сосны. Работа по оптимизации панелей микросателлитных маркеров, по определению состава и количества локусов, пригодных для оценки генетического разнообразия сосны обыкновенной, на настоящий момент остается актуальной (Калько, Котова, 2018).

Цель нашего исследования состояла в разработке мультиплексов из ранее опубликованных ядерных SSR-локусов для сосны обыкновенной, а также в их тестировании на семи природных популяциях из Сибири, Урала и Европы.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

На начальном этапе были проверены 33 пары праймеров ядерных микросателлитных локусов, предположительно изменчивых, у сосны обыкновенной. Для этого путем электрофореза в ПААГ были проанализированы 8 образцов сосны обыкновенной из разных выборок с помощью каждой пары праймеров. Был отобран 21 изменчивый локус с устойчивой амплификацией: SsrPt_ctg4363 (Chagne et al., 2004); SPAC12.5, SPAG7.14, SPAC11.4 (Soranzo et al., 1998); lw_isotig10603, lw_isotig03088, lw_isotig04195, lw_isotig27940, lw_isotig04306, lw_isotig17679, lw_isotig06440, lw_isotig00542 (Fang et al., 2014); PtTx4001, PtTx3013, PtTx4011, PtTx3025, PtTx3107 (Auckland et al., 2002); psyl42, psyl17, psyl16, psyl2 (Sebastiani et al., 2012). Из данных локусов с использованием Multiplex Manager 1.0 (Holleley, Geerts, 2009), а

также после проверки совместной амплификации путем электрофореза в ПААГ было составлено два набора (мультиплекса). Для распознавания продуктов амплификации при анализе на автоматическом генетическом анализаторе прямые праймеры были мечены флуоресцентными красителями (табл. 1). По результатам анализа мультиплексов по восьми образцам на генетическом анализаторе локусы SPAG7.14 и PtTx3013 были исключены из мультиплексов по причине слабой амплификации первого и отсутствия изменчивости во втором. Все остальные локусы были проверены на кодоминантное наследование аллелей путем анализа их распределения в хвое и в пяти гаплоидных мегагаметофитах семян у каждого из восьми деревьев сосны обыкновенной из одной выборки. Все локусы подтвердили кодоминантное наследование аллелей. При проведении дальнейшего анализа с использованием мультиплексов из них были исключены локусы lw_isotig17679 и PtTx3107 по причине отклонения частот генотипов от соотношения Харди-Вайнберга, а также большой частоты встречаемости нуль-аллелей почти во всех выборках для данных локусов. При амплификации с парой праймеров lw_isotig06440 выявлены два изменчивых участка, кодируемых независимо наследуемыми локусами, обозначенных как lw06440a и lw06440b. Для четырех использованных локусов (SPAC11.4, lw06440a, psyl17, PtTx4001) не удалось получить корректные результаты, поэтому в анализе они не представлены. Таким образом, в дальнейшие исследования включены 14 изменчивых локуса. Окончательный состав мультиплексов приведен в табл. 1.

ПЦР для мультиплексов проводили в 10 мкл, содержащих 10 X ПЦР буфер AS (ООО “СибЭнЗайм”, Россия) – 1 мкл, MgCl₂ (раствор 25 mM) – 1.6 мкл, DMSO – 0.1 мкл, смесь dNTP (раствор по 10 mM каждого) – 0.2 мкл, Taq-полимераза (5 U/мкл, СибЭнЗайм) – 0.1 мкл, праймеры (раствор 10 μM) – от 0.067 до 0.8 мкл, ДНК-образца – 1 мкл. Остальной объем составляет вода. Для обоих мультиплексов использована следующая программа ПЦР: предварительная денатурация 94°C – 5 мин, 35 циклов амплификации: 94°C – 30 с, 58°C – 3 мин., 72°C – 45 с, финальная элонгация 72°C – 30 мин.

Так как температура отжига не у всех праймеров, представленных в литературных источниках, была близка к 58°C, для некоторых локусов с помощью Primer3 (Untergasser et al., 2012) праймеры были разработаны заново для температуры отжига, близкой к оптимальной температурой отжига 58°C. В окончательный состав мультиплексов вошел один такой локус lw_isotig03088 (F: TGTTTTTCCTGCATGCT-GTT, R: GCATCTTGGGAAGCGTTTCTT).

Анализ образцов ДНК с использованием мультиплексов проводился на автоматическом

Таблица 1. Характеристика использованных в мультиплексах микросателлитных локусов сосны обыкновенной

Локусы	Мульти-плекс	Флуоресцентный краситель	Концентрация праймеров (µМ)	Количество аллелей	Диапазон длин аллелей (п. н.)
lw_isotig04306	1	6-FAM	0.067	7	183–204
SsrPt_ctg4363	1	TAMRA	0.40	10	95–111
lw_isotig00542	1	ROX	0.60	3	283–310
lw_isotig10603	1	R6G	0.067	6	193–207
lw_isotig27940	1	6-FAM	0.10	24	225–265
psyl2	1	ROX	0.60	8	204–216
PtTx3025	1	R6G	0.40	10	268–303
SPAC12.5	1	R6G	0.10	27	128–184
lw06440b	2	6-FAM	0.60	6	368–398
lw_isotig03088	2	R6G	0.10	2	198–206
lw_isotig04195	2	TAMRA	0.20	4	189–198
psyl16	2	6-FAM	0.60	13	197–212
psyl42	2	TAMRA	0.10	5	171–181
PtTx4011	2	ROX	0.60	7	260–282

Таблица 2. Географические координаты и параметры изменчивости семи исследованных популяций сосны обыкновенной по данным анализа 14 ядерных микросателлитных локусов

№	Популяции	Широта с. ш.	Долгота в. д.	N	N_a	N_e	H_o	H_e	F_{is}	HW_d
1	Словакия	48°40'	19°42'	11	4.929	3.238	0.597	0.653	0.089	**
2	Таллин	59°23'	24°38'	37	7.429	3.960	0.613	0.673	0.107*	**
3	Кумарья	58°27'	63°19'	8	4.571	3.064	0.634	0.640	0.011	нз
4	Екатеринбург	56°47'	60°33'	24	6.500	3.862	0.661	0.660	0.017	*
5	Тюмень	57°06'	65°30'	25	6.286	3.467	0.619	0.624	0.015	*
6	Йошкар-Ола	56°36'	47°56'	21	6.071	3.751	0.618	0.660	0.090*	**
7	Якутия	62°03'	129°37'	24	4.643	2.946	0.551	0.577	0.046	нз
	Среднее (общее)			21.3	5.776	3.470	0.613	0.641	0.060*	**

Примечание. N – величина выборки, N_a – среднее число аллелей, N_e – эффективное среднее число аллелей, H_o – наблюдаемая гетерозиготность, H_e – ожидаемая несмещенная гетерозиготность, F_{is} – коэффициент инбридинга (*значимо при P (произвольное F_{is}) \geq наблюдаемое F_{is}) < 0.05), HW_d – тест Харди-Вайнберга на дефицит гетерозигот (нз – не значимо; *значимо при $P < 0.05$, ** $P < 0.005$).

генетическом анализаторе НАНОФОР 05 (ИАП РАН, Россия) с применением размерного стандарта S550 (меченый DY-631) (ООО “ГОРДИЗ”, Россия). Генотипирование осуществлялось в программе GeneMapper™ v. 4.0 (Applied Biosystems, США). Переведенные в данной программе в числовую форму результаты в виде длин аллелей в п. н. были подвергнуты обработке в макросе для Microsoft Excel GenAIEx 6.502 (Peakall, Smouse, 2012) для получения основных генетических параметров и экспорта данных в другие программы. Коэффициенты инбридинга и общая генетическая дифференциация были подсчитаны в ARLEQUIN 3.5 (Excoffier, Lischer, 2010). Тесты Харди-Вайнберга на дефицит и избыток гетерозигот и на

отклонение от соотношения Харди-Вайнберга были произведены в Genepop 4.7.5. (Rousset, 2008) с помощью точного теста Фишера, используя цепи Маркова (Guo, Thompson, 1992) Частоты нуль-аллелей были оценены в программе FreeNA (Chapuis, Estoup, 2007).

Всего было проанализировано 150 индивидов сосны обыкновенной из 7 популяций Сибири, Урала и Европы (табл. 2).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Диапазон длин выявленных аллелей у локусов в основном соответствовал ранее полученным данным (Soranzo et al., 1998; Auckland et al., 2002;

Таблица 3. Общая характеристика изменчивости 14 ядерных микросателлитных локусов

Локус	N	N_a	N_e	H_o	H_e	F_{st}	F_{is}	N_0	HW_d
lw_isotig04306	150	4.43	3.01	0.702	0.676	0.023	-0.018	0.002	нз
SsrPt_ctg4363	150	6.00	3.02	0.590	0.686	0.030	0.089	0.040	нз
lw_isotig00542	147	2.29	1.65	0.330	0.403	0.005	0.260*	0.071	*
lw_isotig10603	150	4.29	2.46	0.627	0.603	0.026	-0.032	0.005	нз
lw_isotig27940	150	13.57	8.56	0.896	0.901	0.040	0.006	0.015	нз
psyl2	148	4.43	1.85	0.518	0.470	0.017	-0.041	0.004	нз
PtTx3025	149	5.86	2.90	0.573	0.656	0.042	0.128*	0.063	**
SPAC12.5	149	13.57	9.02	0.803	0.906	0.051	0.149*	0.049	**
lw06440b	147	4.29	2.69	0.585	0.643	0.017	0.114*	0.042	*
lw_isotig03088	150	2.00	1.93	0.618	0.494	0.030	-0.211	0.010	нз
lw_isotig04195	150	3.71	1.97	0.476	0.484	0.048	0.006	0.029	нз
psyl16	149	7.14	3.84	0.649	0.746	0.067	0.143*	0.056	**
psyl42	149	3.86	2.64	0.604	0.628	0.080	0.018	0.004	нз
PtTx4011	149	5.43	3.03	0.614	0.678	0.059	0.154*	0.048	**

Примечание. N – суммарное число проанализированных деревьев по данному локусу, N_a – среднее число аллелей, N_e – эффективное среднее число аллелей, H_o – наблюдаемая гетерозиготность, H_e – ожидаемая несмещенная гетерозиготность, F_{st} – индекс генетической дифференциации, F_{is} – общий коэффициент инбридинга (*значимо при P (произвольное F_{is}) \geq наблюдаемое F_{is}) < 0.05), N_0 – средняя частота нуль-аллелей, HW_d – тест Харди-Вайнберга на дефицит гетерозигот (нз – не значимо; * значимо при $P < 0.05$; ** $P < 0.005$).

Chagne et al., 2004; Sebastiani et al., 2012; Fang et al., 2014). Количество выявленных аллелей в локусах варьировало от 2 до 27 (табл. 1), что соответствует либо превышает ранее установленные для них значения (Soranzo et al., 1998; Sebastiani et al., 2012; Fang et al., 2014; Wojkiewicz et al., 2016; Шуваев и др., 2020).

Среднее число аллелей в популяциях составило 5.78. Среднее эффективное число аллелей составило 3.47. Ожидаемая несмещенная гетерозиготность (H_e) в популяциях варьировала от 0.577 до 0.673 со средним значением 0.641 (табл. 2), что близко к значениям, ранее выявленным у сосны обыкновенной по ядерным микросателлитам (Belletti et al., 2012; Bernhardsson et al., 2016; Wojkiewicz et al., 2016; Toth et al., 2019; Шуваев и др., 2020).

Среднее по популяциям число аллелей составило от 2.00 для локуса lw_isotig03088 до 13.57 для локусов lw_isotig27940 и SPAC12.5 (табл. 3). Ожидаемая гетерозиготность для отдельных локусов по всем популяциям была средней или высокой и составляла от 0.403 для локуса lw_isotig00542 до 0.906 для локуса SPAC12.5 (табл. 3). Наблюдаемый дефицит гетерозигот по шести локусам в целом для популяций (табл. 3), как и в большинстве популяций по совокупности локусов (табл. 2), обусловлен микродемовой структурой этих популяций, что также подтверждается высокими коэффициентами инбридинга в ряде популяций (табл. 2). В предыдущих исследованиях высокие коэффициенты инбридинга также наблюдались

как в большинстве популяций сосны обыкновенной, так и в целом у вида (Belletti et al., 2012; Bernhardsson et al., 2016; Wojkiewicz et al., 2016). При этом, по нашим данным, значимые коэффициенты инбридинга присутствуют только у локусов со значимым дефицитом гетерозигот (табл. 3). Следует отметить, что ни в одной популяции и в целом по всем популяциям не выявлено статистически значимого избытка гетерозигот. Из локусов значимый избыток гетерозигот по результатам теста Харди-Вайнберга в целом выявлен только в локусе lw_isotig03088 ($P = 0.008$).

Генетическая дифференциация (F_{st}) по разным локусам сильно варьировала и составляла от 0.005 для lw_isotig00542 до 0.080 для psyl42 (табл. 3). В целом выявлена невысокая, но значимая генетическая дифференциация ($F_{st} = 0.018$, $P = 0.015$), что согласуется с данными предыдущих исследований (Belletti et al., 2012; Bernhardsson et al., 2016; Wojkiewicz et al., 2016; Toth et al., 2019; Шуваев и др., 2020). Это говорит о высокой степени панмиксии популяций сосны обыкновенной в основной части ареала. Слабая генетическая дифференциация популяции, выявленная на основе данного набора локусов, а также близкие значения гетерозиготности в выборках позволяют использовать наши мультиплексы для целей идентификации генотипов сосны (в пределах популяции) в основной части ареала от Восточной Европы до Восточной Сибири.

Почти по всем локусам в большинстве популяций не выявлено отклонения частот генотипов от

Таблица 4. Генетические параметры 14 ядерных микросателлитных локусов в 7 популяциях сосны обыкновенной

Локусы	Популяции, №						
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.
	<i>N₀; F; HW</i>						
lw_isotig04306	—; -0.071	0.001; 0.012	—; -0.183	0.011; 0.072	<0.001; -0.051	—; -0.049	<0.001; -0.024
SsrPt_ctg4363	0.143; 0.398	0.021; 0.033	0.061; 0.309	<0.001; 0.136	—; -0.076	0.059; 0.155	—; -0.007
lw_isotig00542	0.070; 0.268	0.251; 0.837; **	0.103; 0.391	—; -0.314	—; -0.171	0.074; 0.358	<0.001; -0.040
lw_isotig10603	—; -0.176	0.031; 0.032	<0.001; 0.067	—; -0.324; *	0.007; 0.085	<0.001; 0.061	<0.001; 0.002
lw_isotig27940	0.061; 0.091	0.015; 0.020	<0.001; -0.032	0.033; 0.054	—; -0.018	—; -0.078	—; 0.006
psyl2	—; -0.148	0.031; 0.177	—; -0.143	<0.001; -0.116	—; -0.025	—; -0.209	<0.001; -0.076
PfTx3025	0.189; 0.500; *	<0.001; 0.038	0.030; -0.120; *	0.065; 0.152	0.092; 0.210; *	0.063; 0.110; *	<0.001; 0.015
SPAC12.5	—; -0.020	0.127; 0.273; **	<0.001; 0.075	0.062; 0.151	0.009; 0.049	0.104; 0.288; *	<0.001; 0.017
lw06440b	0.134; 0.338	0.028; 0.083	<0.001; 0.079	—; -0.010	<0.001; 0.160	0.052; 0.094	0.070; 0.185
lw_isotig03088	—; -0.273	—; -0.177	—; -0.750	—; -0.224	—; -0.546; *	0.071; 0.243	<0.001; -0.064
lw_isotig04195	0.118; 0.333	—; -0.033	—; -0.191	0.029; 0.030	—; -0.107	0.055; 0.120	—; -0.053
psyl16	0.004; 0.006	0.079; 0.191	0.072; 0.239	—; -0.026	0.096; 0.198	0.061; 0.141	0.078; 0.188
psyl42	—; 0.020	—; -0.143	0.026; 0.222	<0.001; 0.103	<0.001; 0.000	<0.001; 0.075	0.005; 0.097
PfTx4011	—; 0.000	0.099; 0.232	—; -0.063	0.038; 0.158	0.083; 0.218	—; -0.024	0.117; 0.325; *

Примечание. *N₀* – частота нуль-аллелей, *HW* – отклонение от соотношения Харди-Вайнберга (указано только при значимости отклонения: **P* < 0.05; ***P* < 0.005), *F* – коэффициент инбридинга.

соотношения Харди-Вайнберга. Только по локусу PfTx3025 отклонение наблюдалось в четырех популяциях из семи (табл. 4). В целом для популяций у всех локусов нуль-аллели встречались с низкой частотой (табл. 3). Значительные их частоты (>10%) обнаружены у половины локусов лишь в одной-двух популяциях (табл. 4). В предыдущих исследованиях по данным локусам также выявлены сходные частоты нуль-аллелей (Sebastiani et al., 2012; Bernhardsson et al., 2016; Wojkiewicz et al., 2016; Шуваев и др., 2020).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предлагаемые нами два мультиплекса из 14 ядерных микросателлитных локусов подтвердили свою пригодность для исследования генетической изменчивости и дифференциации популяций сосны обыкновенной на всем ареале. Анализ протестированных фрагментов не выявил существенных ошибок генотипирования и выпадения аллелей при совместной амплификации в мультиплексах, подтвердил их высокую изменчивость и наличие слабой дифференциации между популяциями сосны обыкновенной по данным генетическим маркерам. Количество пригодных для анализа локусов в наших мультиплексах превышает таковое в ранее разработанных мультиплексах для сосны обыкновенной (Ganev et al., 2015; Wojkiewicz et al., 2016) и позволяет проводить детальные исследования, такие как историческая демография и филогеография, а также может слу-

жить целям лесосеменного контроля, контроля посадочного материала и легальности происхождения древесины. Анализ nSSR-локусов в виде мультиплексов позволяет существенно сократить стоимость и время проведения исследования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражается благодарность директору ботанического сада УрО РАН, зав. лабораторией ПБДРиДЛ д. б. н. И.В. Петровой и зав. лабораторией молекулярной экологии растений ИЭРиЖ УрО РАН д. б. н. В.Л. Семерикову за помощь в лабораторной работе, а также анонимному рецензенту за исправления и конструктивные замечания, позволившие существенно улучшить данную статью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Калько Г.В., Котова Т.М. Микросателлитные маркеры для оценки генетического разнообразия сосны обыкновенной // Труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства. 2018. № 3–4. С. 17–30.

Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. М.: Наука, 1964. 190 с.

Санников С.Н., Санникова Н.С., Петрова И.В. Очерки по теории лесной популяционной биологии. Екатеринбург: РИО УрО РАН, 2012. 271 с.

Шуваев Д., Ибе А., Шерба Ю., Сухих Т., Шилкина Е., Усова Е., Лисотова Е., Репях М., Ступакова О. Разработка панели ядерных микросателлитных локусов для оценки легальности происхождения древесины сосны

- обыкновенной в Красноярском крае // Хвойные бореальной зоны. 2020. Т. 38. № 5–6. С. 297–304.
- Auckland L., Bui T., Zhou Y., Shepherd M., Williams C. Conifer microsatellite handbook. Raleigh: Corporate Press, 2002. 61 p.
- Belletti P., Ferrazzini D., Piotti A., Monteleone I., Ducci F. Genetic variation and divergence in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) within its natural range in Italy // European J. Forest Research. 2012. V. 131. № 4. P. 1127–1138.
- Bernhardsson C., Floran V., Ganea S., Garcia-Gil M. Present genetic structure is congruent with the common origin of distant Scots pine populations in its Romanian distribution // Forest Ecology and Management. 2016. V. 361. P. 131–143.
- Chagné D., Chaumeil P., Ramboer A., Collada C., Guevara A., Cervera M., Vendramin G., Garcia V., Frigerio J.-M., Echt C. Cross-species transferability and mapping of genomic and cDNA SSRs in pines // Theoretical and Applied Genetics. 2004. V. 109. № 6. P. 1204–1214.
- Chapuis M.P., Estoup A. Microsatellite null alleles and estimation of population differentiation // Molecular Biology and Evolution. 2007. V. 24. № 3. P. 621–631.
- Excoffier L., Lischer H.E.L. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Molecular Ecology Resources. 2010. V. 10. № 3. P. 564–567.
- Fang P., Niu S., Yuan H., Li Z., Zhang Y., Yuan L., Li W. Development and characterization of 25 EST-SSR markers in *Pinus sylvestris* var. *mongolica* (*Pinaceae*) // Applications in Plant Sciences. 2014. V. 2. № 1. P. 1300057.
- Ganea S., Ranade S.S., Hall D., Abrahamsson S., García-Gil M.R. Development and transferability of two multiplexes nSSR in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // J. Forestry Research. 2015. V. 26. № 2. P. 361–368.
- Guo S.W., Thompson E.A. Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportion for multiple alleles // Biometrics. 1992. V. 48. P. 361–372.
- Holleley C.E., Geerts P.G. Multiplex Manager 1.0: a cross-platform computer program that plans and optimizes multiplex PCR // BioTechniques. 2009. V. 46. № 7. P. 511–517.
- Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update // Bioinformatics (Oxford, England). 2012. V. 28. № 19. P. 2537–2539.
- Robledo-Arnuncio J.J., Collada C., Alia R., Gil L. Genetic structure of montane isolates of *Pinus sylvestris* in a Mediterranean refugial area // J. Biogeography. 2005. V. 32. № 4. P. 595–605.
- Rousset F. Genepop'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux // Molecular Ecology Resources. 2008. V. 8. № 1. P. 103–106.
- Sebastiani F., Pinzauti F., Kujala S.T., González-Martínez S.C., Vendramin G.G. Novel polymorphic nuclear microsatellite markers for *Pinus sylvestris* L. // Conservation Genetics Resources. 2012. V. 4. № 2. P. 231–234.
- Soranzo N., Provan J., Powell W. Characterization of microsatellite loci in *Pinus sylvestris* L. // Molecular Ecology. 1998. V. 7. № 9. P. 1260–1261.
- Tóth E.G., Bede-Fazekas Á., Vendramin G.G., Bagnoli F., Höhn M. Mid-Pleistocene and Holocene demographic fluctuation of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the Carpathian Mountains and the Pannonian Basin: Signs of historical expansions and contractions // Quaternary International. 2019. V. 504. P. 202–213.
- Untergasser A., Cutcutache I., Koressaar T., Ye J., Faircloth B.C., Remm M., Rozen S.G. Primer3 – new capabilities and interfaces // Nucleic Acids Research. 2012. V. 40. № 15. P. e115.
- Wójkiewicz B., Litkowiec M., Wachowiak W. Contrasting patterns of genetic variation in core and peripheral populations of highly outcrossing and wind pollinated forest tree species // AoB Plants. 2016. V. 8.

Development and Application of Two Multiplexes of Nuclear Microsatellite Loci for the Analysis of Genetic Variability of Scots Pine Populations in Different Parts of the Range

N. V. Semerikov*

Botanical Garden, Ural Branch of the RAS, 8-Marta st., 202a, Yekaterinburg, 620144 Russia

*E-mail: semerikov2014@mail.ru

Multiplexing of microsatellite loci (SSR) can significantly reduce the cost and duration of the analysis. Based on the published microsatellites of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), we developed and tested two multiplexes of 14 loci on seven populations from different parts of the range. Genetic variability was revealed in all populations. The average number of alleles was 5.78, the average expected heterozygosity was 0.641. Significant interpopulation differentiation at the level of 1.8% was revealed. In all loci, the mean frequencies of null alleles did not exceed 7.1%. The results of the genetic analysis of populations confirm the suitability of the resulting multiplexes for population genetic studies of Scots pine.

Keywords: nuclear microsatellites, multiplexes, scots pine, genetic variability.

Acknowledgements: The study has been carried out within the framework of the state contract with the Botanical Garden of the Ural Branch of the RAS.

REFERENCES

- Auckland L., Bui T., Zhou Y., Shepherd M., Williams C., Conifer microsatellite handbook, Raleigh: Corporate Press, 2002, 61 p.
- Belletti P., Ferrazzini D., Piotti A., Monteleone I., Ducci F., Genetic variation and divergence in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) within its natural range in Italy, *European J. Forest Research*, 2012, Vol. 131, No. 4, pp. 1127–1138.
- Bernhardsson C., Floran V., Ganea S., Garcia-Gil M., Present genetic structure is congruent with the common origin of distant Scots pine populations in its Romanian distribution, *Forest Ecology and Management*, 2016, Vol. 361, pp. 131–143.
- Chagné D., Chaumeil P., Ramboer A., Collada C., Guevara A., Cervera M., Vendramin G., Garcia V., Frigerio J.-M., Echt C., Cross-species transferability and mapping of genomic and cDNA SSRs in pines, *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, Vol. 109, No. 6, pp. 1204–1214.
- Chapuis M.P., Estoup A., Microsatellite null alleles and estimation of population differentiation, *Molecular Biology and Evolution*, 2007, Vol. 24, No. 3, pp. 621–631.
- Excoffier L., Lischer H.E.L., Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows, *Molecular Ecology Resources*, 2010, Vol. 10, No. 3, pp. 564–567.
- Fang P., Niu S., Yuan H., Li Z., Zhang Y., Yuan L., Li W., Development and characterization of 25 EST-SSR markers in *Pinus sylvestris* var. *mongolica* (Pinaceae), *Applications in Plant Sciences*, 2014, Vol. 2, No. 1, p. 1300057.
- Ganea S., Ranade S.S., Hall D., Abrahamsson S., García-Gil M.R.I., Development and transferability of two multiplexes nSSR in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), *J. Forestry Research*, 2015, Vol. 26, No. 2, pp. 361–368.
- Guo S.W., Thompson E.A., Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportion for multiple alleles, *Biometrics*, 1992, Vol. 48, pp. 361–372.
- Holleley C.E., Geerts P.G., Multiplex Manager 1.0: a cross-platform computer program that plans and optimizes multiplex PCR, *BioTechniques*, 2009, Vol. 46, No. 7, pp. 511–517.
- Kal'ko G.V., Kotova T.M., Mikrosatellitnye markery dlya otsenki geneticheskogo raznoobraziya sosny obyknovЕННОЙ (The microsatellite markers for estimation of genetic diversity of Scots pine), *Trudy Sankt-Peterburgskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo khozyaistva.*, 2018, No. 3–4, pp. 17–30.
- Peakall R., Smouse P.E., GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update, *Bioinformatics* (Oxford, England), 2012, Vol. 28, No. 19, pp. 2537–2539.
- Pravdin L.F., *Sosna obyknovENNAYA* (Scots pine), Moscow: Nauka, 1964, 191 p.
- Robledo-Arnuncio J.J., Collada C., Alia R., Gil L., Genetic structure of montane isolates of *Pinus sylvestris* in a Mediterranean refugial area, *J. Biogeography*, 2005, Vol. 32, No. 4, pp. 595–605.
- Rousset F., Genepop'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux, *Molecular Ecology Resources*, 2008, Vol. 8, No. 1, pp. 103–106.
- Sannikov S.N., Sannikova N.S., Petrova I.V., *Ocherki po teorii lesnoi populyatsionnoi biologii* (Outlines of theory of forest populational biology), Yekaterinburg: Izd-vo BS UrO RAN, 2012, 272 p.
- Sebastiani F., Pinzauti F., Kujala S. T., González-Martínez S.C., Vendramin G.G., Novel polymorphic nuclear microsatellite markers for *Pinus sylvestris* L., *Conservation Genetics Resources*, 2012, Vol. 4, No. 2, pp. 231–234.
- Shuvaev D.N., Ibe A.A., Shcherba Y.E., T.V. S., Shilkina E.A., Usova E.A., Lisotova E.V., Repyakh M.V., Stupakova O.M., Razrabotka paneli yadernykh mikrosatellitnykh lokusov dlya otsenki legal'nosti proiskhozhdeniya drevesiny sosny obyknovЕННОЙ v Krasnoyarskom krae (A panel of nuclear microsatellite markers for the identification of Scots pine illegal logs on the Krasnoyarsk territory), *Khvoynye boreal'noi zony*, 2020, Vol. 38, No. 5–6, pp. 298–305.
- Soranzo N., Provan J., Powell W., Characterization of microsatellite loci in *Pinus sylvestris* L., *Molecular Ecology*, 1998, Vol. 7, No. 9, pp. 1260–1261.
- Tóth E.G., Bede-Fazekas Á., Vendramin G.G., Bagnoli F., Höhn M., Mid-Pleistocene and Holocene demographic fluctuation of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the Carpathian Mountains and the Pannonian Basin: Signs of historical expansions and contractions, *Quaternary International*, 2019, Vol. 504, pp. 202–213.
- Untergasser A., Cutcutache I., Koressaar T., Ye J., Faircloth B.C., Remm M., Rozen S.G., Primer3 – new capabilities and interfaces, *Nucleic Acids Research*, 2012, Vol. 40, No. 15. P. e115.
- Wójcikiewicz B., Litkowiec M., Wachowiak W., Contrasting patterns of genetic variation in core and peripheral populations of highly outcrossing and wind pollinated forest tree species, *AoB Plants*, 2016, Vol. 8.

УДК 630*232.325

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СТИМУЛЯТОРОВ ДЛЯ ПРЕДПОСЕВНОЙ ОБРАБОТКИ СЕМЯН СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ¹

© 2023 г. С. А. Кабанова^а, * А. Н. Кабанов^а, И. С. Кочегаров^а, М. А. Данченко^б, В. А. Борцов^а, П. Ф. Шахматов^а

^аКазахский научно-исследовательский институт лесного хозяйства и агролесомелиорации им. А.Н. Букейхана, ул. Кирова, д. 58, Щучинск, Акмолинская область, 021704 Республика Казахстан

^бБиологический институт Томского государственного университета, просп. Ленина, д. 36, Томск, 634050 Россия

*E-mail: kabanova.05@mail.ru

Поступила в редакцию 18.02.2022 г.

После доработки 15.04.2022 г.

Принята к публикации 18.10.2022 г.

Для выращивания посадочного материала лесобразующих пород актуальным мероприятием является предпосевная обработка семян стимуляторами, положительно влияющая на всхожесть семян и рост сеянцев, причем для каждого региона страны ассортимент ростовых веществ различен. Цель исследований – выявление оптимального стимулятора и времени замачивания при предпосевной обработке семян сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Объектами исследований являлись одно- и двухлетние сеянцы в лесном питомнике Шалдайского филиала Государственного лесного природного парка “Ертіс орманы” в Павлодарской области. Испытывались три стимулятора (Байкал, Циркон, Гумат + 7 микроэлементов) и фунгицид Трихоцин. Изучалась грунтовая всхожесть семян, число растений на единице площади и высота сеянцев. В опыте с совместным применением стимуляторов и фунгицида Трихоцин средняя высота однолетних сеянцев была ниже, чем у контрольных сеянцев. Но в двухлетнем возрасте средняя высота сеянцев в двух опытах превышала высоту контрольных сеянцев на 20.8 и 1.4%. Доказано пролонгированное действие предпосевной обработки семян стимуляторами и Трихоцином на усиление роста и числа сохранившихся сеянцев на единице площади в двухлетнем возрасте сеянцев. Результаты кластерного и рангового анализов доказали, что для предпосевной обработки семян сосны обыкновенной в условиях ленточных боров Прииртышья оптимальным способом является замачивание семян в средстве Гумат + 7 микроэлементов в течение 12 часов и совместно с Трихоцином (12 + 2 ч) в концентрации 1.5 г стимулятора и 0.6 г фунгицида на 1 литр воды.

Ключевые слова: стимулятор, фунгицид, сеянец, посадочный материал, сосна обыкновенная.

DOI: 10.31857/S0024114823040022, EDN: XOMBQJ

На всхожесть семян хвойных пород большое влияние оказывают погодные условия во время развития и созревания семян. Неблагоприятные факторы снижают число жизнеспособных зародышей, следовательно, при посеве семян в питомнике увеличивается их норма высева. Для увеличения всхожести применяются различные общеизвестные стимуляторы, нетрадиционные вещества и способы. Предпосевная обработка семян сосны обыкновенной и лиственницы сибирской (*Larix sibirica*) CuSO₄ и триходермином привела к увеличению всех биометрических параметров сеянцев к концу вегетации (Мамаев, Ятманова, 2002). Использование Циркона позволяет получить посадочный материал сосны обыкновенной со сба-

лансированной надземной и подземной частью (Скозарева, Чернодубов, 2019). Для сосны густоцветковой (*Pinus densiflora*) предлагается применять Рибав-экстра и НВ-101, которые оказали наибольшее влияние на энергию прорастания и всхожесть семян (Усов, Ефремов, 2020). Использование в качестве стимуляторов препаратов Экогель и ОберегЪ позволило значительно повысить грунтовую всхожесть семян сосны обыкновенной и сохранность сеянцев на 30% по сравнению с контролем (Кириенко, Гончарова, 2016). Наибольшие значения длины надземной части и центрального корня, а также диаметр корневой шейки зафиксирован у сеянцев, обработанных триходермином, наименьшие – в контроле. Особо подчеркивается, что обработка биологическим препаратом намного эффективнее обработки химическими веществами (Гродницкая, 2008). Применение агростимулина

¹ Данное исследование финансируется Министерством экологии, геологии и природных ресурсов Республики Казахстан (№ BR10263776).

при предпосевном 18-часовом замачивании семян лиственницы европейской (*Larix decidua*) приводит к увеличению линейных показателей и выхода стандартного посадочного материала (Борисова, 2003). Предлагается комплексное биоудобрение на основе пивных дрожжей, гиббереллинов и гуматов, которое активизирует процесс пробуждения семян в стадии покоя (Fedotov et al., 2017).

Проблемой увеличения грунтовой всхожести и устойчивости сеянцев хвойных и лиственных пород занимаются не только в ближнем, но и в дальнем зарубежье. Изучалось влияние ростовых веществ и изменение температуры воздуха на скорость прорастания семян сосны Роксбурга (*Pinus roxburghii*) (Ghildiyal et al., 2009), определено, что для семян дуба сизого (*Quercus glauca*) и дуба Бандж (*Q. leucotrichophora*) наиболее эффективной предпосевной обработкой является скарификация с применением 1.0% KNO_3 (Purohit et al., 2009). Также очень важным моментом является повышение плодородия почвы как в лесном хозяйстве, так и в садоводстве и органическом земледелии (Brown, Driessche, 2005; Canellas et al., 2015; De Pascale et al., 2018). Внесение азотных удобрений повышало морозоустойчивость сеянцев ели красной (*Picea rubens*) (DeHayes et al., 2011), а также оказывало влияние на увеличение массы корней различных видов сосен (Тоса et al., 2019). Для сосны обыкновенной было полезным внесение микоризы (Höflich et al., 2001), а снижение дозы комплексных удобрений негативно сказывалось на росте березы горной (*Betula × montana*) (Weih, 2000).

Научные разработки последних лет в этом направлении показали, что при выращивании высококачественного посадочного материала можно успешно использовать стимуляторы роста на различных стадиях развития растений, т.е. как при предпосевной обработке семян, так и внекорневой обработке сеянцев особую роль играет внесение удобрений в почву (Куприянов, Веретенников, 1995; Кабанова и др., 2019; Кабанова и др., 2020).

Цель исследований — выявление оптимального стимулятора и времени замачивания при предпосевной обработке семян сосны обыкновенной для увеличения числа всходов и ускорения роста сеянцев.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводились в лесном питомнике Шалдайского филиала Государственного лесного природного резервата (ГЛПР) “Ертіс орманы” в Павлодарской области в подзоне сухой степи. Почвы на лесном питомнике дерново-боровые, незасоленные, слабокислые, легкого механического состава, материнская порода — древнеаллювиальные пески. Рельеф — равнинный. Климат района исследований — резко-континентальный,

с коротким жарким и сухим летним периодом и продолжительной зимой, температура на поверхности почвы летом достигает в среднем $52^{\circ}C$, что негативно отражается на росте молодых растений сосны обыкновенной. В год посева семян в питомнике средняя температура вегетационного периода составила $+14.1^{\circ}C$, зимой — $-8.6^{\circ}C$, средняя сумма осадков была соответственно 30.6 и 21.0 мм, максимальная суточная норма выпавших осадков наблюдалась в июле (26 мм). В 2020 году средняя температура вегетационного периода была $+18.6^{\circ}C$, зимнего периода — $-10.2^{\circ}C$ со средним количеством осадков вегетационного периода 26.2 мм, максимальная суточная норма выпавших осадков — 19 мм в августе.

Какие семена брали для экспериментов? Изучен рост одних и тех же сеянцев сосны обыкновенной в однолетнем возрасте (посев 2019 г.) и по достижении ими двухлетнего возраста в 2020 г. Посевы проводились семенами, собранными в 2018 г. в нормальных насаждениях сосны обыкновенной. В 2019 г. предварительно анализировалось качество семян (всхожесть, энергия прорастания, масса 1000 семян, чистота) (ГОСТ 13056.2-89, ГОСТ 13056.4-67, ГОСТ 13056.6-75).

Для проведения научных опытов были выбраны стимуляторы Байкал, Циркон и Гумат + 7 микроэлементов. Выбор стимуляторов не случаен, т.к. кроме вышеназванных в предыдущие годы исследований были испытаны Экстрасол, ГНБ и Гуматофосфат (Кабанова и др., 2017; Кабанова и др., 2019). В результате были отобраны наиболее перспективные указанные стимуляторы для дальнейших опытов и проверки полученных результатов. Ранее после обработки ростовыми веществами на семенах идентифицировали доминирующий состав микромицетов (*Cladosporium* sp., *Conocybe* sp., *Alternaria* sp., *Paraphoma radicina*, *Phialocephala* sp., *Cadophora* sp.), поэтому в качестве второго опыта было решено дополнительно проводить обработку семян фунгицидом Трихоцин для исключения заражения семян грибными заболеваниями. Проведение молекулярно-фитопатологического анализа сеянцев сосны обыкновенной на основе использования технологии ДНК-маркирования было выполнено Институтом леса НАН Беларуси (г. Гомель).

Исследования проводились по двум опытам, состоящим из 4 вариантов. В опыте № 1 семена замачивались в стимуляторах Байкал (1.5 ч), Циркон (3 и 6 ч) и Гумат + 7 микроэлементов (12 ч). В опыте № 2 проводилась аналогичная предпосевная обработка, после чего семена замачивались в фунгициде Трихоцин еще на 2 ч. В качестве контрольных образцов использовались семена, замоченные в воде.

Посев семян производился по 6-рядной схеме 20-20-20-20-20-20-80, ширина строчки — 2 см, ширина ленты — 120 см. Протяженность каждого

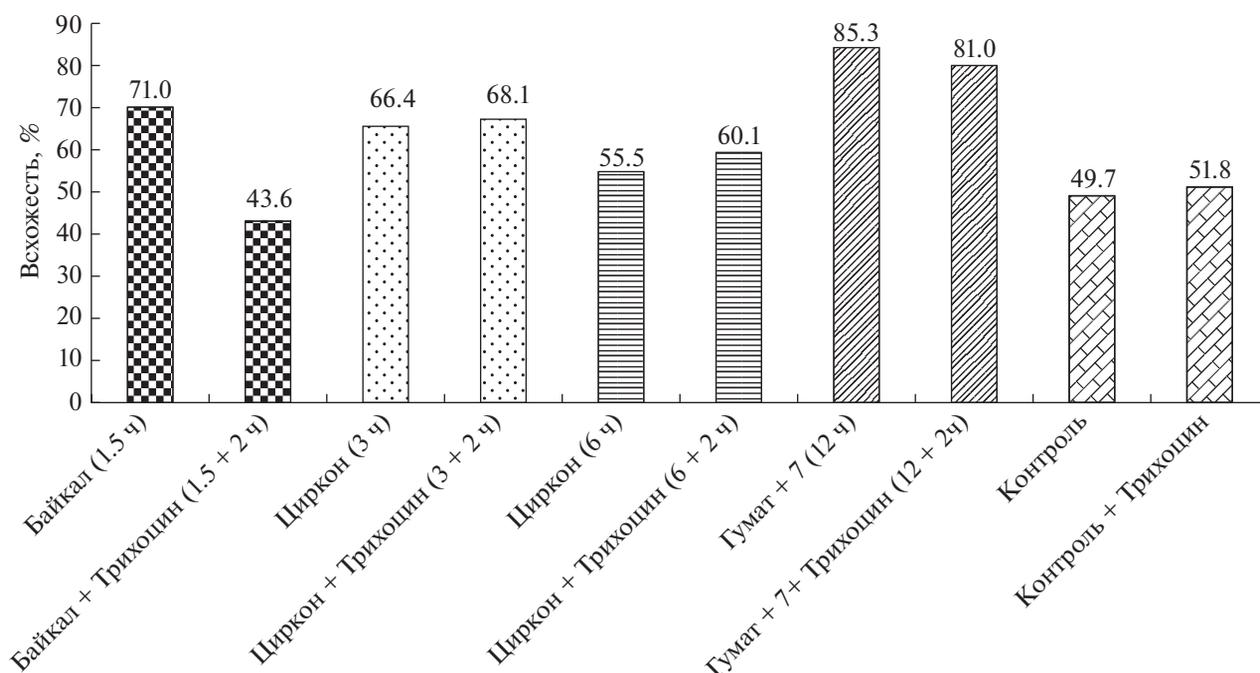


Рис. 1. Грунтовая всхожесть семян сосны обыкновенной, %.

варианта составляла 2 пог. м посевной ленты с нормой высева 2 г на 1 пог. м строчки. Варианты повторялись трехкратно. Посев семян производился вручную по строчкам, проведенным лесопосевной машиной. Семена присыпались почвой, мульчировались опилками и прикатывались. Грунтовая всхожесть определялась на средней строчке каждого варианта, после массовых всходов подсчитывались все растения на 1 пог. м. В конце вегетационного периода были проведены замеры высоты не менее 200 сеянцев на каждом варианте опыта на 1 пог. м средней строчки. Для проведения наблюдений использовались методики по изучению посадочного материала в питомниках (Смирнов, 2000; Данченко и др., 2010; Данченко и др., 2019). Полученный материал обрабатывался методами математической статистики с использованием программы Статистика-10 (малая выборка, кластерный и дисперсионный анализы).

Посадочный материал сосны обыкновенной, выращенный в питомнике, использован для воспроизводства лесов на гарях в пределах ГЛПР, часть сеянцев высажена в зеленой зоне г. Нур-Султана, столице Республики Казахстан.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проведено изучение основных показателей качества контрольных образцов семян сосны обыкновенной с целью определения их изменений в различные годы. Выявлено, что за последние годы (2018–2020 гг.) масса 1000 семян на 4.1–17.4%, всхожесть на 13.7–21.1% были больше по

сравнению с предыдущими годами (2016–2017 гг.). Средняя всхожесть семян по годам наблюдений составила 68.3%, средняя энергия прорастания – 68.8%, что говорит о невысоком качестве семян. В год посева семян все качественные показатели были наибольшими.

Предпосевное замачивание семян в стимуляторах положительно сказалось на грунтовой всхожести семян. Наибольшими показателями всхожести отличались опыты с применением Гумата + 7 микроэлементов (опыт № 1) и совместно с Трихоцином (опыт № 2) – 85.3 и 81.0% соответственно. Всхожесть на контрольных участках отставала от опытных вариантов в опыте № 1 на 11.7–71.6%, в опыте № 2 – на 16.0–56.4%, кроме опытов с применением Байкала + Трихоцина (рис. 1).

Высота однолетних сеянцев сосны обыкновенной в опыте № 1 колебалась в пределах от 4.02 до 4.68 см, лидером являлся вариант с использованием Гумата + 7 микроэлементов (табл. 2). В опыте № 2 высота сеянцев изменялась от 3.80

Таблица 1. Показатели качества семян сосны обыкновенной

Показатели качества семян	Год наблюдений				
	2016	2017	2018	2019	2020
Масса 1000 шт, г	9.7	8.6	10.1	10.7	10.1
Чистота, %	98.7	98.6	98.0	98.8	98.0
Всхожесть, %	61.1	62.3	72.2	77.4	Не опр.
Энергия прорастания, %	66.5	64.9	70.4	73.2	

Таблица 2. Высота и число сеянцев сосны обыкновенной

Стимулятор	Время выдержки, час	Доза, стимулятор/ вода	Высота однолетних сеянцев			Высота двухлетних сеянцев			Число сеянцев, шт на 1 пог. м	
			среднее, см	вариация, %	ср. откл.	среднее, см	вариация, %	ср. откл.	однолетних	двухлетних
Опыт № 1										
Байкал	1.5	2 мл/2 л	4.0 ± 0.1	23.2	0.9	11.0 ± 0.3	25.7	2.8	138	82
Циркон	3	0.5 мл/2 л	4.1 ± 0.2	28.5	1.2	11.0 ± 0.2	19.7	2.2	125	59
Циркон	6	0.5 мл/2 л	4.2 ± 0.2	36.4	1.5	11.4 ± 0.3	22.5	2.6	145	64
Гумат + 7 микроэлементов	12	1.5 г/1 л	4.7 ± 0.2	28.6	1.3	11.5 ± 0.3	30.7	3.4	121	95
Контроль	-		4.1 ± 0.1	23.2	1.0	9.3 ± 0.2	25.9	2.4	107	87
Опыт № 2										
Байкал + Трихоцин	1.5 + 2	2 мл/2 л + 0.6 г/1 л	4.3 ± 0.2	22.4	0.9	9.6 ± 0.4	26.6	2.5	121	67
Циркон + Трихоцин	3 + 2	0.5 мл/2 л + 0.6 г/1 л	3.8 ± 0.1	21.3	0.8	11.1 ± 0.3	19.6	2.2	120	81
Циркон + Трихоцин	6 + 2	0.5 мл/2 л + 0.6 г/1 л	3.8 ± 0.1	20.5	0.8	11.2 ± 0.4	24.0	2.8	139	55
Гумат + 7 микроэлементов + Трихоцин	12 + 2	1.5 г/1 л + 0.6 г/1 л	4.4 ± 0.1	19.4	0.8	11.5 ± 0.3	19.7	2.2	149	90
Контроль + Трихоцин	2	0.6 г/1 л + 0.6 г/1 л	4.3 ± 0.1	22.8	1.0	10.7 ± 0.4	22.9	2.9	95	43

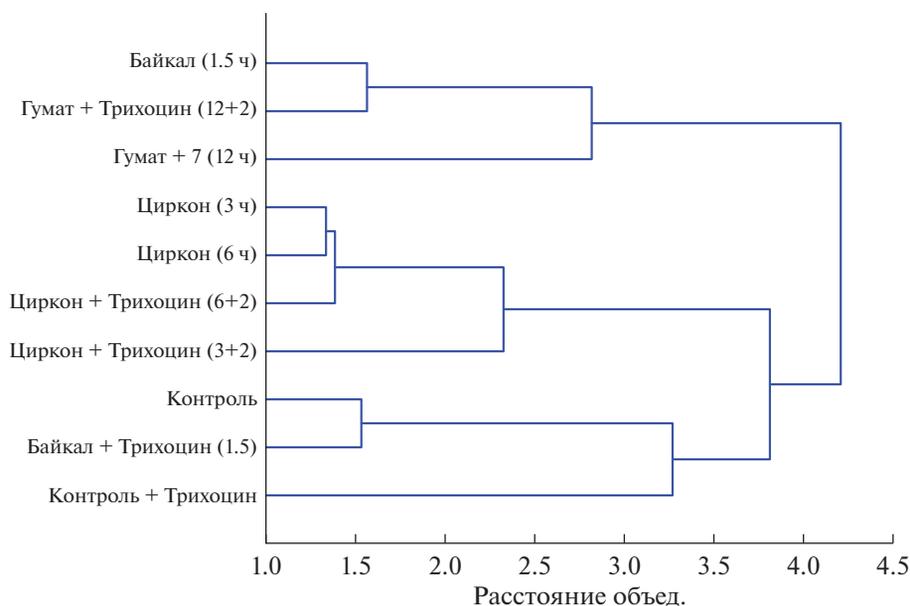


Рис. 2. Диаграмма разбивки на кластеры количественных показателей семян сосны обыкновенной.

до 4.37 см, наибольшей высотой отличался вариант с совместным применением Гумата + 7 микроэлементов и Трихоцина. У двухлетних сеянцев наблюдались аналогичные результаты. Контрольные сеянцы отставали в росте от опытных практически во всех вариантах опыта № 1. В опыте № 2 высота однолетних сеянцев в варианте с применением Циркона отставала от контрольных сеянцев, в двухлетнем возрасте — превышала на 3.6–4.5%.

Число сеянцев на 1 пог. м на второй год жизни снизилось в опыте № 1 на 30.7–43.9%, в опыте № 2 — на 28.4–40.3%. Среднее число двухлетних сеянцев на единице площади составило в опыте № 1 — 85.1 шт/пог. м, в опыте № 2 — 76.2 шт/пог. м. Из указанных значений видно, что данное число сеянцев на 1 пог. м позволит получить достаточное количество посадочного материала (ОСТ 56-98-93).

Ранговый анализ показал, что по 2 показателям (высота и число растений на 1 пог. м одно- и

двухлетних сеянцев) в опыте № 1 первый ранг занимает вариант с применением Гумата + 7 микроэлементов, в опыте № 2 — вариант с использованием данного стимулятора совместно с Трихоцином. Второй ранг имеет вариант с замачиванием семян в Цирконе в течение 3 часов и совместном использовании его с Трихоцином.

На рис. 2 приведен результат кластерного анализа, из которого видно, что все варианты опыта разбиваются на 4 кластера, каждый из которых соответствует определенной группе по величине указанных признаков. В первый кластер вошли два варианта опыта № 1 (Байкал и Гумат + 7 микроэлементов) и один вариант опыта № 2 (Гумат + Трихоцин). Все варианты опыта с Цирконом вошли в отдельный второй кластер, а контрольные образцы и Байкал (опыт 2) — в третий. После уточнения полученных данных методом кластеризации К-средних в программе Статистика получена следующая разбивка вариантов на кластеры.

Таблица 3. Средние значения количественных показателей посадочного материала сосны обыкновенной

Номер кластера	Средние значения							
	высота однолетних сеянцев, см		число однолетних сеянцев, шт/1 пог.м		высота двухлетних сеянцев, см		число двухлетних сеянцев, шт/1 пог.м	
	$X \pm m$	ст. отклонение	$X \pm m$	ст. отклонение	$X \pm m$	ст. отклонение	$X \pm m$	ст. отклонение
1	4.2 ± 0.01	0.1	107.7 ± 0.2	3.0	9.9 ± 0.05	0.7	65.7 ± 0.8	2.0
2	4.5 ± 0.01	0.2	137.0 ± 0.3	9.8	11.1 ± 0.08	0.1	92.5 ± 0.5	3.5
3	4.1 ± 0.02	0.1	136.8 ± 0.2	8.4	11.2 ± 0.02	0.2	65.0 ± 0.7	1.9
4	3.8 ± 0.1	0.0	120.0 ± 0.1	0.0	11.9 ± 0.09	0.0	81.0 ± 0.9	0.0

В первый кластер вошел контроль обоих опытов и Байкал (опыт № 1). Во второй кластер вошли варианты с использованием Гумата + 7 микроэлементов (опыт № 1 и № 2), имеющие наибольшие значения практически по всем показателям (табл. 4). К третьему кластеру были отнесены варианты опыта № 1 с использованием Циркона (3 и 6 ч.) и Байкала, а также вариант опыта № 2 с Цирконом (6 ч.). Вариант опыта № 2 с Цирконом занимал отдельный, четвертый кластер.

Дисперсионный анализ показал, что на достоверном уровне различается только высота одно- и двухлетних сеянцев между опытами и контролем ($p < 0.05$).

ВЫВОДЫ

В результате проведенных исследований выявлено, что использование в качестве предпосевной обработки семян сосны обыкновенной замачивания в стимуляторе Гумат + 7 микроэлементов дает положительный эффект не только для увеличения грунтовой всхожести семян, но и при дальнейшем росте сеянцев. Также доказано пролонгированное действие предпосевной обработки на усиление роста и числа сеянцев на единице площади при совместном применении указанного стимулятора и фунгицида Трихоцин в двухлетнем возрасте посадочного материала. Средняя высота однолетних сеянцев сосны обыкновенной по вариантам опыта № 1 составила 4.2 см, контроля — 4.1 см. Здесь нет сравнения, идет констатация факта В опыте № 2 средняя высота сеянцев была 4.01, причем контрольные сеянцы превосходили средний показатель роста опытных растений. Но в двухлетнем возрасте средняя высота сеянцев в опыте № 1 составила 11.2 см, в опыте № 2 — 10.9 см, что превышало высоту контрольных сеянцев соответственно на 20.8 и 1.4%. Следовательно, для предпосевной обработки семян сосны обыкновенной в условиях ленточных боров Прииртышья среди исследованных стимуляторов наиболее оптимальным способом является замачивание семян в Гумате + 7 микроэлементов в течение 12 ч в концентрации 1.5 г/л и совместно с Трихоцином (12 + 2 ч) в концентрации 1.5 г стимулятора и 0.6 г фунгицида на 1 литр воды). Данное утверждение подтверждается ранговым и кластерным анализами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисова В.В. Применение агrostимулина при выращивании семян лиственницы европейской // Селекция, генетические ресурсы и сохранение генофонда лесных древесных растений (Вавиловские чтения): Сб. науч. трудов ИЛ НАН Беларуси. Вып. 59. Гомель: ИЛ НАН Беларуси, 2003. С. 215–217.

Гродницкая И.Д. Влияние химического и биологического способов обработки на прорастание семян хвойных // Лесное хозяйство. 2008. № 5. С. 39–40.

ГОСТ 13056.2-89. Семена деревьев и кустарников. Методы определения чистоты. <https://docs.cntd.ru/document/1200025563#7D20K3>

ГОСТ 13056.4-67. Семена деревьев и кустарников. Методы определения массы 1000 семян. <https://docs.cntd.ru/document/1200025565#7D20K3>

ГОСТ 13056.6-75. Семена деревьев и кустарников. Методы определения всхожести. <https://docs.cntd.ru/document/1200140121>

Данченко А.М., Кабанова С.А., Кибиш И.В. Лесные культуры. Томск: ТМЛ-Пресс, 2010. 304 с.

Данченко А.М., Кабанова С.А., Данченко М.А. Древодводство. М.: Юрайт, 2019. 249 с.

Кабанова С.А., Данченко М.А., Кочегаров И.С., Кабанов А.Н. Опыт интенсивного выращивания однолетних сеянцев сосны обыкновенной в Павлодарской области Республики Казахстан // Лесной журн. 2019. № 6. С. 104–117.

<https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2019.6.104>

Кабанова С.А., Кочегаров И.С., Данченко М.А. Применение стимуляторов для предпосевной обработки семян сосны обыкновенной в ленточных борах Прииртышья // Лесной вестник. 2019. Т. 23. № 6. С. 13–19.

<https://doi.org/10.18698/2542-1468-2019-6-13-19>

Кабанова С.А., Данченко М.А., Борцов В.А., Кочегаров И.С. Результаты предпосевной обработки семян сосны обыкновенной стимуляторами роста // Лесотехнический журн. 2017. Т. 7. № 2. С. 75–83.

Кабанова С.А., Данченко М.А., Борцов В.А. Результаты опытных работ по адаптации зарубежных технологий интенсивного выращивания посадочного материала сосны обыкновенной в Казахстане // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Агрономия и животноводство. 2020. № 1. С. 40–50.

<https://doi.org/10.22363/2312-797X2020-15-1-40-50>

Кириенко М.А., Гончарова И.А. Влияние концентрации стимуляторов роста на грунтовую всхожесть семян и сохранность сеянцев главных лесообразующих видов Средней Сибири // Сибирский лесной журн. 2016. № 1. С. 39–45.

<https://doi.org/10.15372/SJFS20160104>

Куприянов Н.В., Веретенников С.С. Плантационные культуры ели // Лесное хозяйство. 1995. № 1. С. 40–42.

Мамаев А.А., Ятманова Н.М. Влияние технологий выращивания посадочного материала на грунтовую всхожесть семян и сохранность однолетних сеянцев хвойных пород // Экологические основы рационального лесопользования в Среднем Поволжье: мат. науч.-практ. конф. (9–12 апреля 2001 г.). Йошкар-Ола: МарГТУ, 2002. С. 129–130.

ОСТ 56-98-93 Отраслевой стандарт. Сеянцы и саженцы основных древесных и кустарниковых пород. Технические условия, 1993. 27 с.

Скозарева И.А., Чернодубов А.И. Эффективность применения стимуляторов роста при выращивании сеянцев сосны обыкновенной // Лесотехнический журн. 2019. Т. 9. № 3(35). С. 87–95.

Смирнов Н.А. Методическое руководство проведения опытных работ по выращиванию сеянцев в питомниках и лесных культур на вырубках. Пушкино: ВНИИЛМ, 2000. 42 с.

Усов В.Н., Ефремов А.С. Эффективность применения стимуляторов роста для повышения всхожести и энергии роста семян сосны густоцветковой (*Pinus densiflora*)

- Siebold. et. Zucc.) // Аграрный вестник Приморья. 2020. № 1(17). С. 37–38.
- Brown K.R., Driessche R.V.D. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the growth and nutrition of hybrid poplars on Vancouver Island // *New Forests*. 2005. V. 29. P. 89–104.
- Canellas L.P., Olivares F.L., Aguiar N.O., Jones D.L., Nebioso A., Mazzei P. Humic and fulvic acids as biostimulants in horticulture // *Scientia Horticulturae*. 2015. № 196. P. 15–27.
- DeHayes D.H., Ingle M.A., Waite C.E. Nitrogen Fertilization Enhances Cold Tolerance of Red Spruce Seedlings. *Can. J. For. Res.* 2011. V. 19. № 8. P. 1037–1043. <https://doi.org/10.1139/x89-158>
- De Pascale S., Rouphael Y., Colla G. Plant biostimulants: innovative tool for enhancing plant nutrition in organic farming // *European J. Horticultural Science*. 2018. V. 82. № 6. P. 277–285. <https://doi.org/10.17660/eJHS.2017/82.6.2>
- Fedotov G.N., Shoba S.A., Fedotova M.F. Creating a stimulator to increase sowing qualities of seeds on the basis of yeast autolysate // *Moscow University Soil Science Bulletin*. 2017. V. 72. P. 51–60. <https://doi.org/10.3103/S014768741702003X>
- Ghildiyal S.K., Sharma C.M., Khanduri V.P. Effect of pre-soaking and pre-chilling treatments on seed germination of *Pinus roxburghii* provenances from western Himalaya, India // *J. Forestry Research*. 2009. V. 20. № 4. P. 323. <https://doi.org/10.1007/s11676-009-0055-6>
- Höflich G., Munzenberger B., Busse J. Importance of inoculated rhizosphere bacteria and ectomycorrhizal fungi on growth of pine seedlings in different soils // *Forstwissenschaftliches Centralblatt*. 2001. V. 120. № 2. P. 68–79.
- Purohit V.K., Palni L.M.S., Nandi S.K. Effect of pre-germination treatments on seed physiology and germination of central Himalayan oaks? // *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 2009. V. 15. № 4. P. 319. <https://doi.org/10.1007/s12298-009-0036-4>
- Toca A., Oliet J.A., Villar-Salvador P., Martinez Catalan R.A., Jacobs D.F. Ecologically distinct pine species show differential root development after outplanting in response to nursery nutrient cultivation // *Forest Ecology and Management*. 2019. № 451. P. 117562. <https://doi.org/10.1139/x89-158>
- Weih M. Delayed growth response of mountain birch seedlings to a decrease in fertilization and temperature // *Functional Ecology*. 2000. V. 14. № 5. P. 566–572.

Use of Stimulants for Pre-Sowing Treatment of the Scots Pine Seeds

S. A. Kabanova^{1, *}, A. N. Kabanov¹, I. S. Kochegarov¹, M. A. Danchenko²,
V. A. Bortsov¹, and P. F. Shakhmatov¹

¹A.N. Bukeikhan Kazakh Research Institute of Forestry and Agroforestry, 58, Kirov st., Shchuchinsk, 021704 Kazakhstan

²Biological Institute, Tomsk State University, 36, Lenin st., Tomsk, 634050 Russia

*E-mail: kabanova.05@mail.ru

For the cultivation of planting stock of forest-forming species, the measure most often used currently is the pre-sowing treatment of seeds with stimulants, which positively affects the germination of seeds and the growth of seedlings, and for each region of the country the choice of growth substances is different. The aim of the research was to identify the optimal stimulant and soaking time during the pre-sowing treatment of Scots pine seeds (*Pinus sylvestris* L.). The objects of research were one- and two-year-old seedlings, growing in the forest nursery of the Shaldai branch of the State Forest Natural Reserve (SFNR) “Ertis Ormany” in the Pavlodar region. Three stimulants (Baikal, Zircon, Humate-7 trace substances) and the fungicide Trichocine were tested. The field germination of seeds, the number of plants per unit area and the height of seedlings were all studied. In the experiment with a combined usage of the stimulants and the Trichocine, the average height of pine yearlings was lower than that of control seedlings. But at the age of two years, the average height of seedlings in the two experiments exceeded the height of control seedlings by 20.8 and 1.4%. Thus, the prolonged effect of pre-sowing seed treatment with the stimulants and the Trichocine on enhancing the growth and number of preserved seedlings per unit area at the age of two years has been proven. The data obtained from cluster and rank analyses showed that for the pre-sowing treatment of Scots pine seeds in the conditions of ribbon forests of the Irtysh region, the most optimal way was to soak the seeds in the Humate + 7 micro-nutrients for 12 hours together with the Trichocine (12 + 2 hours) in a concentration of 1.5 g of the stimulant and 0.6 g of the fungicide per 1 liter of water.

Keywords: stimulant, fungicide, seedling, planting material, scots pine.

Acknowledgements: This research is funded by the Ministry of Ecology, Geology and Natural Resources of the Republic of Kazakhstan (No BR10263776).

REFERENCES

- Borisova V.V., Primenenie agrostimulina pri vyrashchivanii semyan listvennitsy evropeiskoi (The use of agrostimulin in the cultivation of European larch seeds), *Selektsiya, geneticheskie resursy i sokhranenie genofonda lesnykh drevesnykh rastenii (Vavilovskie chteniya)* (Breeding, genetic resources and conservation of the gene pool of forest woody plants (Vavilov Readings), Gomel: IL NAN Belarusi, Collection of scientific papers of Forest Institute of National Academy of Sciences of Belarus, Vol. 59, pp. 215–217

- Brown K.R., Driessche R.V.D., Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on the growth and nutrition of hybrid poplars on Vancouver Island, *New Forests*, 2005, Vol. 29, pp. 89–104.
- Canellas L.P., Olivares F.L., Aguiar N.O., Jones D.L., Nebbioso A., Mazzei P., Humic and fulvic acids as biostimulants in horticulture, *Scientia Horticulturae*, 2015, No. 196, pp. 15–27.
- Danchenko A.M., Kabanova S.A., Danchenko M.A., *Drevovodstvo* (Arboriculture), Moscow: Yurait, 2019, 249 p.
- Danchenko A.M., Kabanova S.A., Kibish I.V., *Lesnye kul'tury* (Forest crops), Tomsk: TML-Press, 2010, 304 p.
- De Pascale S., Roupheal Y., Colla G., Plant biostimulants: innovative tool for enhancing plant nutrition in organic farming, *European J. Horticultural Science*, 2018, Vol. 82, No. 6, pp. 277–285.
DOI 10.17660/eJHS.2017/82.6.2
- DeHayes D.H., Ingle M.A., Waite C.E., Nitrogen Fertilization Enhances Cold Tolerance of Red Spruce Seedlings, *Can. J. For. Res.*, 2011, Vol. 19, No. 8, pp.1037–1043.
DOI 10.1139/x89-158
- Fedotov G.N., Shoba S.A., Fedotova M.F., Creating a stimulator to increase sowing qualities of seeds on the basis of yeast autolysate, *Moscow University Soil Science Bulletin*, 2017, Vol. 72, pp. 51–60. DOI 10.3103/S014768741702003X
- Ghildiyal S.K., Sharma C.M., Khanduri V.P., Effect of pre-soaking and pre-chilling treatments on seed germination of *Pinus roxburghii* provenances from western Himalaya, India, *J. Forestry Research*, 2009, Vol. 20, No. 4, p. 323. DOI 10.1007/s11676-009-0055-6
- GOST 13056.2-89*, available at: <https://docs.cntd.ru/document/1200025563#7D20K3>
- GOST 13056.4-67*, available at: <https://docs.cntd.ru/document/1200025565#7D20K3>
- GOST 13056.6-75*, available at: <https://docs.cntd.ru/document/1200140121>
- Grodnitskaya I.D., Vliyanie khimicheskogo i biologicheskogo sposobov obrabotki na prorastanie semyan khvoinykh (The influence of chemical and biological methods of treatment on the germination of coniferous seeds), *Lesnoe khozyaistvo*, 2008, No. 5, pp. 39–40.
- Höflich G., Munzenberger B., Busse J., Importance of inoculated rhizosphere bacteria and ectomycorrhizal fungi on growth of pine seedlings in different soils, *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 2001, Vol. 120, No. 2, pp. 68–79.
- Kabanova S.A., Danchenko M.A., Bortsov V.A., Kochegarov I.S., Rezul'taty predposevnoi obrabotki semyan sosny obyknovЕННОЙ stimulyatorami rosta (Results of presowing treatment of seeds of Scots pine with growth stimulants), *Lesotekhnicheskii zhurnal*, 2017, Vol. 7, No. 2, pp. 75–83.
- Kabanova S.A., Danchenko M.A., Bortsov V.A., Rezul'taty opytnykh rabot po adaptatsii zarubezhnykh tekhnologii intensivnogo vyrashchivaniya posadochnogo materiala sosny obyknovЕННОЙ v Kazakhstane (The results of experimental work on the adaptation of foreign technologies for the intensive cultivation of Scots pine planting material in Kazakhstan), *Vestnik Rossiiskogo universiteta družby narodov. Seriya: Agronomiya i zhivotnovodstvo*, 2020, No. 1, pp. 40–50. DOI 10.22363/2312-797X2020-15-1-40-50
- Kabanova S.A., Danchenko M.A., Kochegarov I.S., Kabanov A.N., Opyt intensivnogo vyrashchivaniya odnoletnikh seyantssev sosny obyknovЕННОЙ v Pavlodarskoi oblasti Respubliki Kazakhstan (Experience of intensive cultivation of annual seedlings of Scotch pine in the Pavlodar region of the Republic of Kazakhstan), *Lesnoi zhurnal*, 2019, No. 6, pp. 104–117. DOI 10.17238/issn0536-1036.2019.6.104
- Kabanova S.A., Kochegarov I.S., Danchenko M.A., Primeneniye stimulyatorov dlya predposevnoi obrabotki semyan sosny obyknovЕННОЙ v lentochnykh borakh Priirtysh'ya (Growth stimulants application for pre-sowing treatment of Scotch pine (*Pinus sylvestris*) seeds in the ribbon forest in Priirtyshje), *Lesnoi vestnik*, 2019, Vol. 23, No. 6, pp. 13–19. DOI 10.18698/2542-1468-2019-6-13-19
- Kirienko M.A., Goncharova I.A., Vliyanie kontsentratsii stimulyatorov rosta na gruntovuyu vskhozhest' semyan i sokhrannost' seyantssev glavnykh lesoobrazuyushchikh vidov Srednei Sibiri (Influence of the concentration of growth stimulants on soil germination of seeds and the safety of seedlings of the main forest-forming species of Central Siberia), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2016, No. 1, pp. 39–45. DOI 10.15372/SJFS20160104
- Kupriyanov N.V., Veretennikov S.S., Plantatsionnye kul'tury eli (Spruce plantation crops), *Lesnoe khozyaistvo*, 1995, No. 1, pp. 40–42.
- Mamaev A.A., Yatmanova N.M., Vliyanie tekhnologii vyrashchivaniya posadochnogo materiala na gruntovuyu vskhozhest' semyan i sokhrannost' odnoletnikh seyantssev khvoinykh porod (Influence of technologies for growing planting material on soil germination of seeds and the safety of annual seedlings of coniferous species), *Ekologicheskie osnovy ratsional'nogo lesopol'zovaniya v Srednem Povolzh'e* (Ecological foundations of rational forest management in the Middle Volga region), Yoshkar-Ola, Proc. Sci.-Pract. Conference 9–12 April, 2001 MarGTU, 2002, pp. 129–13. *OST 56-98-93*.
- Purohit V.K., Palni L.M.S., Nandi S.K., Effect of pre-germination treatments on seed physiology and germination of central Himalayan oaks? *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2009, Vol. 15, No. 4, pp. 319. DOI 10.1007/s12298-009-0036-4
- Skozareva I.A., Chernodubov A.I., Effektivnost' primeneniya stimulyatorov rosta pri vyrashchivanii seyantssev sosny obyknovЕННОЙ (The effectiveness of the use of growth stimulants in the cultivation of seedlings of Scotch pine), *Lesotekhnicheskii zhurnal*, 2019, Vol. 9, No. 3(35), pp. 87–95.
- Smirnov N.A., *Metodicheskoe rukovodstvo provedeniya opytnykh rabot po vyrashchivaniyu seyantssev v pitomnikakh i lesnykh kul'tur na vyrubkakh* (Experimental guidelines for seedlings breeding in forest nurseries located on clearcuttings), Pushkino: Izd-vo VNIILM, 2000, 42 p.
- Toca A., Oliet J.A., Villar-Salvador P., Martinez Catalan R.A., Jacobs D.F., Ecologically distinct pine species show differential root development after outplanting in response to nursery nutrient cultivation, *Forest Ecology and Management*, 2019, No. 451, pp. 117562. DOI 10.1139/x89-158
- Usov V.N., Efremov A.S., Effektivnost' primeneniya stimulyatorov rosta dlya povysheniya vskhozhesti i energii rosta semyan sosny gustotsvetkovoi (*Pinus densiflora* Siebold. et Zucc.) (The effectiveness of the use of growth stimulants to increase the germination and growth energy of seeds of densely flowered pine (*Pinus densiflora* siebold. Et. Zucc.)), *Agrarnyi vestnik Primor'ya*, 2020, No. 1(17), pp. 37–38.
- Weih M., Delayed growth response of mountain birch seedlings to a decrease in fertilization and temperature, *Functional Ecology*, 2000, Vol. 14, No. 5, pp. 566–572.

УДК 574.42

IMPORTANT FOREST AREAS OF THE OREL REGION

© 2023 L. L. Kiseleva^a, E. A. Parakhina^b, *, and Zh. G. Silaeva^c

^aOrel State University named after I.S. Turgenev, 95 Komsomolskaya St., Orel, 302026 Russia

^bPeoples' Friendship University of Russia (RUDN University), 6 Miklukho-Maklaya St, Moscow, 117198 Russia

^cOrel State Agrarian University named after N.V. Parakhin, 69 General Rodina St., Orel, 302019 Russia

*E-mail: parakhina-ea@rudn.ru

Received April 7, 2022;

Revised June 26, 2022;

Accepted October 18, 2022

Important Forest Areas are core areas where natural complexes and their biodiversity are preserved. Forests in Orel Oblast are unevenly located. The forest cover is 8%. The following region's districts, Dmitrovsky, Znamensky, Khotynetsky, and Mtsensky, are the most wooded ones with the forest cover making up 20 to 25%, whereas the lowest forest cover is found in the south-eastern districts Dolzhansky, Kolpnyansky, Livensky, and Pokrovsky, where this indicator barely exceeds 2.5%. The largest forest area has been preserved in the north-western part of the region under study. It belongs to the Orlovskoye Polesye National Park. Broad-leaved forests account for 19243.42 ha (19.5%), and coniferous/broad-leaved forests account for 79,459.17 ha (80.5%). This study uses the route method, the method of geobotanical descriptions, and grid mapping. Having studied the Orel Oblast areas, we identified 34 Important Forest Areas with the highest diversity of rare and protected plants. There were 8 species listed in the Red Data Book of the Russian Federation, and 58 species listed in the Red Data Book of Orel Oblast.

Keywords: Orel Oblast, Important Forest Areas, natural monuments, rare and protected plants.

DOI: 10.31857/S0024114823030051, **EDN:** PTFWTM

Forests are an important link in the functioning of the entire planet's ecological system. They perform a number of functions like saturating the air with oxygen, protecting the environment from dust, dirt, and noise, and serving as elements of environmental design. Forests also are the habitat of many rare species of living organisms. Therefore, forest conservation is a pressing global issue.

Over a long period of human life in the Eastern Europe whose territory is occupied by broad-leaved forests, their area has sharply decreased, and the structure has undergone significant changes. The remnants of old broad-leaved forests are now extremely unevenly distributed and often divided by urban areas, agricultural lands, and other anthropogenically altered landscapes. Reduced broad-leaved forest areas have resulted in significant changes in the environment like loss of soil fertility, erosions, development of ravines, shallowing, changes in flood regime of rivers, especially small and medium-sized ones, reduced biological productivity, reduced species diversity, etc. (Vostochnoevropejskie shirokolistvennye lesa, 1994; Vostochno-evropejskie lesa, 2004; Arhipova, 2014).

Reduced areas of forest biocenoses due to anthropogenic activities in Russia began in the 16th century but became the most impressive in the late 20th century (Cvetkov, 1957, Hitrov et al., 2013). Similar situ-

ation is observed in Orel Oblast. According to the plans of the General Surveying (1778–1790), forests used to occupy over 50% of the region under study (Ogureeva et al., 2006). According to statistical data, forests in Orel Oblast accounted for 23.1% in 1868, and 17.2% in 1914 (Arhipova, 2014). Currently, most of the region is occupied by agricultural lands and only about 12% of the area is covered by natural vegetation (Doklad, 2021). Orel Oblast is now 8% wooded. Districts like Dmitrovsky, Znamensky, Khotynetsky and Mtsensky are the most wooded with 20 to 25% forest lands, while south-eastern districts, Dolzhansky, Kolpnyansky, Livensky and Pokrovsky, are the least wooded with this indicator barely exceeding 2.5% (Kiseleva et al., 2016, 2018).

The main cause for forest reduction was an increase in population due to a growing need for agricultural lands. At the same time, the farmery method had not changed for a long time (Arhipova, 2014; Hitrov et al., 2013). Furthermore, historical events of the first half of the 20th century and, first and foremost, the wars, had greatly impacted the Important Forest Areas.

Among the forests of Orel Oblast, broad-leaved forests of pollard oak (*Quercus robur* L.) predominate with 32.6% of the forest area. They can be pure and mixed with Norway maple (*Acer platanoides* L.), common ash (*Fraxinus excelsior* L.), small-leaved linden

(*Tilia cordata* Mill.), and elm (*Ulmus* L.). Birch and aspen forests account for 22.2 and 18.5% of the area covered by forest vegetation, pine and spruce forests, respectively, amount to 17.2% and 4.1%, and other tree species make 5.4% (Doklad, 2021).

Important Plant Areas are areas of great value for endangered species, their habitats, and plant diversity in general, which can be identified, preserved, and managed as territories (Kiseleva et al., 2016, Stishkov, Dadli, 2018, Anderson, 2002).

Creating the forest Important Plant Areas and including them in the general system of the ecological framework will contribute to the conservation of forest lands and biological diversity.

The purpose of this study was to identify Important Forest Areas for subsequent monitoring and including them in the general system of the ecological framework in Orel Oblast.

RESEARCH METHODS

Various methods like routing, geobotanical descriptions, and grid mapping were used during the field studies.

Grid mapping is one of the most common methods of studying flora and fauna, presenting research results and constituting the basis for subsequent data analysis. This method is mainly used in countries and regions with a high density of flora data, but this very density was largely achieved precisely as a result of continuous grid mapping (Seregin, 2013).

During grid mapping, the basis for the grid of squares we used was the degree grid (Longitude/Latitude Datum WGS84). The lands of Orel Oblast, whose area is 24.7 thousand sq. km, were divided into 290 cells. The cell area increased slightly to the south and ranged from 101 sq. km to the north of Bolkhovsky district to 108.2 sq. km to the south of Dolzhansky district. At the stage of route preparation during field research, the cell grid method was combined with thematic layers of MapInfo GIS Natural Resources of Orel Oblast.

With the route method, different types of, both zonal and intrazonal, phytocenoses were selected in each grid cell, the species composition of which was entered into a flora description form. The routes were selected taking into account the maximum coverage of various phytocenoses. During geobotanical studies, standard test sites with an area of 100 sq. m were designed in the phytocenoses under study, serving to evaluate the projective coverage of species according to the Brown-Blank scale (Rabotnov, 1983). GPS navigator Garmin III+ was used to determine the coordinates of rare and protected plants (Kiseleva et al., 2018).

The use of three research methods made it possible to study all the diversity of forest phytocenoses in a short time, identify new locations of rare and protected vascular plants, and find key forest lands.

The plants were identified using the determinants by P.F. Maevskij and *Flora Vostochnoj Evropy* (Maevskij, 2014; Flora Vostochnoj Evropy, 2001).

RESULTS AND DISCUSSION

In terms of botany and geography, Orel Oblast is located in three zones (see Fig. 1): the north-western part of the region is in the southern subzone of taiga, whereas the zone of broad-leaved forests extends from the south-western to the north-eastern part, and the zone of forest-steppe is found in the south-eastern part (Karta Zony i tipy, 1996). Forests are unevenly distributed throughout the region. In the north-western area (Znamensky and Khotynetsky district), there is Orlovskoye Polesye National Park with an area of about 79 thousand ha. The largest forest land of the region with an area of about 33 thousand ha has been preserved here, which represents the only key botanical territory allocated by us that is found in a southern subzone of taiga.

Mixed forests prevail in Orlovskoye Polesye, which, in various combinations, include *Picea abies* (L.) Karst., *Pinus sylvestris* L., *Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh., *Quercus robur* L., *Populus tremula* L. and others. Depending on the predominance of certain tree species, the composition of forest cenoses includes representatives of boreal, non-moral, and forest-steppe elements of flora.

Pine forests are the most common among coniferous forests, whereas spruce and spruce-pine forests are less common. Pine-mosses are the most common. The grass-shrub layer of these pine forests is characterised by *Pteridium pinetorum* C.N. Page et R.R. Mill, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L. and others. On sandy soils, there are heather pine forests (*Calluna vulgaris* (L.) Hill), pine forests with *Nardus stricta* L., pine forests with *Festuca ovina* L., and pine forests with *Koeleria glauca* (Spreng.) DC. The highest relief elements on sandy manes are characterised by belomoshniki (reindeer lichen) pine forests, in whose moss-lichen layer representatives of the genus *Cladonia* P. Browne dominate. Of the flowering plants, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Koeleria glauca* (Spreng.) DC, and *Peucedanum oreoselinum* (L.) Moench are noted in this case.

In the lowered relief elements with a close occurrence of groundwater, sphagnum pine forests are found. *Betula pubescens* Ehrh. often grow here with pine. The moss cover is dominated by various species of sphagnum, among which *Sphagnum apiculatum* H. Lindb. and *S. girgensohnii* Russow predominate. Such forests are characterised by *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L. and others.

Among the spruce forests, spruce-mosses are most often found in the park, although their typical formation (only with taiga elements of flora) is quite rare and is mainly confined to the north part of the national park. The shrubby tier of such spruce forests is domi-

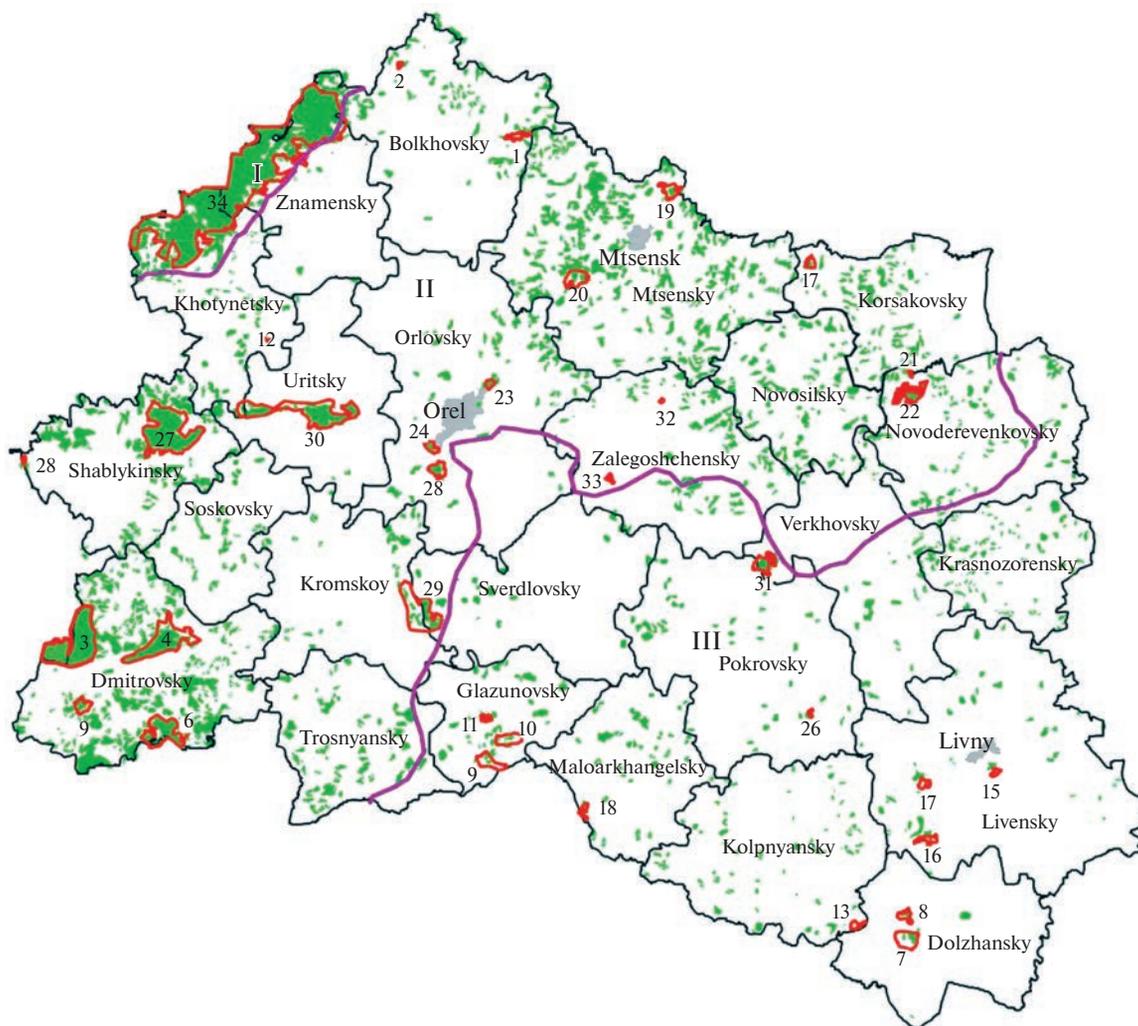


Fig. 1. Maps of the Important Forest Areas in Orel Oblast (the numbers correspond to the numbers indicated in the study): I – southern subzone of taiga, II – zone of broad-leaved forests, III – zone of forest-steppe.

nated by *Oxalis acetosella* L., *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., and, less often, *Pteridium pinetorum* C.N. Page et R.R. Mill, *Lycopodium annotinum* L., and *Linnaea borealis* L.

Most often, spruce in the park is found in mixed stands: birch-spruce, pine-spruce, and oak-spruce. Depending on accompanying rocks, those are *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Molinia caerulea* (L.) Moench, *Melica nutans* L., *Carex brizoides* L., *C. pilosa* Scop., *Stellaria holostea* L., and other types. In the lowered elements of the relief, there are small areas of spruce forests – dolgomoshniki and sphagnum spruce forests.

In the zone of broad-leaved forests, 22 forest key botanical territories have been allocated, whose area is 35976.6 ha. Broad-leaved forests predominate there, mainly oak, lime, and ash forests are found in small portions, alder forests are less common, as well as mixed forests like oak-lime, oak-ash, lime-oak-ash, etc. Old-age oak forests are found in this area. Among

the oak forests, the most common are mixed-grass oak forests, oak forests with *Carex pilosa* Scop., oak forests with *Aegopodium podagraria* L., oak forests with *Stellaria holostea* L., oak forests with *Galeobdolon luteum* Huds. are less common. In sparse oak forests in areas of overgrown cuttings, meadow-steppe species are also found besides meadow: *Anemone sylvestris* L., *Trifolium montanum* L., *Prunella grandiflora* (L.) Scholl., *Geranium sanguineum* L., etc. Significant areas are also occupied by derived aspen-birch forests that have grown in place of broad-leaved forests. In the grassy cover, both non-moral-meadow and meadow-steppe species grow there.

In the forest-steppe zone, 11 key forest territories have been allocated, whose area is 4675 ha. These are broad-leaved forests represented mainly by various types of oak forests, rarely old-aged, and there also are linden and ash trees. Also, significant areas are occupied by derived aspen-birch forests. The grassy cover of forests in this zone is dominated by meadow and

even meadow-steppe species: *Leucanthemum vulgare* Lam., *Fragaria viridis* Duch., *Galium boreale* L., *G. mollugo* L. and others. Sometimes rare and protected plants are found on the edges (*Adonis vernalis* L., *Iris aphylla* L., *Scorzonera purpurea* L., *Stipa pennata* L.).

Based on the conducted research, 34 Important Forest Areas were identified in 19 districts of Orel Oblast. These areas are characterised by a great diversity of species. They have preserved populations of rare and protected plants.

There is a list of them below that contains indications of rare and protected plants. The species listed in the Red Data Book of the Russian Federation (Krasnaya kniga Rossijskoj Federacii, 2008) are marked with an asterisk *, whereas those found in the Red Data Book of the Orel Oblast (Krasnaya kniga Orl'ovskoj oblasti, 2021) are marked with two asterisks **.

Bolkhovskiy district:

1. Oak-maple-ash forest 0.1 km northwest of the village of Lazny (415.3 ha). Rare species such as *Blitum polyspermum* (L.) T.A. Theodorova comb. nov., *Mateuccia struthiopteris* (L.) Todaro and *Urtica galeopsifolia* Wierzb. ex Opiz grow there.

2. Broad-leaved forest and meadow in the floodplain of the Mashok river (105 ha), 1 km south of the village of Seredechi. Rare and protected plant species ***Circaea lutetiana* L., ***Campanula latifolia* L., *Parnassia palustris* L., *Cuscuta epithimum* (L.) L. are found there.

Dmitrovskiy district:

3. Coniferous-deciduous forest between the village of Ostrovsk and the village of Voronino (6500 ha) with the following rare and protected plant species: *Dianthus borbasii* Vandas, *Geranium robertianum* L., ***Pedicularis sceptrum-carolinum* L., *Symphytum officinale* L., *Thymus pulegioides* L., *Veronica incana* L.

4. Coniferous-deciduous forest northeast of Dmitrovsk (4470 ha) with the following rare and protected plant species: *Carex echinata* Murr., *Chimaphila umbellata* (L.) W.P.C. Barton, *Crepis paludosa* (L.) Moench, ***Digitalis grandiflora* Mill., *Epipactis helleborine* (L.) Grantz, ***Moneses uniflora* (L.) A. Gray, *Mycelis muralis* (L.) Dumort., *Parnassia palustris* L., *Pyrola chlorantha* Swartz, *Serratula coronata* L., *Thelypteris palustris* Schott.

5. The Dacha Vizhonskaya tract with preserved plots of old-age oak forests (1050 ha), 1 km from the village of Vizhenka. Rare plants: *Aconitum lasiostomum* Reichb. ex Bess., ***Campanula latifolia* L., *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill., ***Digitalis grandiflora* Mill., *Verbascum thapsus* L.

6. Broad-leaved forest (2870 ha) between the village of Mogol and the village of Dolbenkino with the following rare forest plant species: *Allium ursinum* L., *Bromopsis benekenii* (Huds.) Holub, ***Corydalis intermedia* (L.) Merat, ***C. marschalliana* (Pallas ex Willd.) Pers., ***Dentaria bulbifera* L., ***D. quinquefo-*

lia Bieb., *Geranium robertianum* L., *Mycelis muralis* (L.) Dumort.

Dolzhangskiy district:

7. Broad-leaved forest (376 ha), located to the north of the village of Rusanovka 1st. There are preserved areas of old-age oak forests with a set of rare species like ***Adenophora liliifolia* (L.) A.DC., ***Carex michelii* Host, ***Dianthus superbus* L., *Laserpitium latifolium* L., ***Scilla siberica* Haw., and, along the forest edge, *Cerasus fruticosa* Pallas.

8. Upland oak grove (362 ha) on the right limestone bank of the Tim River to the south-west of the village of Kudinovo, with the following rare and protected plants of the Orel flora: ***Circaea lutetiana* L., ***Corydalis intermedia* (L.) Merat, *Viola suavis* Bieb.

Glazunovskiy district:

9. The source of the Oka River, 0.5 km northeast of the village of Aleksandrovka with adjacent broad-leaved forests (869.9 ha): *Aconitum lasiostomum* Reichb. ex Bess., ***Adenophora liliifolia* (L.) A.DC., *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv., ***Campanula latifolia* L., *Epipactis helleborine* (L.) Grantz, ***Iris aphylla* L., *Laserpitium latifolium* L., ***Lilium martagon* L., *Rosa villosa* L., ***Trollius europaeus* L., *Xanthoselinum alsaticum* (L.) Schur.

10. The source of the Neruch river, 1 km east of the village of Ilyinskoye with adjacent broad-leaved forests (898.5 ha): *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Cerasus fruticosa* Pallas, *Conioselinum tataricum* Fisch., *Epipactis helleborine* (L.) Grantz, *Eupatorium cannabinum* L., ***Iris aphylla* L., *Laserpitium prutenicum* L., *Lithospermum officinale* L., *Lycopus exaltatus* L., ***Prunella grandiflora* (L.) Jacq., *Veronica spuria* L.

11. The Chermoshnoye tract to the north of the village of Chermoshnoye (179.4 ha). Broad-leaved forest with the following rare non-moral species: *Allium ursinum* L., *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv., ***Campanula latifolia* L., ***Festuca altissima* All.

Khotynetskiy district:

12. Broad-leaved forest (64.6 ha) east of the village of Nikolskoye with the following rare forest plants: *Allium ursinum* L., ***Campanula latifolia* L., *Cynosurus cristatus* L., ***Listera ovata* (L.) R. Br.

Kolpnyanskiy district:

13. Broad-leaved forest (232.7 ha) south of the village of Yakovka with the remains of old-age oak forests and rare plant species: *Aristolochia clematidis* L., ***Lilium martagon* L., *Omphalodes scorpioides* (Haenke) Schrank, ***Scilla siberica* Haw.

Korsakovskiy district:

14. The Grineva Dubrava tract (253.4 ha), 1.2 km west of the village of Grinev, is represented by a broad-leaved forest with the following rare non-moral species: ***Campanula latifolia* L., *Carex sylvatica* Huds., *Chaerophyllum aromaticum* L., *Epipactis helleborine* (L.) Grantz.

Livensky district:

15. Forest tract Lipovchik (163.6 ha) with preserved old-age areas of linden and oak forests with rare plant species like *Corydalis intermedia* (L.) Merat, *Scilla siberica* Haw., *Viola epipsila* Ledeb.

16. Broad-leaved forest (396 ha) to the south of the village of Vakhново with preserved old-age areas of oak forests with the following rare plant species: *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Campanula cervicaria* L., *Epipactis helleborine* (L.) Grantz, *Gentiana cruciata* L.

17. Upland oak grove (78.5 ha) on the right high limestone bank of the Sosna River with the following rare and protected plant species: *Aconitum anthora* L., *Delphinium cuneatum* Stevenex DC., *Dianthus superbus* L., *Epipactis helleborine* (L.) Grantz, *Lithospermum officinale* L., *Serratula coronata* L., *Veratrum nigrum* L.

Maloarkhangel'sky district:

18. Kostinsky forest (200.4 ha) to the west of the village of Kostino. The only location in the area having *Polystichum aculeatum* (L.) Roth is noted there, as well as such rare plant species as *Carex michelii* Host, *Rosa corymbifera* Borkh. and *Trollius europaeus* L.

Mtsensky district:

19. Small forest in steppe ravines oak grove (562.4 ha) on the slopes of the beam to the east of the village of Spasskoye-Lutovinovo: *Anemone nemorosa* L., *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv., *Bromopsis benekenii* (Huds.) Holub, *Carex polyphylla* Kar. et Kir., *Listera ovata* (L.) R. Br.

20. Broad-leaved forest (998 ha) in the vicinity of Zheleznitsa station and Dumchino station: *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv., *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soo, *D. maculata* (L.) Soo, *Dianthus fischeri* Sprengel, *Digitalis grandiflora* Mill., *Dracocephalum ruyschiana* L., *Gentiana cruciata* L., *Jovibarba globifera* (L.) J. Parnell, *Listera ovata* (L.) R. Br., *Platanthera chlorantha* (Cust.) Reichb., *Prunella grandiflora* (L.) Jacq., *Trollius europaeus* L.

Novoderevenkovsky district:

21. Forest tract "Bol'shoj zakaz" and the adjacent beam with meadow-steppe vegetation with the total area of 536 ha. In the forest tract, some areas of old-age broad-leaved forests with the following rare plant species have been preserved: *Crepis praemorsa* Tausch, *Epipactis helleborine* (L.) Grantz, *Trisetum sibiricum* Rupr. Rare meadow-steppe species are noted on the settled slopes of the south-eastern exposure of the beam: *Adonis vernalis* L., *Rosa villosa* L.

22. The forest tracts Kolok and Shchigry (total area 1156 ha), located to the south of the village of Mokhovoye, are preserved there by areas of old-age oak forests, with the following rare plant species noted: *Circaea lutetiana* L., *Geranium robertianum* L., *Lilium martagon* L., *Mycelis muralis* (L.) Dumort., *Vicia pisiformis* L.

Orlovsky district:

23. Medvedevskaya Dacha tract (175.5 ha) north of the city of Orel with the following rare and protected species: *Anemone nemorosa* L., *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv., *Carex hartmanii* Cajand., *Digitalis grandiflora* Mill., *Galium intermedium* Schult., *Gladiolus imbricatus* L., *Laserpitium prutenicum* L., *Lilium martagon* L., *Lithospermum officinale* L., *Scorzonera purpurea* L.

24. Forest tracts "Pravoe Streleckoe" and "Levoe Streleckoe" and (total area 318.5 ha), located to the south of the city of Orel: *Adenophora liliifolia* (L.) A.D.C., *Carex hartmanii* Cajand., *C. rhizina* Blytt, ex Lindbl., *Digitalis grandiflora* Mill., *Iris aphylla* L., *Laserpitium latifolium* L., *L. prutenicum* L., *Lilium martagon* L., *Listera ovata* (L.) R.Br., *Lycopus exaltatus* L. fil., *Potentilla reptans* L., *Trollius europaeus* L., *Veratrum nigrum* L.

25. Forest tract Zarybinskaya Dacha (669.5 ha) to the south of the village of Gat': *Aconitum lasiostomum* Reichb. ex Bess., *Adenophora liliifolia* (L.) A.D.C., *Campanula cervicaria* L., *Digitalis grandiflora* Mill., *Fritillaria meleagris* L., *Gladiolus imbricatus* L., *Helianthemum nummularium* (L.) Mill., *Iris sibirica* L., *Lilium martagon* L., *Scorzonera purpurea* L., *Succisa pratensis* Moench.

Pokrovsky district:

26. Forest tract "Setenevsky oreshnik" (76 ha) with preserved areas of old-age oak forests with typical non-moral plants (*Asarum europaeum* L., *Euonymus europaea* L., *Pulmanaria obscura* Dumort. and others) and rare species like *Scilla siberica* Haw., *Corydalis solida* (L.) Clairv., and, on the edge, *Gentiana cruciata* L.

Shablykinsky district:

27. The Khotkovskaya Dacha tract (6500 ha) to the village of Molodovoye to the north. There are preserved areas of old-age oak forests with the following rare forest species: *Carex disticha* Huds., *Cephalanthera longifolia* (Huds.) Fritsch, *Corallorrhiza trifida* Chatel., *Crepis paludosa* (L.) Moench, *Cypripedium calceolus* L., *C. macranthon* Swartz, *Dactylorhiza maculata* (L.) Soo, *Euphorbia palustris* L., *Listera ovata* (L.) R. Br., *Platanthera chlorantha* (Cust.) Reichb.

28. Coniferous-deciduous forest (88.2 ha), 1 km to the southwest of the village Glybochki with the following rare forest plant species: *Astragalus arenarius* L., *Eupatorium cannabinum* L., *Genista germanica* L., *Geranium robertianum* L., *Lilium martagon* L., *Listera ovata* (L.) R. Br., *Mycelis muralis* (L.) Dumort., *Thymus pulegioides* L.

Sverdlovsky district:

29. The "Zadnyaya Roshcha" tract on the border between Sverdlovsky and Kromskoy district (3670 ha) is represented by a broad-leaved forest with the following rare plant species: *Aconitum lasiostomum* Reichb. ex Bess., *Adenophora liliifolia* (L.) A.D.C., *Brachy-*

podium pinnatum (L.) Beauv., *B. sylvaticum* (Huds.) Beauv., *Bromopsis benekenii* (Huds.) Holub, ***Campanula cervicaria* L., ***C. latifolia* L., ***Dianthus fischeri* Sprengel, ***Digitalis grandiflora* Mill., ***Iris aphylla* L., *Laserpitium latifolium* L., ***Lilium martagon* L., ***Platanthera chlorantha* (Cust.) Reichb., ***Trollius europaeus* L.

Uritsky district:

30. Naryshkinsky Natural Park (5,510 ha) is located near the village of Naryshkino between the rivers Orlica (tributary of Orlik) and Tson. The following species of the Red Data Book of the Russian Federation (Krasnaya kniga Rossijskoj Federacii, 2008) and the Red Data Book of Orel Oblast (Krasnaya kniga Orlovskoj oblasti, 2021) are found there: **Cephalanthera longifolia* (Huds.) Fritsch, **Cypripedium calceolus* L., **C. macranthon* Swartz, **Neottianthe cucullata* (L.) L.C. Rich (all these species have not been collected for more than 50 years); ***Circaea lutetiana* L., ***Cypripedium calceolus* L., ***Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soo, *Gentiana cruciata* L., ***Gladiolus imbricatus* L., ***Lilium martagon* L., ***Nymphaea candida* C. Presl, ***Pedicularis sceptrum-carolinum* L., ***Pulsatilla patens* (L.) Mill., ***Trollius europaeus* L.

Verkhovsky district:

31. "Korsun" forest tract and the settled slopes of adjacent beams (842 ha) is the largest forest area in Verkhovsky district with preserved sections of old-age oak forests. *Rare and protected plant species*: ***Adonis vernalis* L., *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., ***Delphinium cuneatum* Stev. ex DC., ***Iris aphylla* L., *Salvia stepposa* Shost.

Zalegoshchensky district:

32. Oak-aspen forest (33.7 ha), 1 km south of the village of Pobednoye, with the following rare plant species: ***Campanula latifolia* L., *Carex sylvatica* Huds., *Glyceria lithuanica* (Gorski) Gorski.

33. A damp forested beam to the south-east of the village of Rzhavec (95.1 ha): *Carex appropinquata* Schum., ***C. atherodes* Spreng., ***C. dioica* L., *C. distans* L., *C. panicea* L., *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soo, ***Festuca altissima* All., *Galium intermedium* Schult., *Gentiana amarella* L., ***Gladiolus imbricatus* L., *Laserpitium latifolium* L.

Znamensky/Khotynetsky district:

34. Orlovskoye Polesye National Park (79.36 thousand ha). The largest number of species of the Red Data Book of the Russian Federation (Krasnaya kniga Rossijskoj Federacii, 2008) and the Red Data Book of Orel Oblast (Krasnaya kniga Orlovskoj oblasti, 2021) are found there: *Dactylorhiza baltica* (Klinge) Orlova, **Fritillaria meleagris* L., **Neottianthe cucullata* (L.) L.C. Rich.; ***Anemone nemorosa* L., ***Arabis pendula* L., ***Botrychium lunaria* (L.) Swartz, ***B. multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr., ***Campanula latifolia* L., ***Circaea lutetiana* L., ***Corydalis cava* (L.) Schweeigg. et Körte, ***C. intermedia* (L.) Mérat, ***C. marschalliana*

(Pallas ex Willd.) Pers., ***Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soo, ***Daphne mezereum* L., ***Dentaria bulbifera* L., ***Digitalis grandiflora* Mill., ***Dracocephalum ruy-schiana* L., ***Elatine hydropiper* L., ***E. triandra* Schkuhr., ***Euphorbia palustris* L., ***Festuca altissima* All., ***Gentiana pneumonanthe* L., ***Gladiolus imbricatus* L., ***Hottonia palustris* L., ***Iris sibirica* L., ***Lilium martagon* L., ***Lunaria rediviva* L., ***Moneses uniflora* (L.) A. Gray, ***Nymphaea candida* C. Presl., ***Ophioglossum vulgatum* L., ***Pedicularis palustris* L., ***Platanthera chlorantha* (Cust.) Reichb., ***Pulsatilla patens* (L.) Mill., ***Sanicula europaea* L., ***Scheuchzeria palustris* L., ***Trollius europaeus* L., ***Viola persicifolia* Schreb., ***V. uliginosa* Bess., ***Sparganium minimum* Wallr., ***Epipactis palustris* (Mill.) Crantz, ***Listera ovata* (L.) R. Br., ***Dianthus fischeri* Spreng., ***D. superbus* L., ***Melandrium dioicum* (L.) Cosson et Germ., ***Saxifraga hirculus* L., ***Prunella grandiflora* (L.) Scholl.

Among the identified Important Forest Areas, the largest share falls on broad-leaved forests (88.2%), including old-growth oak forests. Only 11.8% are coniferous-deciduous forests; still, they occupy 80.5% of all allocated Important Forest Areas by the total area (79459.17 ha). This is due to the largest preserved array of natural coniferous-deciduous forests in the region represented in Orlovskoye Polesye National Park. Also, taking into account the type of soil, the non-moral land is the most plowed with broad-leaved forests preserved to a lesser extent.

CONCLUSIONS

This study has resulted in identifying 34 Important Forest Areas in Orel Oblast. Broad-leaved forests account for 19243.42 ha (19.5%), and coniferous/broad-leaved forests account for 79459.17 ha (80.5%). Among the allocated territories, the largest area is occupied by Orlovskoye Polesye National Park (79.36 thousand ha). There are 8 forest areas ranging from 1000 ha to 6500 ha: the coniferous-deciduous forest between the village of Ostrovsky and the village of Voronino, the coniferous-deciduous forest in the north-eastern part of Dmitrovsky district, Dacha Vizhonskaya tract with preserved areas of old-age oak forests, the broad-leaved forest between the village of Mogol and the village of Dolbenkino in Dmitrovsky district, forest tracts Kolok and Shchigry to the south of the village of Mokhovoye in Novoderevenkovsky district, the tract "Zadnyaya Roshcha" in Sverdlovsky district, Naryshkinsky Natural Park in Uritsky district, and Khotkovskaya Dacha tract to the north of the village of Molodovo in Shablykinsky district. The rest of the areas under study are less than 1000 ha.

In the forest areas under study, 8 species listed in the Red Data Book of the Russian Federation (Krasnaya kniga Rossijskoj Federacii, 2008) and 58 species listed in the Red Data Book of Orel Oblast (Krasnaya kniga Orlovskoj oblasti, 2021) were noted.

REFERENCES

- Anderson S. Identifying Important Plant Areas. *Plantlife International*. 2002. 52 s.
- Arhypova M.V. Изменение плоshchadi лесов на Среднерусской возвышенности за последние 250 лет. *Лесоведение*. 2014. № 3. С. 23–30
- Cvetkov M.A. Изменение лесистости Европейской России с конца XVII столетия по 1914 год. — М.: Изд-во Академии СССР, 1957. 212 с.
- Doklad ob ekologicheskoy situacii v Orlovskoj oblasti v 2019*. Pravitel'stvo Orlovskoj oblasti, Departament nadzornoj i kontrol'noj deyatel'nosti Orlovskoj oblasti. Orel, 2020. 158 s.
- Doklad ob ekologicheskoy situacii v Orlovskoj oblasti v 2020*. Pravitel'stvo Orlovskoj oblasti, Departament nadzornoj i kontrol'noj deyatel'nosti Orlovskoj oblasti. Orel, 2021. 187 s.
- Flora Vostochnoj Evropy*. SPb.: Mir i sem'ya; Izdatel'stvo SPHFA, 2001. Tom X. 670 s.
- Hitrov D.A., Golubinskij A.A., Chernenko D.A. Леса Центрального Черноземья в материалах General'nogo mezhevaniya. *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta*. Seriya: Istoriya. Politologiya. Sociologiya. 2013. № 1. С. 165–169
- Karta Zony i tipy poyasnosti rastitel'nosti Rossii i soprodel'nyh territorij (1 : 8000000) v serii kart prirody dlya vysshej shkoly / Pod red. G.N. Ogurevoj*. M.: TOO EKOR, 1996. 64 s.
- Kiseleva L.L., Parahina E.A., Silaeva ZH.G. Klyuchevye botanicheskie territorii zapadnoj chasti Orlovskoj oblasti. *Trudy XIV Sezda Russkogo botanicheskogo obshchestva i konferencii Botanika v sovremennom mire (g. Mahachkala, 18–23 iyunya 2018 g.)*. T. 1: Sistematika vysshih rastenij. Floristika i geografiya rastenij. Ohrana rastitel'nogo mira. Paleobotanika. Botanicheskoe obrazovanie. Mahachkala: ALEF, 2018. С. 263–266.
- Kiseleva L.L., Prigoryanu O.M., Parahina E.A., Silaeva Zh.G. Klyuchevye botanicheskie territorii yugo-vostochnoj chasti Orlovskoj oblasti. *Vestnik OrelGAU*. 2016. № 5(62). С. 37–46.
- Krasnaya kniga Orlovskoj oblasti*. Griby, rasteniya, zhivotnye. Orel: Papirus, 2021. 440 s.
- Krasnaya kniga Rossijskoj Federacii (rasteniya i griby)*. M.: Tovarishestvo nauchnyh izdanij KMK, 2008. 855 s.
- Maevskij P.F. Flora srednej polosy Evropejskoj chasti Rossii. Moskva: Tovarishestvo nauchnyh izdanij KMK, 2014. 635 s.
- Ob utverzhenii lesnogo plana Orlovskoj oblasti: ukaz gubernatora Orlovskoj oblasti ot 29.12.2018 № 881 // SPS Konsul'tantplyus*
- Ogureeva G.N., Kiseleva L.L., Prigoryanu O.M. Dolgovremennaya dinamika лесов центра Русской равнины // *Sbornik statej regional'noj konferencii Vtorye chteniya, posvyashchennye pamyati Efreмова Stepana Ivanovicha / Pod red. Puzinoj T.I.* — Orel, OGU, Poligraficheskaya firma Kartush, 2006. — С. 170–175.
- Rabotnov T.A. *Fitocenologiya*. 2-e izd. M.: Изд-во МГУ, 1983. 292 s.
- Seregin A.P. Setochnoe kartirovanie flory Vladimirskoj oblasti (Rossiya): ot rasprostraneniya vidov k rasprostraneniyu soobshchestv / *Rastitel'nost' Rossii*. SPb. 2013. 23. С. 36–56
- Stishkov M.S., Dadli N. Ohranyaemye prirodnye territorii Rossijskoj Federacii i ih kategorii. M.: Vsemirnyj fond dikoj prirody (WWF), 2018. 248 s.
- Vostochno-evropejskie lesa: istoriya v golocene i sovremennost'*. Kollektivnaya monografiya / Pod red. O.V. Smirnovoj. M.: Nauka, 2004. V 2 t. V. 1. 479 s.; V. 2. 575 s.
- Vostochnoevropejskie shirokolistvennye lesa. Kollektivnaya monografiya / Pod red. O.V. Smirnovoj. M.: Nauka, 1994. 364 s.

КЛЮЧЕВЫЕ ЛЕСНЫЕ ТЕРРИТОРИИ ОРЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Л. Л. Киселева¹, Е. А. Парахина^{2, *}, Ж. Г. Силаева³¹Орловский государственный университет им. И.С. Тургенева, ул. Комсомольская, 95, Орел, 302026 Россия²Российский университет дружбы народов, ул. Миклухо-Маклая, 6, Москва, 117198 Россия³Орловский государственный аграрный университет им. Н.В. Парахина, ул. Генерала Родина, 69, Орел, 302019 Россия

*E-mail: parakhina-ea@rudn.ru

Ключевые лесные территории являются ядрами, где сохраняются природные комплексы и их био-разнообразие. Леса на территории Орловской области расположены неравномерно. Лесистость составляет 8%. Самыми лесистыми являются следующие административные районы области: Дмитровский, Знаменский, Хотынецкий и Мценский, где лесистость составляет 20–25%, а наименьшая лесистость отмечена в юго-восточных районах — Должанском, Колпнянском, Ливенском и Покровском, где ее показатель не превышает 2.5%. Самый крупный лесной массив сохранился на северо-западе исследуемого региона. Он относится к национальному парку “Орловское Полесье”. На широколиственные леса в них приходится 19243.42 га (19.5%), на хвойно-широколиственные 79459.17 га (80.5%). При проведении исследований использовались маршрутный метод, метод геоботанических описаний и сеточного картирования. В результате исследований территории Орловской области было выделено 34 ключевых лесных территорий с наиболее высоким разнообразием редких и охраняемых растений региона. На этих территориях было отмечено 8 видов, занесенных в Красную книгу Российской Федерации, и 58 видов, занесенных в Красную книгу Орловской области.

Ключевые слова: Орловская область, ключевые лесные территории, памятники природы, редкие и охраняемые растения.